

УДК 576.895.42+579.83.114

ЭЛЕКТРОННО-МИКРОСКОПИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ БОРРЕЛИЙ В ОРГАНИЗМЕ САМОК ИКСОДОВОГО КЛЕЩА *IXODES PERSULCATUS*

© Л. И. Амосова

Методом просвечивающей электронной микроскопии исследованы боррелии в средней кишке и яичнике самок иксодового клеща *I. persulcatus*. Локализация и ультраструктура боррелий позволяют считать, что основным способом миграции через эпителиальный пласт является передвижение по межклеточным пространствам. Многочисленные боррелии обнаружены в клетках эпителия яичника и ооцитах как до начала вителлогенеза, так и на ранних его этапах. Предполагается независимое проникновение микроорганизмов в разные части яичника. Показано присутствие двух морфологических типов боррелий, различающихся по ультраструктурным характеристикам.

В течение последнего 10-летия на волне всеобщего интереса к болезни Лайма в мировой литературе появилось огромное количество работ, посвященных различным аспектам взаимоотношений ее возбудителя *Borrelia burgdorferi* и иксодовых клещей, которые служат переносчиками и резервуарами боррелий. Однако до сих пор немногочисленными остаются исследования, выполненные с применением электронной микроскопии (Zung e. a., 1989; Zhu, 1998), что, возможно, связано со значительными методическими трудностями, возникающими в процессе электронно-микроскопических исследований при поиске возбудителя в организме переносчика. Такого рода работы совершенно необходимы, поскольку именно использование электронной оптики позволяет составить представление о точной локализации боррелий в организме клеща и их взаимоотношении с клетками. В связи с этим появились ультраструктурные исследования, выполненные при совместном культивировании *in vitro* боррелий и клеток культуры тканей иксодовых клещей (Kurtti e. a., 1993, 1994). Такой подход хотя и расширяет наши представления о механизмах проникновения возбудителя в клетки клеща, но не отражает истинных взаимоотношений микроорганизмов с тканями хозяина, зараженного в естественных условиях. Учитывая изложенное, нами было предпринято исследование *Borrelia burgdorferi* s. l. в ряде органов иксодового клеща *Ixodes persulcatus*, который является одним из ее естественных переносчиков.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы самки *I. persulcatus*, собранные на флаг Л. А. Григорьевой и К. А. Третьяковым в Новгородской обл. и накормленные на незараженных животных в лабораторных условиях. Клещей вскрывали в 0.1 М фосфатном буфере (рН 7.2), а затем исследовали кусочки органов в темном поле при увеличении $\times 600$. Для электронно-микроскопических исследований были использованы кишечник, мальпигиевы сосуды, слюнные железы и яичники только в тех случаях, когда в темном поле в них были обнаружены боррелии. Материал для исследований брали у голодных

клещей, а также через 2, 6 и 10 сут после начала питания. Органы клещей фиксировали в 2 %-ном растворе глутаральдегида с последующей дофиксацией 1 %-ным раствором четырехокси осмия. Дальнейшая обработка материала проводилась по общепринятым методикам. В работе был использован электронный микроскоп Tesla BS 500.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В проведенном электронно-микроскопическом исследовании боррелии были обнаружены только в кишечнике (через 2, 6 и 10 сут) и в яичниках (через 6 и 10 сут), что связано с трудностями при поиске этих микроорганизмов при работе с электронным микроскопом и невозможностью их обнаружения на полутонких срезах в световом микроскопе. Поскольку динамика локализации боррелий в организме *I. persulcatus* подробно исследована в работе Балашова с соавторами (1997), а в данном исследовании нас прежде всего интересовали взаимоотношения боррелий с клетками и тканями хозяина, то в ходе изложения материала мы не будем указывать сроки, в которые те или иные данные получены.

В кишечнике боррелии были найдены как в просвете, так и в различных частях эпителиального пласта. Боррелии, лежащие в полости кишки (рис. 1, 1; 2; 2, 1; 3, 3; см. вкл. 1—3), обычно имели типичную для спирохет извитую форму с хорошо выраженным периплазматическим пространством, в котором можно видеть фибриллы аксостилиа, образующие двигательный аппарат боррелий и других спирохет. Диаметр протоплазматического цилиндра составлял 0.16—0.22 мкм, а общий диаметр боррелии — 0.25—0.3 мкм. Цитоплазма боррелий имела гранулярную структуру и умеренную электронную плотность, причем центральная часть клетки была менее плотной и, вероятно, соответствовала ядерной зоне. Микроорганизмы были обнаружены как в пространстве, окруженном перитрофической мембраной (эндоперитрофическом), так и вне его, ближе к поверхности клеток кишечного эпителия, т. е. экзоперитрофическом пространстве (рис. 1, 1; 2; 2, 1). В непосредственной близости от боррелий, лежащих в эндоперитрофическом пространстве, почти всегда располагаются везикулярные структуры диаметром 0.1—0.15 мкм (рис. 3, 3). Часто спирохеты располагались непосредственно на апикальной поверхности клеток между микроворсинками, причем в этом случае они также имели извитую форму (рис. 1, 2). Иногда удавалось наблюдать боррелий в момент их проникновения в клетку, причем в этом случае они обычно не имели изогнутой формы (рис. 2, 2). В месте внедрения бактерии в клетку наблюдалась инвагинация апикальной плазматической мембраны (рис. 2, 2), на внешней поверхности которой отмечалось скопление фиброзного материала повышенной электронной плотности, иногда подобный материал располагался и на цитоплазматической стороне мембраны. Следует отметить, что все такого рода картины отмечены только в связи с клетками, в которых идет активный процесс эндоцитоза, о чем свидетельствуют присутствующие в апикальной цитоплазме окаймленные пузырьки и трубчатые инвагинации (рис. 1, 2; 2, 1, 2). Наблюдалась, хотя и очень редко, внутриклеточная локализация боррелий (рис. 2, 3). Микроорганизмы обычно были единичными и почти всегда располагались в апикальной части клеток. Лишь однажды была найдена клетка с многочисленными боррелиями в цитоплазме. Их форма разнообразна — от изогнутой (рис. 2, 3) до палочковидной. Внутриклеточные боррелии всегда окружены двумя мембранами, между которыми у изогнутых форм можно видеть аксиальные фибриллы (рис. 2, 3). Кроме того, возможна и внеклеточная локализация микроорганизмов в пределах эпителиального пласта. Изогнутые боррелии с хорошо выраженной оболочкой и аксиальными фибриллами часто располагаются в пространствах между клетками (рис. 3, 1) и между базальной плазматической мембраной и базальной пластиной (рис. 3, 2), подстилающей кишечный эпителий. Следует отметить, что в большинстве случаев боррелии находятся в межклетниках, прилежащих к

клеткам, наполненным гематиновыми гранулами и малоактивных в отношении эндоцитоза.

В яичниках многочисленные боррелии были найдены в клетках эпителия и ножки, вся цитоплазма которых в некоторых случаях была заполнена этими микроорганизмами (рис. 3, 4). В ооцитах боррелии были менее многочисленны, хотя в ряде случаев их количество достигало нескольких десятков в одной клетке на данном срезе. Следует отметить, что боррелии особенно хорошо видны в ооцитах, еще лишенных желточных гранул. Их форма в любых клетках яичников была округлой, если срез проходил через боррелию поперек, и палочковидной или слегка изогнутой при продольном срезе (рис. 3, 4; 4, 1—4; см. вкл). Общий диаметр боррелий колебался в пределах от 0.25 до 0.5 мкм. Они были окружены двумя мембранами, внешняя из которых обычно была складчатой, а фибриллы жгутиков в периплазматическом пространстве не видны (рис. 4, 1—4). На некоторых электронограммах, изображающих изогнутых боррелий, наблюдалось уплотнение терминального участка протоплазматического цилиндра, а также латеральные уплотнения в периплазматическом пространстве (рис. 4, 1). Интересно, что среди боррелий, обнаруженных в клетках яичников, выявлены две группы микроорганизмов, несколько различающихся по диаметру — более толстые и короткие (в диаметре 0.44—0.5 и до 2.5 мкм длины), а также более тонкие и длинные (в диаметре 0.25—0.29 и до 4.2 мкм длины) (рис. 4, 3, 4). Цитоплазма микроорганизмов этих двух морфологических типов различна по электронной плотности — у боррелий большего диаметра она менее плотная, а у боррелий меньшего диаметра — имеет повышенную плотность. Среди боррелий из клеток яичников наблюдались бактерии, разделенные поперечной перетяжкой (рис. 4, 2), особенно часто такие микроорганизмы встречались среди «тонких и более плотных» форм.

ОБСУЖДЕНИЕ

Боррелии, как и другие представители порядка Spirochaetales, относятся к грам-отрицательным бактериям, имеющим клеточную стенку, внешний слой которой представлен сложным комплексом, содержащим белки, фосфолипиды, липопротены. Этот комплекс по своей ультраструктуре похож на трехслойную плазматическую мембрану, поэтому его обычно называют наружной бактериальной мембраной (Шлегель, 1987). Пространство между наружной и клеточной мембранами носит название периплазматического пространства, а саму клетку без оболочки называют протоплазматическим цилиндром. Внутри периплазматического пространства у боррелий и других спирохет располагается двигательный аппарат (аксостиль), представленный двумя пучками аксиальных нитей, закрепленных терминально на обоих концах веретеновидно вытянутой бактерии. Спирохеты могут активно передвигаться в жидкой и полужидкой среде, вращаясь вокруг длинной оси и изгибаясь змеевидно и штопорообразно. Эти особенности движения позволяют рассматривать извитые и изогнутые формы, обнаруженные при электронно-микроскопических исследованиях как подвижные. Способность боррелий к активному движению обеспечивает их распространение в организме хозяина, в данном случае клеща *I. persulcatus*.

Обычным местом локализации боррелий в организме иксодовых клещей является полость средней кишки. Как показано в светооптических исследованиях клещей *I. persulcatus*, зараженных боррелиями (Балашов, Григорьева, 1997), они особенно многочисленны в кишечнике голодных клещей, но сохраняются здесь в период питания и после его окончания. Отмечается преимущественное пристеночное положение боррелий в просвете кишечника. Проведенное электронно-микроскопическое исследование позволяет предположить, что микроорганизмы, находящиеся в полости кишки, активно передвигаются, о чем свидетельствует их изогнутая форма. Возможно, что боррелии, лежащие на апикальной поверхности клеток эпителия, также подвижны (рис. 1, 2). Кроме того, вполне возможно, что боррелии в полости кишки размножа-

ются. На это указывает присутствие везикулярных структур, которые, как предполагают, являются фрагментами оболочки бактерии и образуются в связи с делением (Zhu, 1998).

В светооптических исследованиях внутренних органов *I. persulcatus* с использованием метода серебрения (Балашов, Григорьева, 1997; Балашов и др., 1997) показано, что процесс перемещения боррелий из полости средней кишки в базальную часть эпителия стимулируется кровососанием и продолжается в течение всего периода питания, к концу которого подавляющее большинство микроорганизмов сосредоточено в области базального лабиринта между плазматической мембраной клеток и базальной пластинкой. Как предполагают, здесь боррелии накапливаются, с тем чтобы затем продолжить миграцию в другие внутренние органы клеща. Считается, что основным способом проникновения боррелий через эпителиальный пласт является активное передвижение по межклеточным пространствам (Балашов, Григорьева, 1997; Балашов и др., 1997; Zung e. a., 1989), хотя не исключается и трансклеточное перемещение, так как эти микроорганизмы были найдены в цитоплазме кишечных клеток (Zung e. a., 1989; Zhu, 1998). Считается, что боррелии проникают в клетки в результате эндоцитоза, а затем внутри вакуолей, окруженных клеточной мембраной, перемещаются в базальную часть клетки, откуда и выводятся в область базального лабиринта путем экзоцитоза (Kurtii e. a., 1994; Munderloh, Kurtti, 1995). В настоящем исследовании также была отмечена внутриклеточная локализация боррелий. Как и в указанных выше работах, они всегда располагались в апикальной части кишечных клеток. Боррелии были окружены двумя мембранами, внутренняя из которых представляет плазматическую мембрану микроорганизма, а внешнюю обычно рассматривают как мембрану клетки хозяина. Однако происхождение внешней мембраны представляется нам неясным. С одной стороны, обнаруженные нами внутриклеточные боррелии имели обычный для этих бактерий вид, в том числе содержали аксиальные нити в межмембранном пространстве, размер которого соответствовал размеру периплазматического пространства микроорганизмов из полости кишечника. Иными словами, боррелии из цитоплазмы кишечных клеток выглядели как нормальные, неизмененные спирохеты, окруженные собственной наружной мембраной. С другой стороны, в нашем исследовании наблюдалось проникновение боррелий в клетку кишечного эпителия. Характер инвагинации клеточной мембраны в месте внедрения бактерии, присутствие на ее внешней стороне электронноплотного фиброзного материала заставляют предположить активную роль клетки в этом процессе, т. е., возможно, проникновение боррелий в клетку происходит в результате эндоцитоза. Об этом же, возможно, свидетельствует и приуроченность внутриклеточных форм к клеткам, характеризующимся высокой эндоцитозной активностью. Это подтверждают и данные, полученные при совместном культивировании эпителиоподобных клеток иксодовых клещей и *B. burgdorferi* (Kurtti e. a., 1994), в которых также показана связь внутриклеточных боррелий с клетками, на поверхности которых присутствуют инвагинации и окаймленные пузырьки. Однако в другой работе с использованием тех же клеточных и бактериальных культур имеются сведения об активной роли боррелий в процессе их проникновения в клетку (Kurtti e. a., 1993).

Значительно чаще, чем внутриклеточные формы, мы наблюдали боррелий в пространствах между клетками кишечного эпителия, причем, судя по извитой форме и выраженным аксиальным нитям, эти микроорганизмы активно передвигались. Следует отметить, что боррелии были найдены в межклеточниках как апикальной, так и базальной частей клеточного пласта. Таким образом, на основании электронно-микроскопических исследований экстрацеллюлярный путь преодоления стенки кишки представляется наиболее предпочтительным. Судьба внутриклеточных боррелий требует дальнейшего изучения. Вполне возможно, что проникновение в клетку является для них тупиком.

Пройдя через слой клеток кишечного эпителия, а затем и через базальную пластину, боррелии попадают в другие внутренние органы клеща, в том числе и в гонады. При электронно-микроскопическом исследовании половых желез самок

I. persulcatus они были найдены в ткани яичника. Светооптические данные (Балашов, Григорьева, 1997; Балашов и др., 1997) не позволили точно определить локализацию микроорганизмов в половой системе самок. Было лишь показано, что они располагаются в соединительнотканых оболочках, окружающих половые органы. Применение электронной микроскопии позволило продемонстрировать внутриклеточную локализацию, по крайней мере в эпителии яичника и в ооцитах. Следует подчеркнуть, что находки боррелий в ооцитах не были редкими, а количество бактерий на одном срезе могло достигать нескольких десятков, что вполне может служить морфологическим подтверждением их трансвариальной передачи. Последнее хорошо согласуется с экспериментальными данными о почти 100 %-ной зараженности голодных личинок *I. persulcatus*, собранных в природе и полученных от инфицированных самок в лабораторных условиях (Балашов, Григорьева, 1998; Григорьева, Третьяков, 1998). Возможность трансвариальной передачи повышается еще и тем, что в ооцитах происходит деление боррелий. Об этом позволяют судить микроорганизмы, разделенные поперечной перетяжкой (рис. 4, 2). Многочисленны были боррелии и в эпителиальной части яичников. По всей вероятности, они активно проникают в клетки, протыкая базальную мембрану, а затем плазмалемму, причем предполагается, что наружная мембрана бактериальной клетки соединяется с плазматической мембраной ооцита (Zhu, 1998). Последнее представляется весьма сомнительным, поскольку наружная мембрана грам-отрицательных бактерий не является мембраной в общепринятом смысле. Вполне возможно, что проникновение в эпителий яичника и в ооциты происходит независимо, так как, несмотря на многочисленность боррелий в клетках ножки, нам ни разу не удалось наблюдать их миграцию из этих клеток в ооцит. Кроме того, следует отметить, что проникновение в ооциты, вероятно, не связано с поступлением из гемолимфы экзогенных предшественников желтка. Это подтверждается тем, что многочисленные микроорганизмы были найдены нами в ооцитах, ультраструктура которых свидетельствует о том, что этот процесс еще не начался. На это же указывают упоминавшиеся данные об активном внедрении боррелий в ооцит (Zhu, 1998). Боррелии сохраняются в ооцитах и после начала вителлогенеза, поскольку они неоднократно встречались и в ооцитах, содержащих отдельные желточные гранулы. Однако на более поздних стадиях развития яйцеклеток, когда практически вся их цитоплазма заполнена желтком, боррелии обнаружены не были. Это, вероятно, объясняется тем, что микроорганизмы маскируются многочисленными цитоплазматическими включениями.

Форма и ультраструктура боррелий, находящихся в клетках яичника, значительно отличаются от таковых внеклеточных форм и микроорганизмов из эпителиальных клеток средней кишки. Для внутриклеточных форм из яичников характерны складчатая наружная мембрана и отсутствие аксиальных нитей в межмембранном пространстве. Микроорганизмы в большинстве своем, вероятно, малоподвижны, поскольку здесь много прямых палочковидных форм (рис. 3, 4; 4, 2—4). Наряду с этим среди них встречаются и слегка изогнутые бактерии, которые, возможно, способны к перемещению в цитоплазме. Об этом свидетельствуют и боррелии с расположенными терминально уплотнениями в протоплазматическом цилиндре и периплазматическом пространстве (рис. 4, 1). Такого рода структуры иногда рассматриваются как «аппарат проникновения», позволяющий спирохетам проходить через оболочки органов и проникать внутрь клеток (Kurtti e. a., 1994; Zhu, 1998). Возможно, что аналогичный механизм боррелии используют и для передвижения в цитоплазме, отличающейся по своим физико-химическим свойствам от внеклеточной среды.

Полученные в настоящем исследовании данные показали присутствие в тканях *I. persulcatus* двух морфологических типов исследуемых микроорганизмов, различающихся по размерам и ультраструктурным особенностям цитоплазмы. Полиморфизм боррелий из органов клеща *I. persulcatus* был отмечен и в светооптических исследованиях (Балашов и др., 1997; Григорьева, Третьяков, 1998). В первой из этих работ на основании анализа размеров и формы клеток были выявлены микроорганизмы

4 типов и сделана попытка связать преобладание того или иного морфологического типа боррелий со временем сбора материала и с физиологическим состоянием клеща. Однако авторам не удалось дать удовлетворительного объяснения природы данного явления. В более поздней работе (Григорьева, Третьяков, 1998), в которой применялась непрямая реакция иммунофлюоресценции с двумя видами моноклональных антител, различающихся по специфичности в отношении *B. burgdorferi*, было показано присутствие в организме клещей двух групп (геновидов) боррелий. Вполне возможно, что их представители отличаются друг от друга и по другим характеристикам; выявленные нами два морфологических типа боррелий принадлежат к двум разным геновидам.

Таким образом, на основании проведенного электронно-микроскопического исследования органов зараженных в естественных условиях самок иксодового клеща *I. persulcatus* можно сделать следующие выводы.

1) Миграция боррелий из полости средней кишки происходит преимущественно по пространствам между клетками кишечного эпителия.

2) Боррелии способны активно внедряться в клетки кишечного эпителия, однако ультраструктурные особенности проникновения и ультраструктура клеток кишечного эпителия не исключают участия клетки хозяина в этом процессе.

3) Присутствие боррелий в цитоплазме ооцитов подтверждает возможность трансвариальной передачи, показанной экспериментально (Балашов, Григорьева, 1998).

4) Боррелии способны к размножению в цитоплазме ооцитов и в полости средней кишки.

5) На основании ультраструктурных характеристик выявлено два морфологических типа боррелий.

Автор выражает искреннюю благодарность сотрудникам лаборатории паразитологии ЗИНа РАН Л. А. Григорьевой и К. А. Третьякову за неоценимую помощь в работе.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 99-04-49568).

Список литературы

- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А. Локализация боррелий в организме клеща *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // ДАН. 1997. Т. 352, № 1. С. 130—132.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А. Трансвариальная передача боррелий *Borrelia burgdorferi* s. l. таежным клещем *Ixodes persulcatus* (Ixodidae) // ДАН. 1998. Т. 363, № 3. С. 422—424.
- Балашов Ю. С., Григорьева Л. А., Оливер Дж. Х. Локализация боррелий в организме клеща на разных стадиях развития // Паразитология. 1997. 31, вып. 2. С. 97—103.
- Григорьева Л. А., Третьяков К. А. Особенности паразитарной системы иксодовые клещи—боррелии—мелкие млекопитающие на Северо-Западе России // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 5. С. 422—430.
- Шлегель Г. Общая микробиология. М., 1987. 567 с.
- Kurtti T. J., Munderloh U. G., Krueger D. E., Johnson R. C., Schwan T. G. Adhesion to and invasion of cultured tick (Acarina: Ixodidae) cells by *Borrelia burgdorferi* (Spirochaetales: Spirochaetaceae) and maintenance of infectivity // J. Med. Entomol. 1993. Vol. 30, N 3. P. 586—596.
- Kurtti T. J., Munderloh U. G., Hayes S. F., Krueger D. E., Ahlstrand G. G. Ultrastructural analysis of the invasion of tick cells by Lyme disease Spirochetes (*Borrelia burgdorferi*) in vitro // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, N 6. P. 977—994.
- Munderloh U. G., Kurtti T. J. Cellular and molecular interrelationships between ticks and procariotic tick-born pathogens // Ann. Rev. Entomol. 1995. V. 40. P. 221—243.
- Zhu Z. Histological observations on *Borrelia burgdorferi* growth in naturally infected female *Ixodes ricinus* // Acarologia. 1998. T. 39, fasc. I. P. 11—22.

Zung J. L., Lewengrub S., Rudzinska M. A., Spielman A., Telford S. R., Piesman J.
The fine structural evidence for the penetration of the Lyme disease spirochete *Borrelia burgdorferi* through the gut and salivary tissues of *Ixodes dammini* // *Can. J. Zool.* 1989. Vol. 67. P. 1737—1748.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.11.1999

ULTRASTRUCTURAL INVESTIGATION OF BORRELIAE
IN FEMALES OF THE TICK *IXODES PERSULCATUS*

L. I. Amosova

Key words: *Borrelia burgdorferi* s. lato, ultrastructure, morphological types, *Ixodes persulcatus*, midgut, ovary.

SUMMARY

Borrelia burgdorferi s. lato in naturally infected females of tick *Ixodes persulcatus* were examined by transmission electron microscopy. The Borreliae were found in midgut and ovary. Location and ultrastructure of bacteriae indicate extracellular migration through the midgut epithelium as a preferential way. In gonad, the borreliae intracellularly situate in ovarial epithelium and oocytes before and at the beginning of vitellogenesis. The demonstration of numerous spirochetes in the oocytes provides the support for transovarial transmission of the agent. Two morphological types of borreliae were observed.

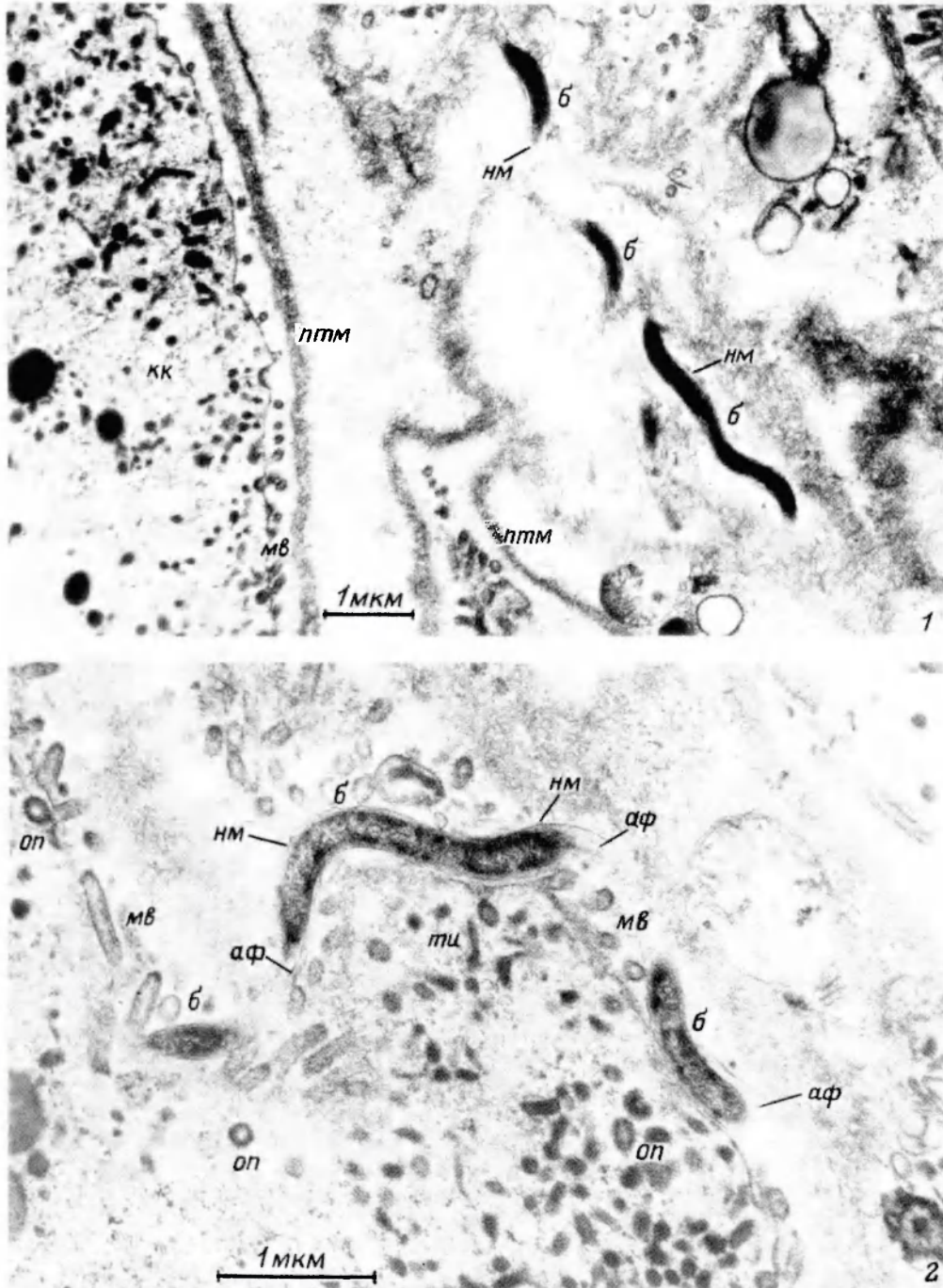


Рис. 1. Боррелии в средней кишке *I. persulcatus*.

1 — боррелии в просвете кишки; 2 — боррелия на апикальной поверхности кишечного эпителия; аф — аксиальные фибриллы; б — боррелия; кк — клетка кишечного эпителия; мв — микроворсинки; нм — наружная мембрана боррелии; оп — окаймленный пузырек; птм — перитрофическая мембрана; ти — трубчатая инвагинация.

Fig. 1. Borreliae in the midgut of *I. persulcatus*.

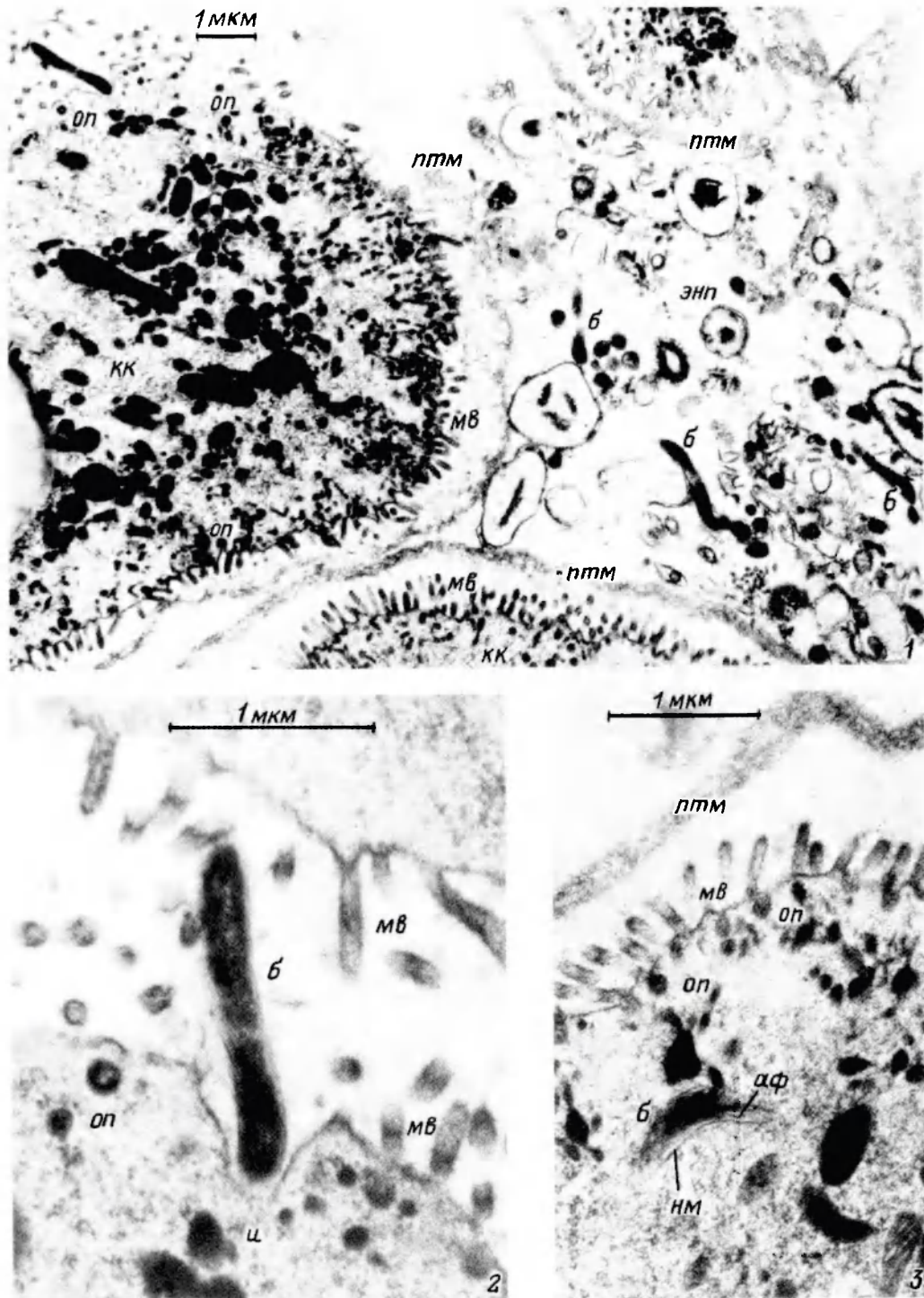


Рис. 2. Боррелии в кишке *I. persulcatus*.

1 — боррелии в эндоперитрофическом пространстве и в момент проникновения в клетку кишечного эпителия; 2 — проникновение боррелии в эпителиальную клетку; 3 — боррелия в апикальной цитоплазме клетки кишечного эпителия; и — инвагинация плазматической мембраны эпителиальной клетки; энп — эндоперитрофическое пространство.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

Fig. 2. Borreliae in the gut of *I. persulcatus*.

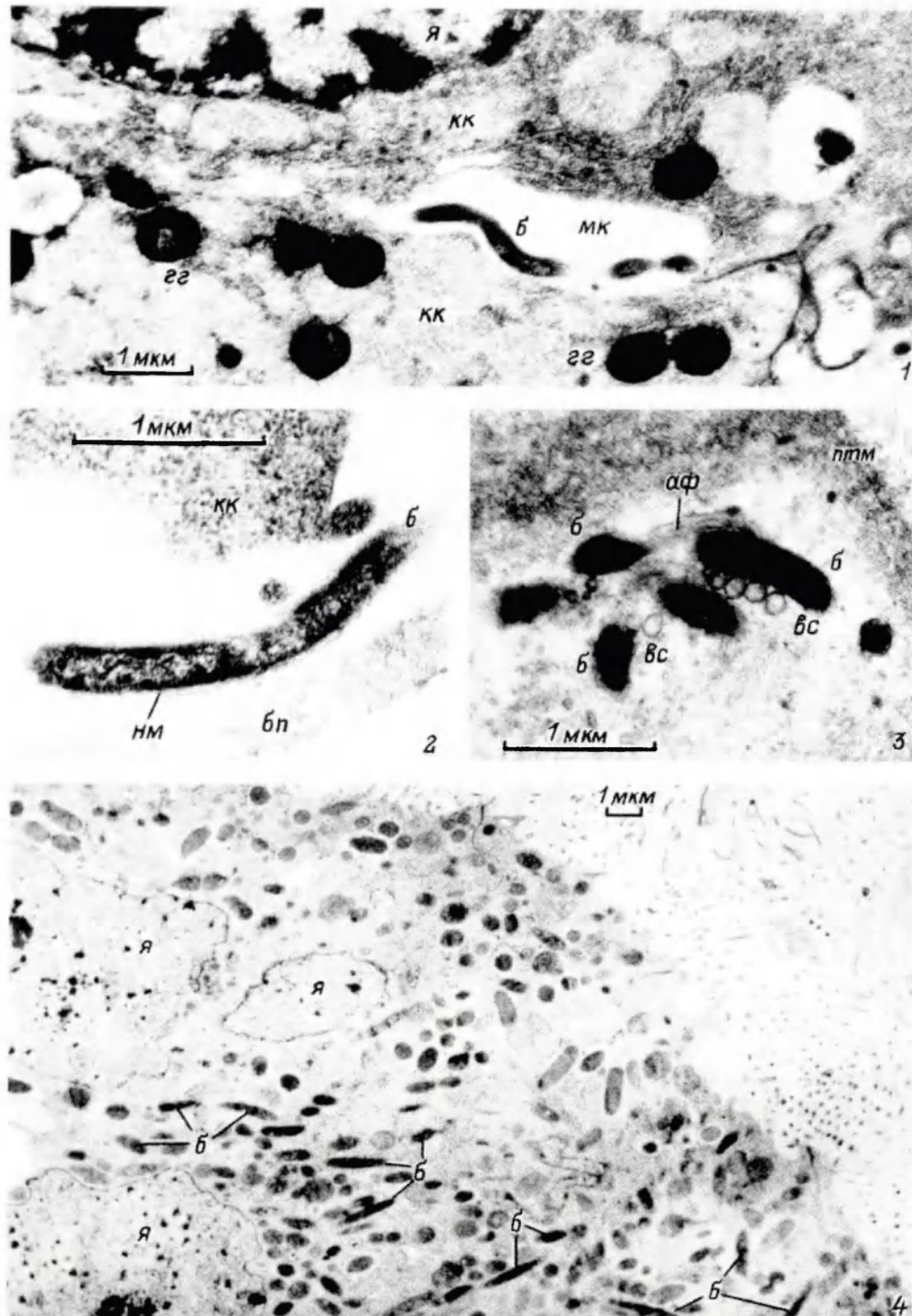


Рис. 3. Боррелии в кишке и яичнике *I. persulcatus*.

1 — боррелия в пространстве между клетками кишечного эпителия; 2 — боррелия в базальной части кишечного эпителия; 3 — боррелии и пузырьвидные структуры в полости кишки; 4 — боррелии в клетках эпителия яичника, бп — базальная пластина; вс — везикулярные структуры; гг — гематиновые гранулы; и — инвагинация поверхностной мембраны клетки клеща; мк — межклеточное пространство; я — ядро.

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Fig. 3. Borreliae in the gut and in ovaries of *I. persulcatus*.

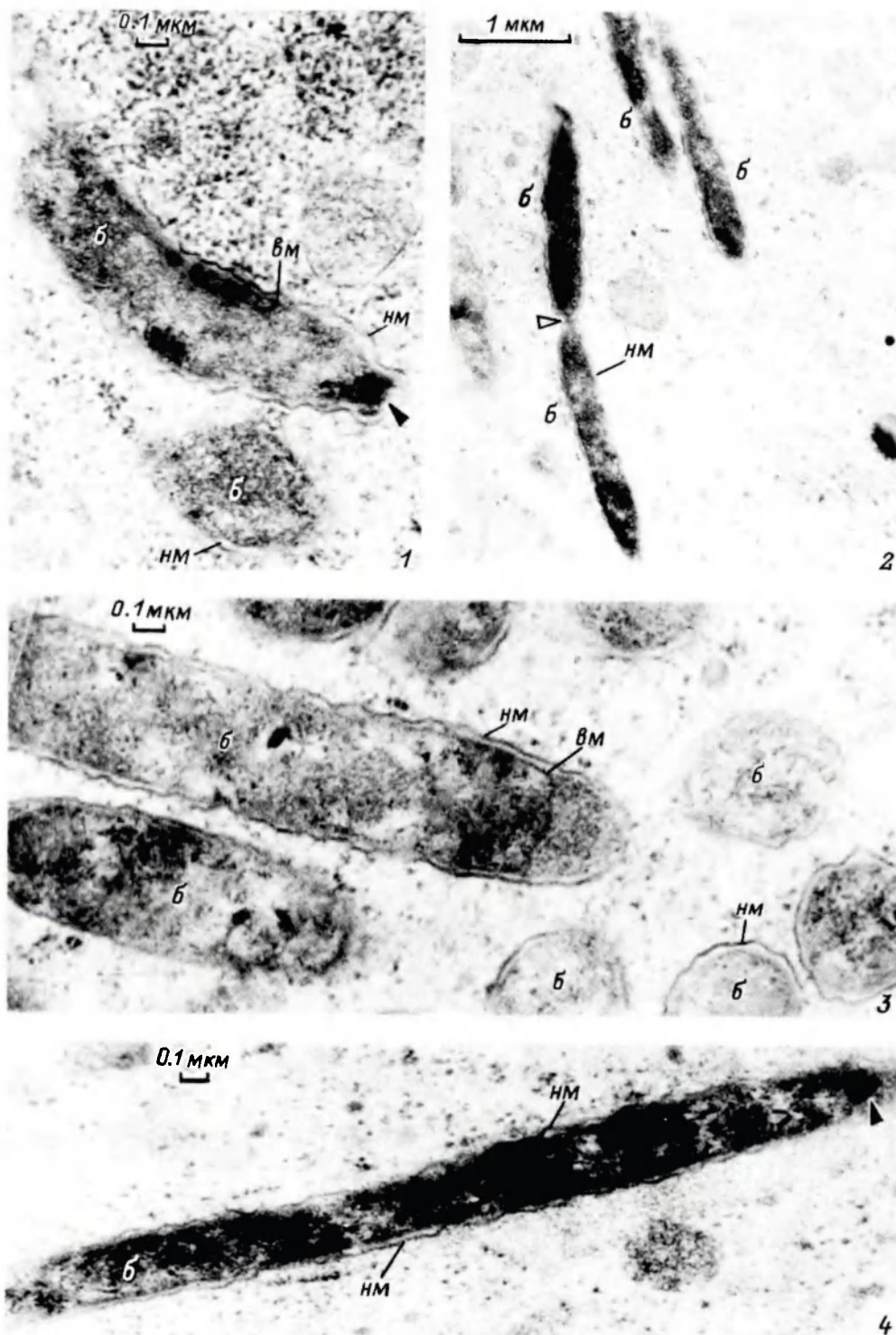


Рис. 4. Боррелии в ооцитах *I. persulcatus*.

1 — терминальное уплотнение на внутренней мембране боррелии; 2 — делящаяся боррелия; 3, 4 — боррелии двух морфологических типов; *вм* — внутренняя мембрана боррелии, темная стрелка — терминальные уплотнения; светлая стрелка — перетяжка в месте деления боррелии

Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—3.

Fig. 4. Borreliae in the oocysts of *I. persulcatus*.