

УЛЬТРАТОНКОЕ СТРОЕНИЕ ПОКРОВОВ КЛЕЩА
HYALOMMA ASIATICUM P. SCH. ET E. SCHL.
ПРИ ГОЛОДАНИИ И ПИТАНИИ

Л. И. Амосова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Исследована ультраструктура покровов нимф иксодового клеща *H. asiaticum* при голодании и питании. Гиподерма голодных нимф характеризуется слабым развитием гранулярного эндоплазматического ретикулума, малым количеством митохондрий, отсутствием комплексов Гольджи. Микроворсинки на ее апикальной поверхности расположены беспорядочно. Прокутикула имеет гомогенную тонкогранулярную структуру. В период питания возрастает объем гиподермальных клеток. Увеличивается количество элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума и апикальных микроворсинок. Появляются комплексы Гольджи и апикальные пузырьки нескольких видов. Образующаяся в этот период прокутикула имеет ламеллярную структуру.

По данным светооптических исследований (Lees, 1947, 1952; Балашов, 1960, 1967), покровы иксодовых клещей построены по тому же плану, что и покровы насекомых, и состоят из слоя гиподермальных клеток и секретлируемой ими кутикулы. В состав последней входит прокутикула и эпикутикула. В зависимости от степени склеротизации различают три типа прокутикулы: полностью склеротизованную экзокутикулу, несклеротизованную эндокутикулу и мезокутикулу, занимающую промежуточное положение. Прокутикула конечностей и спинного щитка представлена экзокутикулой, а мягкая растяжимая кутикула идиосомы — мезокутикулой. Особенностью иксодовых клещей является способность к поглощению огромных количеств крови в период питания (Балашов, 1960). Последняя обеспечивается рядом морфофункциональных адаптаций, одной из которых является рост и растяжение покровов во время питания. Ввиду исключительного значения и своеобразия этих процессов у иксодовых клещей представляет интерес исследование ультраструктуры их покровов во время питания. Однако количество работ по ультратонкому строению покровов иксодид невелико (Цвиленева и Машанский, 1965; Nathanson, 1967, 1970) и лишь в одной из них предпринята попытка проследить изменения в их ультраструктуре при кровососании. Поэтому в задачу настоящего исследования входило более подробное рассмотрение ультратонкого строения гиподермальной и кутикулярной частей покровов в период голодания и на различных этапах питания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводились на мягкой растяжимой кутикуле идиосомы нимф *Hyalomma asiaticum*, поскольку известно (Lees, 1952; Балашов, 1960; Nathanson, 1970), что в этой части кутикулы в период питания происходят наиболее значительные изменения. Нимфы были выбраны в качестве объекта исследования в связи с небольшой толщиной кутикулы, что облегчало процесс пропитки и приготовления ультратонких срезов. Для вскрытия были взяты голодные нимфы и нимфы че-

рез 2 и 4 дня после начала питания, а также закончившие питание. Вскрытие производилось в охлажденном растворе Рингера для паукообразных. Отпрепарированная кутикула фиксировалась в 2%-м растворе глутаральдегида на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2—7.4) в течение 3 часов при 4% с последующей промывкой фосфатным буфером и дофиксацией 2%-м раствором OsO_4 на том же буфере в течение 1 часа. В промывочную среду и раствор OsO_4 добавляли сахарозу для доведения их тоничности до 400 mOsM. Обезвоживание проводилось спиртами возрастающей концентрации и абсолютным ацетоном. В процессе обезвоживания материал контрастировали в насыщенном растворе уксуснокислого урана в 70%-м спирте и в 1%-м растворе фосфорно-вольфрамовой кислоты в 100%-м спирте. Образцы заливались в эпон, в котором смеси А и В содержались в отношении 1 : 1. Изготовление ультратонких срезов производилось на ультратоме ЛКВ-3. Срезы окрашивались раствором лимоннокислого свинца, а затем исследовались на электронном микроскопе Tesla BS-613 при ускоряющем напряжении 80 кВ и первичных увеличениях от 3 до 30 тысяч раз.

РЕЗУЛЬТАТЫ НАБЛЮДЕНИЙ

Под электронным микроскопом прокутикула голодных нимф имеет однородную тонкогранулярную структуру. Она пронизана многочисленными слегка извилистыми поровыми каналами (рис. 1), диаметр которых колеблется от 100 нм в базальной части кутикулы до 250 нм — в апикальной. В полости каналов хорошо видна сеть, образованная тончайшими филаментами. Дистальные концы поровых каналов слепо заканчиваются под эпикутикулой, в этих концевых отделах лежат скопления электронноплотного вещества, иногда переходящие в нижние слои эпикутикулы (рис. 1,3).

В эпикутикуле, которая под световым микроскопом выглядит как тонкий однородный слой, под электронным микроскопом выявляется сложное строение. В ней удалось различить четыре слоя, отличающиеся по толщине и электронной плотности (рис. 3). Самый внешний из них — слой I — имеет толщину около 150 нм и обладает умеренной электронной плотностью. Этот слой, вероятно, соответствует восковому слою кутикулы насекомых (Locke, 1961, 1964). Это подтверждается тем, что под действием подогретого хлороформа происходит частичное его растворение. Следующий, по сравнению с первым очень тонкий, слой II имеет толщину 2 нм. От лежащего под ним слоя он отделен промежутком низкой электронной плотности, толщиной 6 нм. По своим ультраструктурным характеристикам слой II соответствует липидному монослою кутикулы насекомых. Далее следует наиболее электронноплотный слой III, толщиной 15—20 нм. Этот слой можно сопоставить с кутикулиновым слоем кутикулы насекомых по терминологии Локка (Locke, 1961, 1964, 1966) или внешней эпикутикулой по терминологии Делашамбра (Delachambre, 1970). Ближайший к прокутикуле слой IV имеет толщину 160—200 нм. Его электронная плотность выше электронной плотности прокутикулы, но ниже, чем электронная плотность слоя III. В слое IV наблюдается поперечная исчерченность, образованная чередующимися электронноплотными и электронно-прозрачными участками. От прокутикулы этот слой ограничен слоем гранулярного материала. Слой IV, по-видимому, соответствует слою, описанному Локком (Locke, 1969) как протеиновая эпикутикула и Делашамбром (Delachambre, 1970) как внутренняя эпикутикула.

Гиподерма представлена одним слоем клеток, высота которых колеблется от 5 до 7 мкм (рис. 2). Со стороны полости тела клетки покрыты базальной мембраной толщиной 30—40 нм, имеющей под электронным микроскопом тонкогранулярную структуру. Находящаяся в контакте с кутикулой апикальная поверхность клеток покрыта сравнительно редко расположенными микроворсинками высотой около 0.3 мкм. Большую часть

клетки занимают круглые или овальные ядра диаметром 4—5 мкм, содержащие ядрышко. В цитоплазме содержатся отдельные цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулума, свободные рибосомы и липидные включения. Округлые или овальные митохондрии с пластинчатыми кристами и плотным матриксом имеют диаметр 300—500 нм. В базальной части клетки часто встречаются темные тела, окруженные мембраной и имеющие гетерогенное содержимое (рис. 2). Возможно, это аутофагические вакуоли, образовавшиеся при дегенерации гиподермальных клеток после линьки (Zacharuk, 1972).

По данным световой микроскопии (Lees, 1952; Балашов, 1960), питание иксодовых клещей связано со значительными изменениями в строении интегумента. В первые дни питания происходит утолщение кутикулы, а в конце питания — ее растяжение. Образующаяся в период питания прокутикула отличается от прокутикулы голодного клеща наличием ламеллярной структуры (рис. 4, 5). Как показывают результаты электронно-микроскопического исследования, ламеллы состоят из фибрилл, образующих сложный рисунок (рис. 5). Они ограничены друг от друга слоями повышенной электронной плотности, в которых фибриллы ориентированы приблизительно параллельно апикальной поверхности гиподермы. Центральная часть ламелл характеризуется более низкой электронной плотностью.

В первые дни питания образуются ламеллы толщиной 0.4—0.7 мкм с слегка изогнутой формой, повторяющей контуры апикальной поверхности гиподермальных клеток. Светлая центральная часть ламелл составляет около 1/3 общей толщины ламеллы. В течение третьего-четвертого дней питания образуются ламеллы толщиной 1.6—1.8 мкм, в которых большая часть занята центральной электронно-прозрачной областью. У напитавшихся клещей ламеллы, лежащие непосредственно над гиподермальными клетками, имеют толщину 0.4—0.5 мкм. Распределение электронной плотности в пределах каждой из них становится более равномерным.

Верхняя часть прокутикулы, образованная еще до начала питания, сохраняет во время питания характерную гомогенную структуру (рис. 4). Однако в ней можно отметить некоторые изменения: расправляются кутикулярные складки, увеличивается диаметр поровых каналов до 300—400 нм.

Эпиктикула на протяжении всего периода питания сохраняет свою четырехслойную структуру. Размеры ее слоев остаются прежними, кроме слоя IV, толщина которого уменьшается до 70—140 нм.

С началом питания в строении гиподермальных клеток происходят резкие изменения. Их высота достигает 25—30 мкм, а размеры овальных ядер увеличиваются до 4—5×7—8 мкм. В цитоплазме их в первые же дни питания резко возрастает количество элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума (рис. 4). В этот период в околядерной зоне цитоплазмы располагаются пакеты удлиненных параллельных друг другу цистерн, иногда ориентированных вдоль продольной оси клетки. В апикальной части цитоплазмы цистерны эндоплазматического ретикулума имеют округлую форму (диаметр 150—200 нм). В полости цистерн содержится фибриллярный материал, а в некоторых из них — глыбки электронноплотного гомогенного материала. В период роста кутикулы такое строение и распределение гранулярного эндоплазматического ретикулума сохраняется (рис. 5). У напитавшихся клещей количество его элементов значительно меньше. В этот период он представлен в основном округлыми расширенными цистернами.

В околядерной зоне гиподермальных клеток питающихся клещей обнаружены комплексы Гольджи, число которых на срезе может достигать трех-четырех. Обычно комплексы Гольджи состоят из двух-трех цистерн, окруженных большим количеством мелких пузырьков. Цистерны имеют электронно-прозрачное содержимое. В непосредственной

близости от цистерн располагаются более крупные пузырьки диаметром 150—200 нм со светлым содержимым (рис. 6).

Обращает на себя внимание резкое увеличение числа митохондрий в период питания (рис. 4, 5). Митохондрии обладают поперечными часто расположенными кристами и мелкозернистым матриксом умеренной электронной плотности. В начале питания они распределяются равномерно по всей цитоплазме, а к концу питания большая часть митохондрий сосредоточена в апикальных зонах клеток (рис. 7).

В этой части цитоплазмы в течение всего периода питания содержится большое количество пузырьков. Пузырьки первого типа (рис. 8, 11) имеют диаметр 90—150 нм и характеризуются наличием содержимого средней электронной плотности. Их мембрана несет покров из субъединиц, лежащих перпендикулярно ее поверхности. Пузырьки второго типа (рис. 9, 10) имеют диаметр 200—250 нм и обладают электронно-прозрачным содержимым, их мембрана не покрыта оболочкой. Важно отметить, что морфологически они сходны со светлыми крупными пузырьками комплекса Гольджи. На многих фотографиях удается наблюдать соединение мембраны пузырьков как первого, так и второго типа, с апикальной плазматической мембраной (рис. 10). Количество пузырьков первого типа одинаково на протяжении всего периода питания. Максимальное число пузырьков второго типа отмечено в начале питания, в середине они встречаются редко, а к концу питания их количество опять становится несколько выше.

С началом питания резко возрастает количество микроворсинок на апикальной поверхности гиподермальных клеток. В начале питания высота микроворсинок остается такой же, как в клетках голодных клещей, и составляет 0.25—0.35 мкм, но располагаются они более тесно и упорядоченно (рис. 10). Расстояние между микроворсинками в этот период обычно составляет 20—25 нм. Их закругленные апикальные концы находятся в тесном контакте с фибриллами прокутикулы. В местах контакта на плазматической мембране заметны скопления электронноплотного вещества. В середине питания микроворсинки имеют прежнюю высоту, расстояние между ними составляет 90—100 нм. Апикальные концы микроворсинок в этот период уплощены, толщина электронноплотного вещества на плазматической мембране увеличивается до 25—28 нм (рис. 7, 11). К концу питания высота микроворсинок достигает 0.9 мкм, а расстояние между ними сокращается до 15 нм; они имеют сложную конфигурацию (рис. 7, 9).

В некоторых местах между микроворсинками под плазматической мембраной располагаются сгущения электронноплотного вещества, к которым со стороны цитоплазмы подходит пучок микротрубочек (рис. 8). В этом месте поверхностная мембрана образует вырост, толщина которого в основании составляет 45 нм. Он продолжается в поровый канал на значительную глубину, где имеет вид электронноплотного филамента толщиной 20 нм. В отдельных случаях в полости поровых каналов можно наблюдать ограниченные мембраной цитоплазматические выросты толщиной 120—130 нм, связанные с поверхностью гиподермальных клеток. Выросты проникают в нижние слои кутикулы на глубину до 0.2—0.3 мкм в начале питания (рис. 10) и до 1.0—1.5 мкм в период роста кутикулы и у напившихся клещей (рис. 11).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Как показали электронно-микроскопические исследования покровов нимф *H. asiaticum*, их ультраструктура в общих чертах совпадает с ультраструктурой покровов других клещей *Tetranychus telarius* (Неннеберга а. оth., 1965), *Hyalomma detritum* (Цвиленева и Машанский, 1965), *Laelaps echidnina* (Warthon а. оth., 1968), *Haemaphysalis leporispalustris* (Nathanson, 1967, 1970), *Parasitus* sp., *Tydeus* sp., *Oppia* sp. (Brody, 1969) и *Oppia coloradensis* (Brody, 1970) и других членистоногих (насекомых и ракообразных) (Locke, 1964; Zaharuk, 1972; Green а. Neff, 1972).

Прокутикула голодных нимф *H. asiaticum* имеет гомогенную структуру. В то же время прокутикула, образованная в период питания, имеет ламеллярное строение, типичное для эндокутикулы других членистоногих. Локк (Locke, 1964) предполагает, что ламеллярная кутикула может легко растягиваться в различных направлениях за счет изменения расположения фибрилл, из которых построены ламеллы. Возможно, ламеллярное строение кутикулы, образованной в период питания, играет большую роль в процессе растяжения покровов *H. asiaticum*. При этом, по-видимому, происходит перераспределение фибрилл в пределах ламеллы, о чем свидетельствует изменение толщины ламелл и распределение в них электронной плотности в период наибольшего растяжения. Ультраструктура неламеллярной части прокутикулы в период питания не изменяется. Растяжение ее проявляется лишь в увеличении диаметра поровых каналов.

Тонкое строение эпикутикулы *H. asiaticum* оказалось сходным с ультраструктурой эпикутикулы другого представителя сем. *Ixodidae* — *Haemaphysalus leporispalustris* (Nathanson, 1967) и, возможно, является типичным для иксодовых клещей. Эпикутикула, вероятно, не подвергается растяжению, за исключением наиболее глубокого слоя IV, толщина которого к концу питания заметно уменьшается.

Тонкое строение гиподермальных клеток голодных нимф сходно со строением гиподермальных клеток насекомых и ракообразных в период между линьками (Noble-Nesbitt, 1963; Zacharuk, 1972; Green a. Neff, 1972) и характеризуется слабым развитием гранулярного эндоплазматического ретикулума и микроворсинок, малым количеством митохондрий.

Ранее светооптически было показано, что в период питания иксодовых клещей увеличивается объем гиподермальных клеток и их ядер, повышается базофилия цитоплазмы. Гистохимически в ней выявляются РНК и щелочная фосфатаза, что указывает на наличие интенсивного синтеза белков (Lees, 1952; Балашов, 1960).

Ультраструктура гиподермальных клеток питающихся клещей свидетельствует об усилении их синтетической активности. В них содержится большое количество элементов гранулярного эндоплазматического ретикулума, располагающегося более упорядочено, чем в клетках голодных клещей. В полости цистерн часто наблюдается фибриллярный материал и электронноплотные гранулы. Аналогичные образования описаны в цистернах эндоплазматического ретикулума клеток, в которых идут активные синтетические процессы (Caro a. Palade, 1964).

Для гиподермальных клеток в период питания характерно появление нескольких комплексов Гольджи, основной функцией которых является участие в упаковке и транспорте продуцируемых клеткой протеинов (Beams a. Kessel, 1969). Комплекс Гольджи имеет строение, по-видимому, типичное для клеток гиподермы членистоногих. Подобные комплексы Гольджи со слабо развитыми цистернами, состоящие преимущественно из скопления пузырьков и вакуолей, описаны в гиподермальных клетках насекомых в различные периоды их активности (Rinterknecht et Levi, 1966; Locke, 1969; Delachambre, 1969, 1970; Zacharuk, 1972). С комплексом Гольджи связано происхождение по крайней мере одного вида апикальных пузырьков. Пузырьки второго типа по своим ультраструктурным характеристикам соответствуют крупным электронно-прозрачным вакуолям, входящим в его состав. Возможно, последние являются конденсационными вакуолями, которые, как известно, участвуют в накоплении и выведении из клетки продуктов секреции (Caro a. Palade, 1964; Beams a. Kessel, 1968). Можно предположить, что с помощью пузырьков второго типа происходит выведение из клетки протеиновых компонентов формирующейся кутикулы, поскольку удается наблюдать слияние мембраны этих пузырьков с плазматической мембраной на апикальной поверхности клетки. Происхождение пузырьков первого типа и их роль в клетке остается неясной.

Для периода питания *H. asiaticum* характерно увеличение количества микроворсинок на апикальной поверхности гиподермальных клеток. Считается, что микроворсинки принимают участие в образовании хитиново-протеиновых фибрилл (Locke, 1969; Zacharuk, 1972), причем существенная роль в этом процессе отводится участкам мембраны повышенной электронной плотности на концах микроворсинок. Локк (Locke, 1969) предполагает, что эти участки определяют ориентацию микрофибрилл. В кутикуле *H. asiaticum* наиболее интенсивно формирование фибрилл происходит, по-видимому, в середине питания, поскольку уплотнения на концах микроворсинок в этот период наиболее хорошо выражены. В конце питания происходит увеличение высоты микроворсинок и усложнение их конфигурации, что, вероятно, указывает на повышение функциональной активности гиподермальных клеток, направленной на выведение веществ через их апикальную поверхность. Об этом же говорит и увеличение количества митохондрий в апикальной цитоплазме в этот период. Обнаруженные на апикальной поверхности цитоплазматические выросты, по-видимому, принимают участие в формировании поровых каналов, как это предполагается для аналогичных структур гиподермальных клеток других членистоногих (Green a. Neff, 1972; Zacharuk, 1972). Электронноплотные филаменты, укрепленные в основании пучком микротрубочек, вероятно, выполняют опорную функцию.

Л и т е р а т у р а

- Б а л а ш о в Ю. С. 1960. Рост и растяжение покровов тела иксодовых клещей при кровососании. Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 19 : 263—290.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodidae) — переносчики болезней человека и животных. Изд. «Наука», Л. : 1—201.
- Ц в и л е н е в а В. А. и М а ш а н с к и й В. Ф. 1965. Структура кутикулы некоторых иксодовых клещей. Изв. АН СССР, сер. биол., 5 : 787—792.
- В е а м с Н. W. а. К e s s e l R. G. 1968. The Golgi apparatus: structure and function. Int. Rev. Cytol., 23 : 209—276.
- В r o d y A. R. 1969. Comparative fine structure of Acarine integument. J. N. Y. Entomol. Soc., 77 (2) : 105—116.
- В r o d y A. R. 1970. Observations on the fine structure of developing cuticle of a soil mite *Oppia coloradensis* (Acarina: Cryptostigmata). Acarologia, 12 (2) : 421—431.
- С a r o L. G. а. P a l a d e G. E. 1964. Protein synthesis, storage and discharge in the pancreatic exocrine cell. An autoradiographic study. J. Cell. Biol., 20 (3) : 473—495.
- D e l a c h a m b r e J. 1970. Etudes sur l'epicuticle des insectes. I. Le developement de l'epicuticle chez l'adult de *Tenebrio molitor* L. Z. Zellforsch., 108 (2) : 380—398.
- G r e e n J. P. а. N e f f M. R. 1972. A survey of fine structure of the integument of fiddler crab. Tissue and Cell, 4 (1) : 137—171.
- H e n n e b e r r y T. Y., A d a m s J. R. а. C o n t w e l l G. E. 1965. Fine structure of the integument of the two-spotted spider mite *Tetranychus telarius*. Ann. Entomol. Soc. Amer., 58 (3) : 532—535.
- L e e s A. D. 1947. Transpiration and the structure of the epicuticle in ticks. J. Exp. Biology, 23 (3—4) : 379—410.
- L e e s A. D. 1952. The role of cuticle growth in the feeding process of ticks. Proc. Zool. Soc. Lond., 121 (4) : 759—772.
- L o c k e M. 1961. Pore canals and related structures in insect cuticle. J. Biophys. Biochem. Cytol., 10 : 589—618.
- L o c k e M. 1964. The structure and formation of the integument in insect. In: The physiology of insecta. Ed. Rockstein M.; N. Y.
- L o c k e M. 1966. The structure and formation of cuticulin layer in epicuticle of an insect *Calpodus ethlius* (Lepidoptera, Hesperidae). J. Morphol. 118 (4) : 461—494.
- L o c k e M. 1969. The structure of an epidermal cell during the development of protein epicuticle and uptake of molting fluid in an insect. J. Morphol., 127 (1) : 7—40.
- N a t h a n s o n M. 1967. Comparative fine structure of sclerotized and unsclerotized integument of rabbit tick *Haemaphysalis leporispalustris* (Acari: Ixodidae). Ann. Entomol. Soc. Amer., 60 (6) : 1125—1135.
- N a t h a n s o n M. 1970. Changes in the fine structure of the integument of the rabbit tick *Haemaphysalis leporispalustris*, which occur during feeding. Ann. Entomol. Soc. Amer., 63 (6) : 1768—1770.
- N o b l e - N e s b i t t J. 1963. The fully formed intermolt cuticle and associated structures of *Podura aquatica* (Collembola). Q. J. Microscop. Sci., 104 (2) : 253—270.
- R i n t e r k n e c h t E. et L e v i P. 1966. Etude au microscope electronique du cycle cuticulere au course 4-eme larvaire chez *Locusta migratoria*. Z. Zellforsch. 72 (3) : 390—407.

- Wharton G. W., Parris W. a. Johnston D. E. 1968. Observation on the fine structure of the cuticle of the spiny rat mite *Laelaps ehidnina* (Acari: Mesostigmata). *Acarologia*, 12 (2) : 206—214.
- Zacharuk R. Y. 1972. Fine structure of cuticle, epidermis and fat body of larval Elateridae (Coleoptera) and changes associated with molting. *Can. J. Zool.*, 50 (11) : 1463—1488.
-

ULTRAFINE STRUCTURE OF THE INTEGUMENT OF THE TICK
HYALOMMA ASIATICUM P. SCH. ET E. SCHL.
DURING ITS STARVATION AND FEEDING

L. I. Amosova

S U M M A R Y

Integument fine structure of *H. asiaticum* nymphs during their feeding and starvation has been studied. In hungry nymphs hypoderma has an ultrastructure typical for hypodermal cells of arthropods in the intermoulting period and is characterized by a poor development of granular endoplasmic reticulum, small number of mitochondria and absence of Golgi complexes. The apical surface of the cells is covered with short irregularly scattered microvilli. The cuticle consists of the procuticle, which has a homogenous fine-granular structure, and four-layered epicuticle. During the feeding period hypodermal cells greatly increase in volume and the elements of granular endoplasmic reticulum and mitochondria increase in number. Golgi complexes and a variety of apical vesicles have been observed. The number of microvilli on the apical surface increases that is accompanied by a cuticle growth. Procuticle, which is being formed within this period, has a lamellar structure.

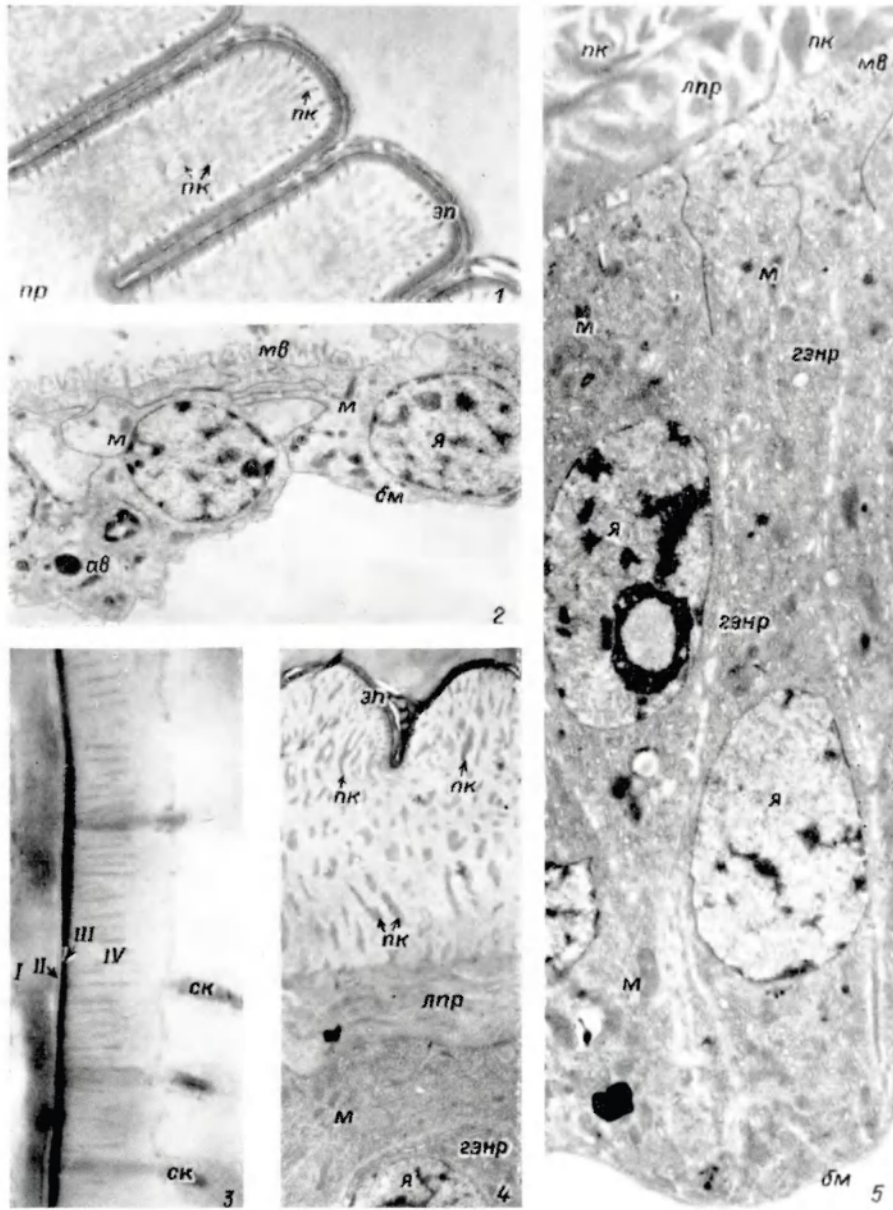


Рис. 1—5. Ультраструктура покровов голодной (1—3) и питающейся (4—5) нимфы *H. asiaticum*.

1 — апикальная часть кутикулы. Ув. 5 000; 2 — гиподермальные клетки. Ув. 4 500; 3 — апикальная поверхность кутикулы. Ув. 52 000; 4 — 2-й день питания. Ув. 4 200; 5 — 4-й день питания. Ув. 6 500; пр — прокутикула; лпр — ламеллярная прокутикула; пк — поровые каналы; эп — эпикутикула; ск — скопления электронноплотного вещества в апикальных концах поровых каналов; я — ядро; бм — базальная мембрана; мв — микроворсинки; м — митохондрии; гэнр — гранулярный эндоплазматический ретикулум; ав — аутофагические вакуоли, I — слой I; II — слой II; III — слой III; IV — слой IV.

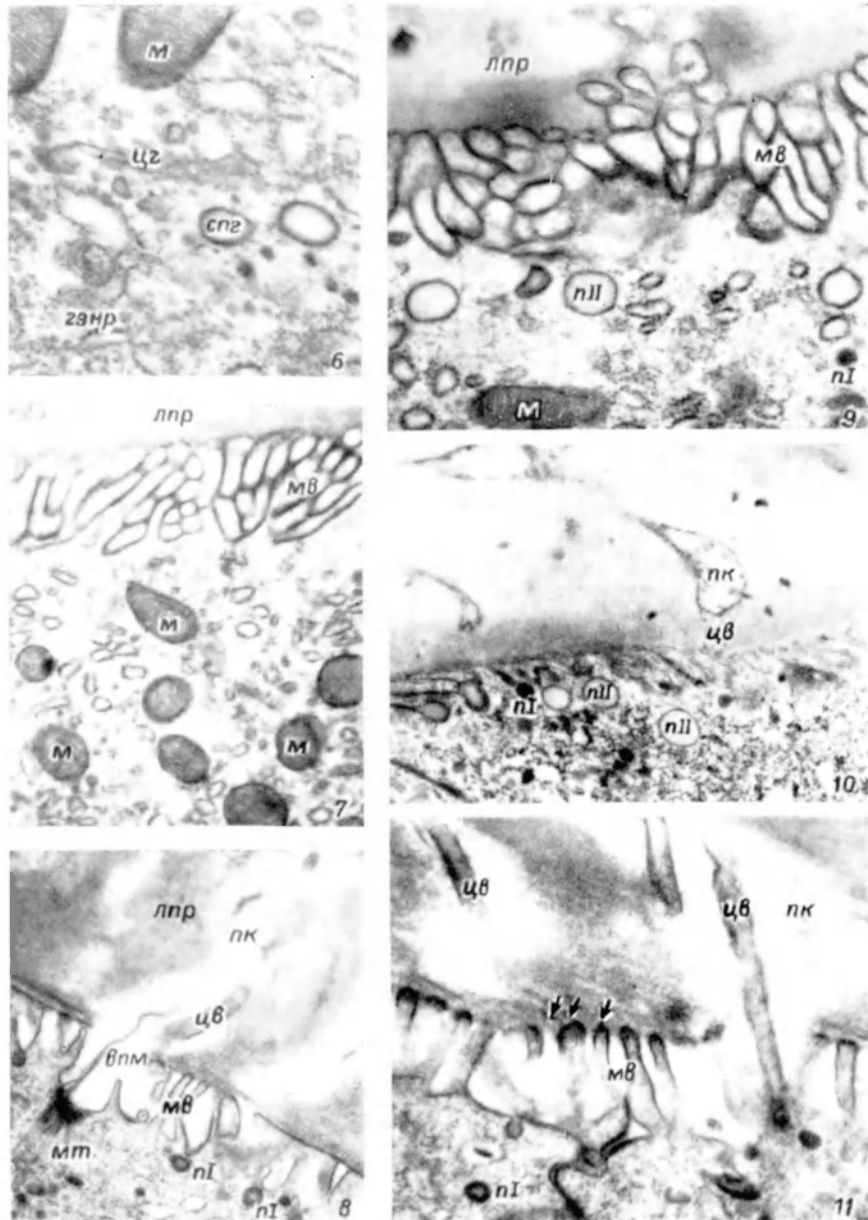


Рис. 6—11. Ультраструктура гиподермальных клеток нимфы *H. asiaticum* в период питания.

6 — комплекс Гольджи. Ув. 40 000; 7 — митохондрии в апикальной зоне клеток в конце питания. Ув. 22 000; 8 — апикальная зона гиподермальных клеток в середине питания, видны пузырьки первого типа. Ув. 24 000; 9 — пузырьки второго типа в апикальной зоне клеток в конце питания. Ув. 35 000; 10 — апикальная зона гиподермальных клеток в начале питания. Ув. 22 000; 11 — микроворсинки и цитоплазматические выросты на апикальной поверхности гиподермальных клеток в середине питания. На концах микроворсинок видны скопления электронноплотного вещества. Ув. 30 000; цз — цистерны комплекса Гольджи; спг — светлые пузырьки комплекса Гольджи; н I — апикальные пузырьки первого типа; н II — апикальные пузырьки второго типа; мт — микротрубочки; цв — цитоплазматический вырост; впм — вырост плазматической мембраны; мв — микрофибриллы прокутикулы. Остальные обозначения те же, что на рис. 1—5.