

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СЛЮННЫХ ЖЕЛЕЗ
ТАЕЖНОГО КЛЕЩА IXODES PERSULCATUS (IXODIDAE).
I. ГРАНУЛОСЕКРЕТИРУЮЩИЕ АЛЬВЕОЛЫ ГОЛОДНОЙ САМКИ

Ю. С. Балашов

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

В слюнных железах голодной самки просвечивающей электронной микроскопией ультратонких срезов выявлены 2 типа гранулосекретирующих альвеол. Альвеолы II типа располагаются вдоль главных выводных протоков и их крупных разветвлений, образованы тремя типами секреторных клеток (*A*, *B*, *C*) и разделяющими их эпителиальными клетками (*P*). В секреторных клетках обнаружены 3 морфологических типа секреторных включений. Альвеолы III типа составляют основную массу ткани железы, они построены из двух типов секреторных (*D*, *E*) и эпителиальных клеток. По своему клеточному составу альвеолы II и III типов *I. persulcatus* заметно отличаются от таковых у *Hyalomma asiaticum* и *Boophilus microplus*.

Слюнные железы иксодовых клещей представляют собой уникальное явление среди кровососущих членистоногих в связи с многочисленностью выполняемых ими функций, многокомпонентностью выделяемой ими слюны и наличием в их составе нескольких типов альвеол, каждый из которых, в свою очередь, включает несколько типов секреторных клеток. Обширная литература, посвященная слюнным железам иксодид, подробно рассмотрена в специальных обзорах (Балашов, 1967; Sauer, 1977). Наиболее детально исследованы строение и функции слюнных желез у нескольких представителей подсем. *Amblyomminae*. Методами световой микроскопии было установлено, что у клещей *Rhipicephalus appendiculatus* (Till, 1961), *Hyaloma asiaticum* (Балашов 1965; Балашов и Джафаров, 1966; Балашов и Воробьева, 1977), *Haemaphysalis spinigera* (Chinery, 1965), *Boophilus microplus* (Binnington, 1978) в крупных гроздевидных слюнных железах существуют три типа альвеол. Альвеолы I типа, или пирамидальные, не продуцируют секреторных гранул, располагаются вдоль главных выводных протоков или вдоль их основных разветвлений и отличаются глубокими впячиваниями наружной цитоплазматической мембраны и, по-видимому, представляют собой осморегуляторные органы. Альвеолы II и III типов у самок, нимф и личинок, а у самцов дополнительно и IV типа относят к числу гранулосекретирующих. Их характерная особенность — накопление в клетках разного рода секреторных вакуолей и гранул, которые выводятся в полость альвеол и образуют слюну клещей. В каждом из типов гранулосекретирующих альвеол описаны по несколько типов секреторных клеток, имеющих обычно буквенные обозначения (*a—f*). Гомологизация этих типов клеток среди исследованных видов иксодид еще не завершена.

Немногочисленные пока электронно-микроскопические исследования (Балашов и Джафаров, 1966; Балашов, 1979) подтвердили справедливость принятой классификации альвеол и позволили выявить еще несколько разновидностей секреторных клеток самок клещей *Hyalomma asiaticum*, нимф *Haemaphysalis leporispalustris* (Kirkland, 1971), самцов

Dermacentor variabilis (Coons a. Roshdy, 1973) и самок *D. andersoni* (Meredith a. Kaufman, 1973). К сожалению, ни электронно-микроскопические, ни гистохимические исследования пока не позволяют идентифицировать определенные типы секреторных гранул и вакуолей с уже известными биохимическими компонентами слюны питающихся клещей.

Функции слюны иксодовых клещей в связи с их многодневным питанием весьма многообразны. Одним из важнейших компонентов слюны являются быстро затвердевающие мукопротеины и ликопротеины, образующие так называемый цементный футляр вокруг ротовых частей клеща в коже хозяина (Балашов, 1965; Moorhouse, 1969; Theis a. Budwiser, 1974). Фармакологически активные компоненты слюны и в первую очередь простагландины (Higgs a. o., 1976) обуславливают резкое повышение проницаемости стенок кровеносных сосудов в месте прикрепления и образование множественных гематом, содержимое которых изливается в так называемую пищевую полость некротического очага. Очаг воспаления формируется вследствие сложных иммунологических реакций организма хозяина в ответ на введение клещом слюны, содержащей высокоактивные антигены. В частности, антигены слюны или какие-то ее компоненты ответственны за массовую миграцию к месту прикрепления паразита нейтрофилов и эозинофилов. Освобождающиеся при разрушении нейтрофилов и тучных клеток ферменты вызывают интенсивный лизис окружающих тканей. В результате в очаге воспаления у окончания трубки цементного футляра образуется пищевая полость (Tatchell a. Moorhouse, 1970; Schleger a. o., 1976). Жидкое содержимое пищевой полости состоит из крови, лимфы и продуктов лизиса окружающих тканей. Клещ питается содержимым пищевой полости. При этом установлено, что многодневное питание клещей складывается из множества единичных чередующихся актов отсасывания содержимого пищевой полости и вспрыскивания в нее слюны (Балашов, 1965; Arthur, 1970).

В слюне клещей также выявлены активные ферменты, как например липазы, аминоксиптидазы, эстеразы (Schleger a. Lincoln, 1976), продукты метаболизма, включая гуанин, аминокислоты, токсины (O'Hagan, 1977), но функции этих веществ в акте питания остаются неизвестными.

Наконец, во время питания клещей их слюнные железы выполняют осморегуляторные функции, выделяя вместе со слюной избыточную воду и соки, полученные с кровью и лимфой хозяина (Балашов, 1965; Tatchell, 1969; Kitaoka a. Morii, 1970).

Все перечисленные работы за немногими исключениями касаются представителей подсем. *Amblyomminae*, тогда как в отношении строения и функций слюнных желез у подсем. *Ixodinae* данные весьма ограничены.

Первые исследования строения слюнных желез иксодовых клещей были выполнены на *Ixodes ricinus* (Суворов, 1908; Nordenskiold, 1908, 1911; Samson, 1909). Эти авторы описали в слюнных железах самок II типа альвеол: пирамидальные и секреторные. В составе последних, в свою очередь, выявлены 2 типа клеток — устьевые и заполняющие. Первые занимают базальную часть альвеолы и заполнены плохо красящимися крупными секреторными вакуолями, а вторые занимают апикальную половину альвеолы и у голодных особей свободны от секреторных включений. С началом питания размеры секреторных альвеол увеличиваются за счет роста заполняющих клеток, в которых появляются мелкие секреторные включения. В самой альвеоле формируется центральная внутриальвеолярная полость.

Эти результаты получили подтверждение в дальнейших исследованиях (Балашов, 1957, 1965). Была подтверждена гомология пирамидальных альвеол клещей-иксодов альвеолам I типа у представителей подсем. *Amblyomminae*. В то же время гомологизация секреторных альвеол *I. ricinus* с гранулосекретирующими альвеолами амблиоммин оказалась затруднительной из-за различий в их клеточном составе. Определенные трудности возникли и в трактовке функций слюнных желез амблиоммин и иксодов. Если у первых одной из главных функций сложных желез считается

секреция компонентов цементного футляра, то у иксодин само существование цементного футляра некоторыми авторами ставится под сомнение (Mooghouse, 1969; Nosek o. a., 1978). В то же время другие исследователи считают, что образование цементного футляра вокруг ротовых частей питающегося клеща свойственно и иксодинам (Калягин, 1976; Eveleigh a. o., 1974).

Учитывая, что большинство возбудителей трансмиссивных инфекций передается клещами инокулятивно вместе со слюной, вводимой в организм хозяина, исследование строения и функционирования слюнных желез иксодовых клещей представляет не только научный, но и практический интерес. Последнее в первую очередь относится к клещам-иксодинам и особенно к *Ixodes persulcatus* — переносчику клещевого энцефалита. Известно, что далеко не каждый укус клеща, инфицированного вирусом клещевого энцефалита, заканчивается передачей возбудителя восприимчивому хозяину. Понять причины этого явления можно, лишь зная особенности функционирования слюнных желез в связи с локализацией в них вируса и освобождением его из клеток клеща в процессе слюноотделения.

Целью настоящей работы мы поставили выяснение ультраструктурных особенностей слюнных желез таежного клеща *I. persulcatus*. В первом сообщении рассматриваются электронно-микроскопические особенности гранулосекретирующих альвеол голодных самок.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для работы были взяты голодные самки *I. persulcatus* P. Sch из лабораторных культур от напитавшихся самок, собранных в Ленинградской обл. и на юге Красноярского края. Для вскрытия брали активизировавшихся особей, способных к нападению, в возрасте 2—3 мес. после линьки. Клещей вскрывали в охлажденном (4°) физиологическом растворе Рингера для паукообразных. Отпрепарированные слюнные железы фиксировали 2.5%-ным глутаральдегидом на 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2—7.4) в течение 3 ч при 4°, промывали в буфере и дофиксировали 2%-ным OsO₄ в течение 1 ч при 4°. В фиксаторы и промывочную среду для достижения тоничности в 400 м ОсМ добавляли сахарозу. Обезвоживание проводили через этиловый спирт возрастающей крепости и абсолютный ацетон. Для контрастирования материал выдерживали 24 ч в насыщенном растворе уксуснокислого урана в 70-градусном спирте. Ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме ЛКВ-III, окрашивали лимоннокислым свинцом по Рейнольдсу и просматривали на электронном микроскопе Tesla BS-500. Параллельно получали полутонкие срезы толщиной 1—2 мкм, окрашивали их толуидиновым синим и исследовали в световом микроскопе.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Слюнные железы голодной самки *I. persulcatus* представлены парой массивных гроздевидных органов длиной 0.21—0.26 мкм, занимающих латеральные части идиосома от уровня заднего конца глотки до дыхалец (рис. 1). Каждая железа образована несколькими сотнями железистых пузырьков (альвеол). Альвеолы сидят на главных выводных протоках слюнных желез и их многочисленных первичных, вторичных и третичных разветвлениях. Каждый из главных выводных протоков открывается в слюнной резервуар предротовой полости. Конечные разветвления главных выводных протоков слюнных желез — третичные протоки — несут по несколько десятков секреторных альвеол и образуют лопасти слюнной железы. Альвеолы открываются в выводные протоки слюнной железы собственными короткими альвеолярными протоками. Строение главных, первичных, вторичных, третичных и альвеолярных протоков подробно описано ранее (Балашов, 1979) и сходно у всех иксодовых

клещей. Основная их особенность — толстая кутикулярная выстилка, усиленная концентрической спиральной нитью.

Каждая из слюнных желез переплетена множеством трахей и иннервируется ответвлениями пальпального и 1—3-го ножных нервов. Индивидуальные аксоны этих нервных окончаний входят внутрь каждой из слюнных альвеол, где и находятся их синаптические зоны (рис. 11). Соответственно слюноотделение находится у клещей под нервным контролем.

На главных выводных протоках самки *I. persulcatus* и их первичных ответвлениях располагаются альвеолы I типа (пирамидальные). Они сходны по строению у всех иксодовых клещей (Балашов, 1979; Coons a. Roshdy, 1973), им приписывается участие в осморегуляции, но окончательное выяснение ультраструктурных особенностей и функций альвеол I типа требует специальных исследований.

Основную массу ткани железы составляют гранулосекретирующие альвеолы, размеры и строение которых резко различаются у голодных и питающихся самок. Первоначально считали, что в роде *Ixodes* гранулосекретирующие альвеолы принадлежат к одному типу (Nordenskiöld, 1908; Samson, 1909; Балашов, 1965), но с помощью электронной микроскопии ультратонких срезов нам удалось выделить среди них 2 морфологических типа. Оба типа альвеол в дальнейшем мы смогли различать на окрашенных полутонких и обычных гистологических срезах. Учитывая определенное, хотя и далеко не полное сходство между этими типами альвеол *I. persulcatus* и альвеолами II и III типов *H. asiaticum*, *B. microplus*, *R. appendiculatus* и других клещей-амблиоммин, мы приняли подобное деление на 2 типа и для иксодин. В свою очередь, клетки, входящие в состав альвеол II и III типов *I. persulcatus*, мы обозначаем прописными буквами латинского алфавита (*A*, *B*, *C*, и др.), в отличие от строчных букв для обозначения разных типов клеток в альвеолах амблиоммин. Сходство в буквенном обозначении секреторных клеток у иксодин и амблиоммин подразумевает общность их строения и функций.

Альвеолы II типа встречаются в передней половине железы, располагаются на первичных и вторичных разветвлениях выводных протоков вперемежку с альвеолами III типа и по числу значительно уступают последним. На полутонких срезах эти альвеолы имеют овальную форму 56×45 мкм (рис. 2, см. вкл. рис. 2—6). Внутри альвеолы заключена вытянутая внутриальвеолярная полость, которая отделена от альвеолярного протока конусовидной клапанной структурой, снабженной кутикулярной выстилкой. По строению альвеолярный клапан *I. persulcatus* сходен с таковым *H. asiaticum* (Балашов, 1979).

Базальная половина альвеолы занята 4—6 крупными клетками *A*, а апикальная — 7—9 более мелкими клетками, среди которых мы, в свою очередь, различаем 2 типа — *B* и *C* (рис. 3). Промежутки между секреторными клетками *A*, *B*, *C* заняты сильно вытянутыми эпителиальными (=интерстициальными, париетальными) клетками *P*. Практически секреторные клетки находятся как бы в чехле из эпителиальных клеток, отделяющих их от базальной мембраны и друг от друга (рис. 7).

Для клеток *A* характерны сравнительно крупные ядра угловато-неправильной формы 7×6 мкм. Цитоплазма их заполнена большим количеством сферических или слегка вытянутых включений, резко отличаю-

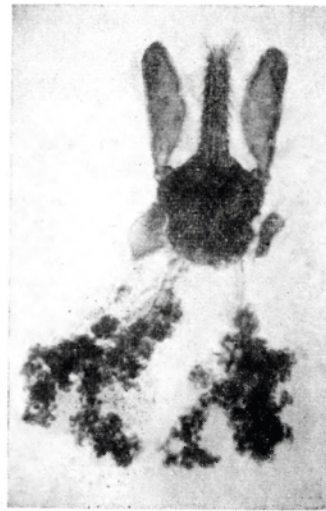


Рис. 1. Гнатосома голодной самки с отпрепарированными слюнными железами, $\times 28$.

щихся по своей электронной плотности (рис. 4) и размерам. Эти включения при окраске эозин-азуром приобретают разной интенсивности красные тона. На полутонких срезах, окрашенных толуидиновым синим, их окраска варьирует от прозрачной до темно-синей.

По размерам и электронной плотности мы условно разделили эти секреторные включения на 3 группы. Наиболее крупные из них имеют

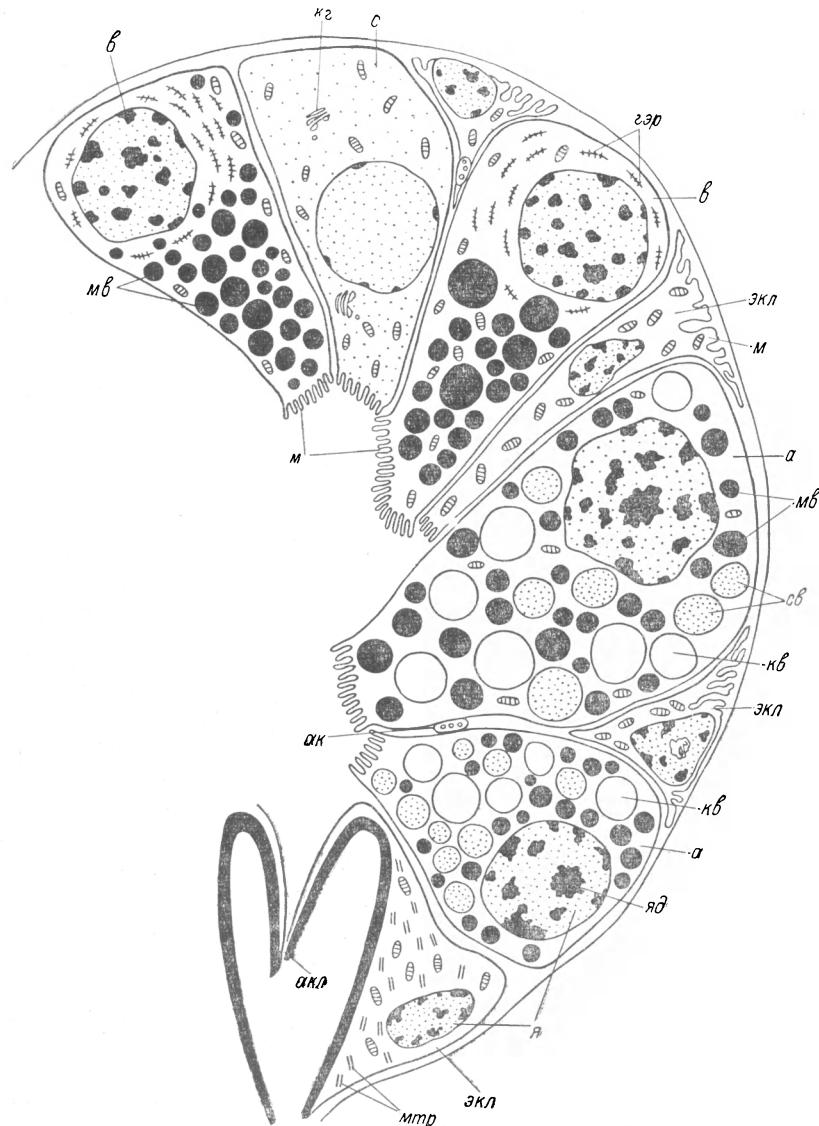


Рис. 7. Схема строения альвеолы II голодной самки.

мтр — микротрубочки, *кз* — комплекс Гольджи, *ака* — альвеолярный клапан.
Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—6.

правильную сферическую форму диаметром от 3 до 5 мкм. Они выглядят прозрачными или же в них выявляется сеть из рыхлого материала с умеренной электронной плотностью.

Средние по размерам включения сферической или слегка вытянутой формы от 2×1.6 до 2.4×1.8 мкм, с гомогенным содержимым, умеренной электронной плотности (серая окраска на электроннограммах). Наиболее мелкие включения сферической или овальной формы от 0.5×0.4 до 2.3×1.9 мкм высокой электронной плотности. В отдельных случаях видно, что секреторные включения находятся внутри раздутой цистерны грану-

лярного эндоплазматического ретикулума (ГЭР). В целом цитоплазма клеток *A* бедна элементами ГЭР, представленными короткими тонкими цистернами и мелкими пузырьками. В цитоплазме много свободных рибосом и единичные комплексы Гольджи. Количество митохондрий невелико. Базальная цитоплазматическая мембрана слегка волнистая без глубоких втягиваний, а апикальная покрыта микроворсинками.

Не вызывает сомнения, что клетки *A* голодных особей содержат вполне сформировавшийся секрет. В некоторых случаях секреторные включения располагаются непосредственно на границе с апикальной цитоплазматической мембраной (рис. 5) или даже в зоне между микроворсинками. В отношении связей между разными типами секреторных включений мы полагаем, что в клетках *A* мелкие, средние и крупные гранулы представляют последовательные стадии созревания секрета. В зоне аппарата Гольджи образуются отличающиеся небольшой электронной плотностью мелкие секреторные включения. В дальнейшем они превращаются в менее плотные средние включения, а содержимое последних, разжижаясь, придает характерный облик крупным включениям, заполненным зрелым секретом с низкой электронной плотностью.

Клетки *B* отличаются сравнительно крупными ядрами почти сферической или неправильно многоугольной формы, диаметром 8—6 мкм (рис. 3). Хроматин собран в крупные глыбки неправильной формы, так что ядра выглядят оптически плотными. Объем цитоплазмы по сравнению с размером ядра невелик. В цитоплазме лежат мелкие и средние секреторные включения, внешне сходные с описанными в клетках *A*, но в значительно меньшем количестве. Характерная особенность этих клеток — богатство элементами ГЭР, плоские цистерны которой располагаются пачками преимущественно в околядерной зоне (рис. 6). Между цистернами ГЭР располагаются довольно многочисленные сферические секреторные включения с высокой электронной плотностью. Обилие элементов ГЭР обуславливает высокую базофилию клеток *B*, интенсивно окрашивающихся толуидиновой синькой и основными красителями. Базальная цитоплазматическая мембрана гладкая, а апикальная несет многочисленные микроворсинки.

Клетки *C* отличаются почти оптически пустым ядром сферической формы диаметром 5—3 мкм (рис. 3). Хроматин в небольшом количестве концентрируется у ядерной оболочки. Цитоплазма этих клеток свободна от секреторных включений, но содержит много митохондрий и комплексов Гольджи. Апикальная цитоплазматическая мембрана несет микроворсинки.

Эпителиальные клетки *P* у голодных клещей представлены тонкими цитоплазматическими прослойками между секреторными клетками и базальной мембраной. Ядра их мельче, чем у секреторных клеток (3×2 мкм), вытянутой или неправильно многоугольной формы с многочисленными глыбками хроматина. В оптически прозрачной цитоплазме лежат многочисленные митохондрии. В зоне, граничащей с внутриальвеолярной полостью, границы эпителиальных клеток образуют многочисленные изгибы, а с секреторными клетками они скрепляются хорошо выраженными септированными десмосомами (рис. 5). Базальная цитоплазматическая мембрана у голодных клещей еще не образует глубоких втягиваний.

Аксоны нервов слюнной железы входят в альвеолы чаще всего в промежутках между эпителиальными и секреторными клетками, хотя синоптические зоны обнаруживаются непосредственно внутри самих клеток. Общий план строения альвеолы II представлен на рис. 7.

Альвеолы III типа наиболее многочисленны и встречаются от переднего до заднего конца железы. По-видимому, в прежних исследованиях *I. ricinus* описывались преимущественно альвеолы этого типа, хотя у питающихся особей за одну из стадий их развития принимались альвеолы II типа (Nordenskiöld, 1908; Балашов, 1965). На полутонких срезах

(рис. 8, см. вкл. рис. 8—12) они имеют сферическую или овальную форму, снабжены на границе с альвеолярным протоком кутикулярным клапаном, а внутриальвеолярная полость имеет форму узкой щели. Размер альвеол III типа варьирует от 50 до 60 мкм.

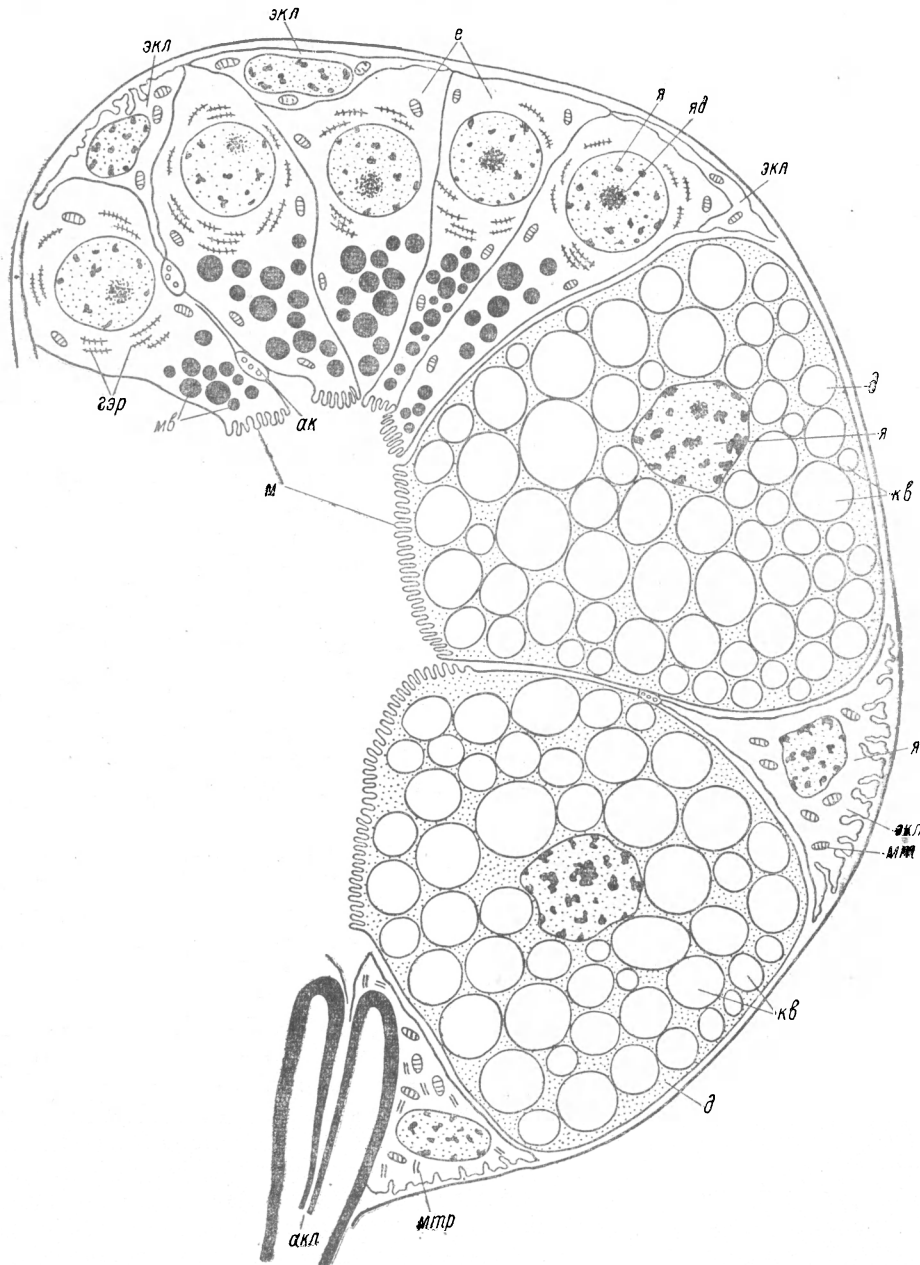


Рис. 13. Схема строения альвеолы III типа голодной самки, Обозначения те же, что и на рис. 2—6, 8—12.

Примерно $\frac{2}{3}$ альвеолы, граничащие с альвеолярным протоком, заняты 3—4 гипертрофированными клетками *D*. Цитоплазма этих клеток забита крупными сферическими вакуолями от 3 до 7 мкм. Вакуоли выглядят прозрачными на электроннограммах или же в них содержатся сети из аморфного материала низкой электронной плотности (рис. 9). Подобные вакуоли граничат с апикальной цитоплазматической мембраной. Иногда удается наблюдать, как содержимое подобных вакуолей изливается во внутриальвеолярную полость в разрывы цитоплазматической мембраны.

ческой мембраны между микроворсинками (рис. 11). Цитоплазма сохраняется в виде тонкой сети между секреторными вакуолями. ГЭР в клетках *D* почти не развита, а количество митохондрий невелико. Ядра имеют неправильно многоугольную форму размером 5—7 мкм. Они заполнены крупными глыбками хроматина и содержат ядрышки гранулярного типа (рис. 11). На полутонких срезах, окрашенных толуидиновым синим, а также на парафиновых срезах после окраски эозин-азуром, железным гематоксилином или гематоксилином Эрлиха-эозином секреторные вакуоли клеток *D* не окрашиваются. Создается впечатление, что клетки *D* голодных самок уже закончили цикл активности и заполнены зрелым секретом, готовым к освобождению из клеток с началом питания.

Клетки *E* (рис. 9—11) занимают апикальную треть альвеолы (рис. 9). Они имеют крупные сферические ядра диаметром 4.5—5.5 мкм. Цитоплазма их содержит сферические включения высокой и средней электронной плотности диаметром от 0.3 до 2 мкм. Эти включения чернятся осмиевым фиксатором (рис. 10). В околоядерной зоне много уплощенных цистерн ГЭР, часто образующих стопки или пакеты комплексов Гольджи. Ядра содержат крупные и средние глыбки хроматина и ядрышки гранулярного типа. Апикальная цитоплазматическая мембрана несет многочисленные макроворсинки, а базальная цитоплазматическая мембрана образует неглубокие складки.

Как и в альвеолах II типа, клетки *D* и *E* разделены друг от друга и от базальной мембраны выростами эпителиальных клеток *P* (рис. 12), клеточные границы которых местами образуют сложные переплетения. Вследствие этого между секреторными клетками сохраняются узкие щелевидные пространства, идущие от внутриальвеолярной полости к базальной мембране (рис. 10). Общая схема строения альвеол III типа голодной самки изображена на рис. 13.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Электронно-микроскопическое изучение слюнных желез голодных самок *I. persulcatus* позволило выявить в их составе 2 типа гранулосекретирующих альвеол, а не один тип, как предполагали раньше (Суворов, 1908; Nordenskiöld, 1908, 1911; Samson, 1909; Балашов, 1957, 1965). Гранулосекретирующие альвеолы иксодин, как и у хорошо изученных клещей-амблиоммин (Балашов, 1979), мы называем альвеолами II и III типов. Подобное обозначение подразумевает определенное сходство в их строении у иксодин и амблиоммин. В частности, у изученных представителей обеих подсемейств альвеолы II типа менее многочисленны и расположены на крупных разветвлениях главных выводных протоков в передней трети железы. Альвеолы III типа наиболее многочисленны и составляют основную массу ткани железы. В отношении их клеточного состава и морфологических особенностей секреторных включений альвеолы *I. persulcatus* заметно отличаются от изученных в этом отношении слюнных желез *Hyalomma asiaticum* (Балашов, 1979), *Dermacentor variabilis* (Coons. a. Roshdy, 1975), *Boophilus microplus* (Binnington, 1978) и других видов подсем. *Amblyomminae*. Эти различия проявляются в первую очередь в меньшем числе типов секреторных клеток у иксодин и в отсутствие у них столь характерных для амблиоммин сложных секреторных включений, заполняющих цитоплазму клеток *a* и *d* у голодных особей.

Следует отметить, что цитоплазма клеток *A* и *D* голодных самок *I. persulcatus* почти полностью загружена секретом. Тем самым обеспечивается возможность секреции определенных компонентов слюны с самого начала прикрепления к хозяину без какого-либо подготовительного периода. Напротив, другая часть клеток, занимающих апикальные части альвеол (клетки *B* и *E*), по-видимому, еще не достигла состояния функциональной зрелости, содержит большое количество элементов ГЭР и комплексов Гольджи, но лишь небольшое количество секреторных включений. Соответственно они приступают к секреции лишь спустя некоторое время после начала питания клещей.

Литература

- Б а л а ш о в Ю. С. 1957. Гистологические особенности пищеварения у иксодовых и аргасовых клещей. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 17 : 137—167.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1965. Механизм слюноотделения и морфолого-гистологические особенности слюнных желез иксодовых клещей (Acarina: Ixodoidea). — Энт. томол. обзор., 44 (4) : 785—802.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1967. Кровососущие клещи (Ixodoidea) — переносчики болезней человека и животных. «Наука», Л. : 1—320.
- Б а л а ш о в Ю. С. 1979. Слюнные железы. — В кн.: Атлас электронно-микроскопической анатомии иксодовых клещей. «Наука», Л. : 28—34.
- Б а л а ш о в Ю. С., Е. В. В о р о б ь е в а. 1977. Прижизненное изучение строения слюнных желез иксодового клеща *Hyalomma asiaticum*. — В кн.: Морфология и диагностика клещей. Л. : 41—46.
- Б а л а ш о в Ю. С., Т. Э. Д ж а ф а р о в. 1966. Строение слюнных желез клеща *Hyalomma asiaticum* (Acarina: Ixodoidea). — Зоол. журн., 45 (8) : 1134—1143.
- К а л я г и н Ю. С. 1976. Гистологические особенности взаимоотношений в системе «паразит—хозяин» при паразитировании личинок, нимф и самок *Ixodes persulcatus* на мышевидных грызунах. — В кн.: Вопросы экспериментальной морфофизиологии и генетики. Кемерово : 150—156.
- П а в л о в с к и й Е. Н., С. П. А л ф е е в а. 1941. Патологогистологические изменения кожи крупного рогатого скота при укусе клеща *Ixodes ricinus*. — Тр. Военно-мед. акад. им. С. М. Кирова, 25 : 153—160.
- С у в о р о в Е. К. 1908. *Ixodes ricinus*. Анатомический очерк. — Тр. СПб. общ. естествоисп., 38 (4) : 139—239.
- B i n n i n g t o n K. C. 1978. Sequential changes in salivary gland structure during attachment and feeding of the cattle tick, *Boophilus microplus*. — Int. J. Parasitol., 8 (2) : 97—115.
- C h i n e r y W. A. 1965. Studies on the various glands of the tick *Haemaphysalis spinigera* Neum. 1897. Part. III. The salivary glands. — Acta tropica, 22 (4) : 321—349.
- C h i n e r y W. A. 1973. The nature and origin of the «cement» substance at the site of attachment and feeding of adult *Haemaphysalis spinigera* (Ixodidae). — J. Med. Entomol., 10 (4) : 355—362.
- C o o n s L. B., M. A. R o s h d y. 1973. Fine structure of the salivary glands of unfed male *Dermacentor variabilis* (Say) (Ixodidae). — J. Parasitol., 59 (5) : 900—912.
- E v e l e i g h E. S., W. T h r e l f a l l, L. W. B e l b e c k. 1974. Histopathological changes associated with the attachment of *Ixodes (Ceraixodes) uriae* White, 1852. — Can. J. Zool., 52 (12) : 1443—1446.
- H i g g s G. A., G. R. V a s e, R. G. H a r t, C. P o t t e r, R. G. W i l s o n. 1976. Prostaglandins in the saliva of the cattle tick, *Boophilus microplus* (Canestrini) (Acarina, Ixodidae). — Bull. Entomol. Res., 66 : 665—670.
- K i r k l a n d W. L. 1971. Ultrastructural changes in the nymphal salivary glands of the rabbit tick *Haemaphysalis leporispalustris* during feeding. — J. Insect Physiol., 17 (10) : 1933—1946.
- K i t a o k a S., T. M o r i i. 1970. Ionic and water balance in the feeding process of ixodid ticks. — Nat. Inst. Anim. Health Quart., 10 (1) : 34—41.
- M e r e d i t h J., W. R. K a u f m a n. 1973. A proposed site of fluid secretion in the salivary gland of the ixodes tick *Dermacentor andersoni*. — Parasitology, 67 (2) : 205—217.
- M o o r h o u s e D. E. 1969. The attachment of some ixodid ticks to their natural hosts. — In: Proc. 2nd. Internat. Congr. Acarology, 1967, Budapest : 319—329.
- N o r d e n s k i o l d E. 1908. Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. — Zool. Jahrb., Abt. Ant., I, 25 (4) : 637—674.
- N o r d e n s k i o l d E. 1911. Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. — Zool. Jahrb., Abt. Ant., III, 32 (1) : 77—106.
- N o s e k J., J. R a j č a n i, O. K o ž u c h. 1978. Reaktion of the host to the tick bite. III. The bite of viruliferous *Ixodes ricinus* female. — Zbl. Bakt. Hyg., Abt. Orig. A, 242 : 141—147.
- O ' H a g a n J. E. 1977. Chemical exchanges between the mouth parts of ticks and their hosts. — Proc. XV int. Congr., Entomol., 1976 : 266—276.
- S a m s o n K. 1909. Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus*. — Zeit. f. wiss. Zool., 93 (2) : 185—236.
- S a u e r J. R. 1977. Acarine salivary glands — physiological relationships. — J. Med. Entomol., 14 (1) : 1—9.
- S c h l e g e r A. V., D. T. L i n k o l n. 1976. *Boophilus microplus*: Characterization of enzymes introduced into host. — Austr. J. Biol. Sci., 29 (5—6) : 487—497.
- S c h l e g e r A. V., L i n c o l n D. T., M c K e n n a R. V., K e m p D. H., R o b e r t s J. A. 1976. *Boophilus microplus*: Cellular responses to larval attachment and their relationship to host resistance. — Austr. J. Biol. Sci., 29 : 499—512.
- T a t c h e l l R. J. 1969. The ionic regulatory role of the salivary secretion of the cattle tick *Boophilus microplus*. — J. Insect Physiol., 15 (8) : 1421—1431.
- T a t c h e l l R. J., D. E. M o o r h o u s e. 1970. Neutrophils: their role in the formation of a tick feeding lesion. — Science, 167 : 1002—1003.

Theis J. H., P. D. Budwiser. 1974. Rhipicephalus sanguineus; sequential Histopathology at the Host-Arthropod Interface. — Experimental parasitol., 36: 77—105.

Till W. M. 1961. A contribution to the anatomy and histology of the brown ear tick. Rhipicephalus appendiculatus Neumann. — Mem. Ent. Soc. S. Afr., 6: 1—124.

ULTRASTRUCTURAL PECULIARITIES OF SALIVARY GLANDS OF IXODES PERSULCATUS (IXODIDAE). I. GRANULOSECRETING ALVEOLES OF HUNGRY FEMALES

Yu. S. Balashov

S U M M A R Y

Two types of granulo-secreting alveoles were found in salivary glands of hungry females by means of electron microscopy of ultrafine sections. Alveoles of the IIInd type occur in the anterior half of the gland. They are not numerous and consist of three types of secretory cells (A, B, C) surrounding the inneralveolar cavity. The secretory cells are separated from each other and from the basal membrane by the strands of the epithelial cells P. Three types of spherical inclusions were found in the secretory cells. They differ in size, electron density and intensity of staining of half-fine sections with toluidin blue. The apical cytoplasmic membrane of secretory cells bears numerous microvilli. Alveoles of the IIIrd type, which constitute the main mass of the gland tissue, have a narrow slit-like inneralveolar cavity. The basal part of the alveole is formed by 3—4 large cells filled with large spherical electron-transparent vacuoles of the secretion. The apical part of the alveole is occupied by 9 to 11 cells E, whose cytoplasm is filled with numerous flat cisternae of granular endoplasmatic reticulum and small and medium secretory vacuoles of different electron density. Alveoles of the IIInd and IIIrd type of *I. persulcatus* are not identical with those of *Hyalomma asiaticum*, *Boophilus microplus* and other members of the subfamily *Amblyominae*.

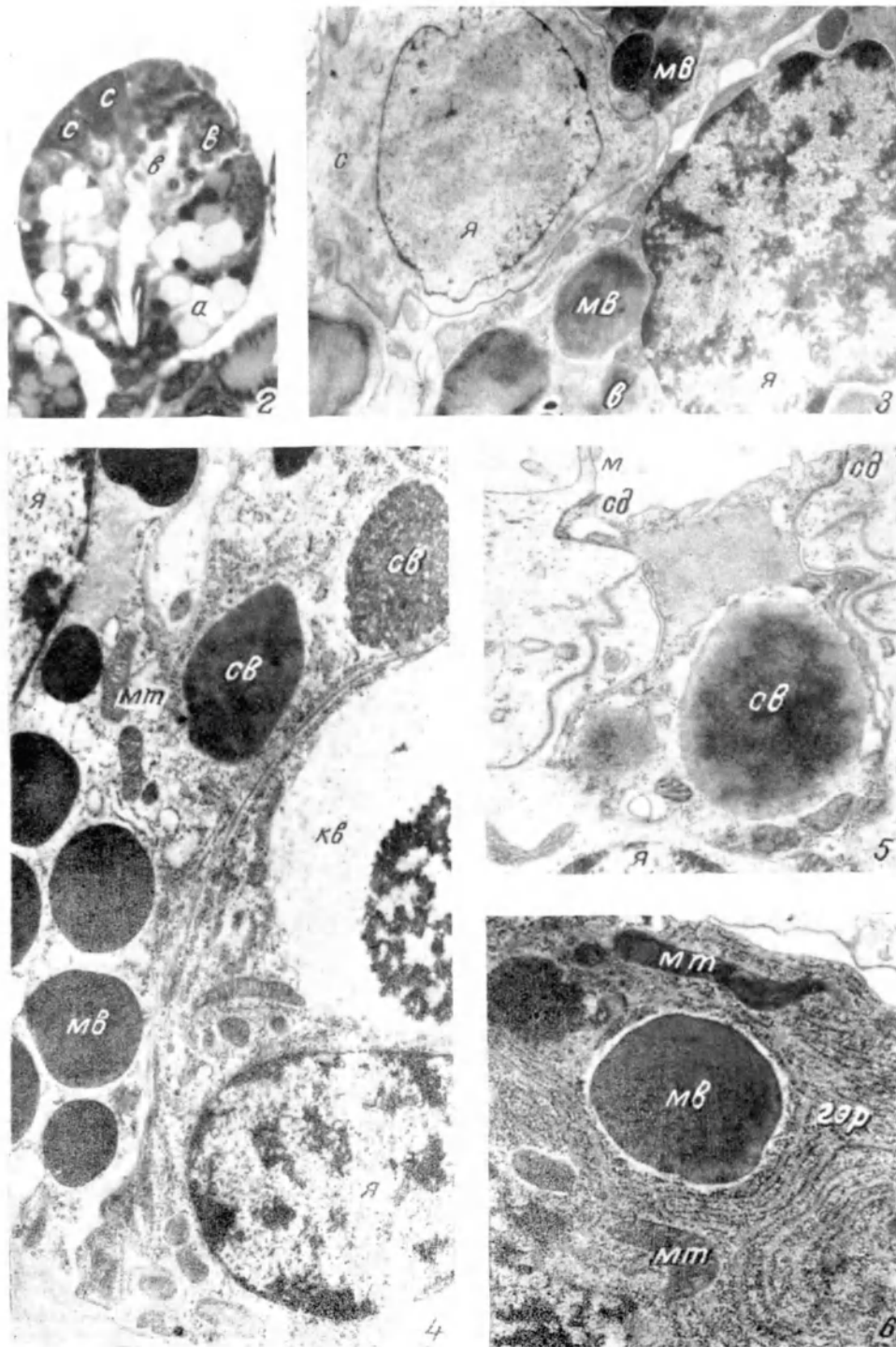


Рис. 2—6. Альвеола II типа голодной самки.

2 — полутонкий срез, окрашенный толуидиновым синим, $\times 900$; 3 — клетки B и C в апикальной зоне, $\times 9000$; 4 — базальная часть клетки A, $\times 10\,000$; 5 — апикальная часть клетки A, $\times 20\,000$, 6 — участок околоядерной зоны клетки B, $\times 20\,000$.
 а — клетка типа A, в — клетка типа B, с — клетка типа C, kb — крупные, cb — средние и mb — мелкие секреторные включения, mt — митохондрия, м — микроворсинки, cd — септированная десмосома, gpr — гранулярный эндоплазматический ретикулум, я — ядро.

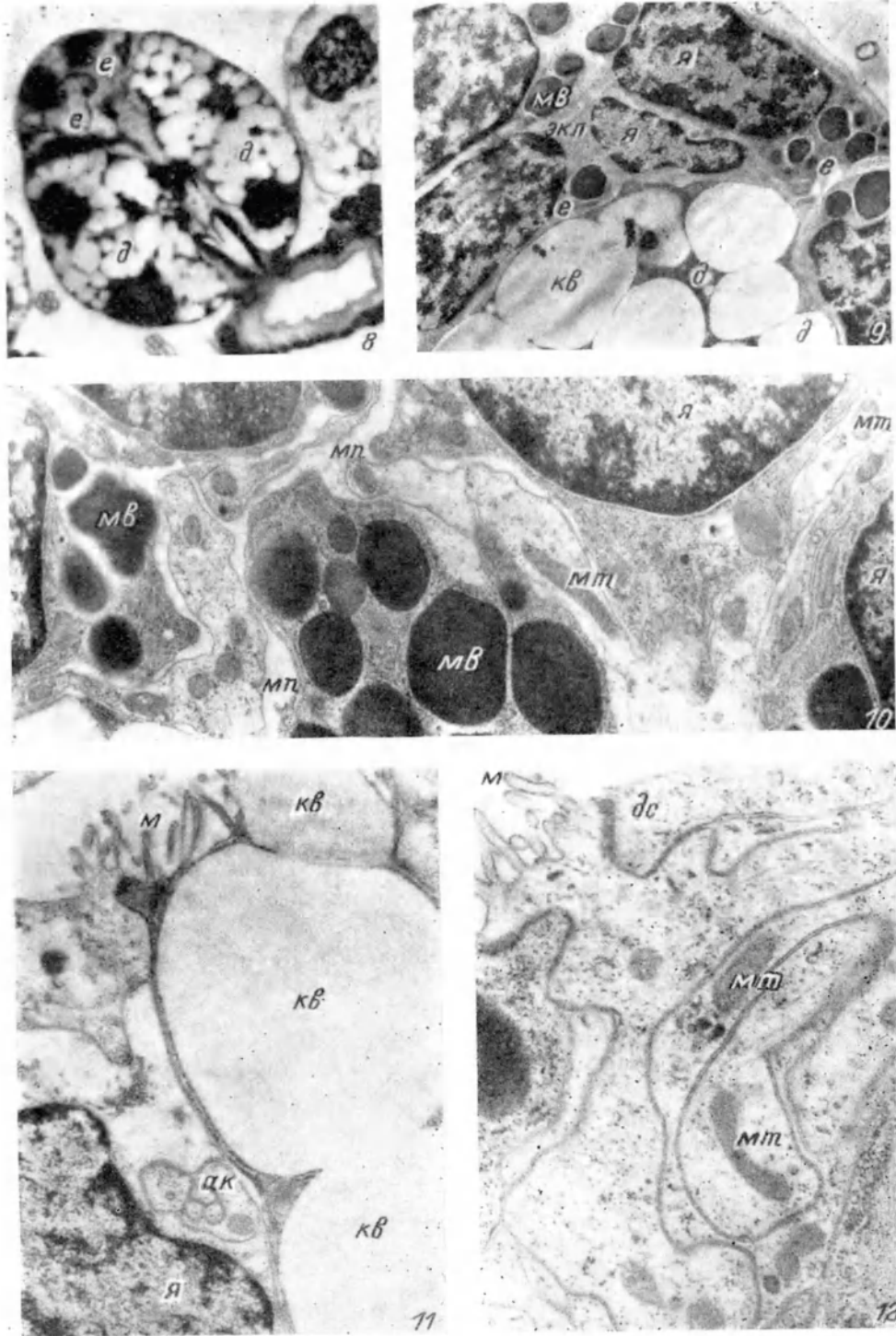


Рис. 8—12. Альвеолы III типа голодной самки.

8 — полутонкий срез, окрашенный толуидиновым синим, $\times 900$; 9 — участок апикальной зоны альвеолы с ядрами клеток E и эпителиальных и участок и цитоплазмы клетки D, $\times 5000$; 10 — то же при большом увеличении, $\times 18\ 000$; 11 — апикальная часть клетки D, $\times 18\ 000$; 12 — межклеточные границы между клеткой E и эпителиальными клетками, $\times 24\ 000$.
 д — клетки типа D, e — клетки типа E, мп — межклеточные пространства, р — рибосомы, ак — аксон нейросекреторной клетки, экл — эпителиальная клетка типа P.
 Остальные обозначения те же, что и на рис. 2—6.