

УДК: 576.895.132.2.99

**УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ
КОЖНО-МУСКУЛЬНОГО МЕШКА
ГЕЛЬМИНТА *TRICHOSTRONGYLUS TENUIS* (MEHLIS, 1846)
(NEMATODA: TRICHOSTRONGYLIDAE)**

© 2020 г. М. И. Сеидбейли¹, Ф. Г. Рзаев^{2, 3, *}, Э. К. Гасымов²

¹ Нахичеванский Государственный Университет, Нахичевань,
Университетский городок, AZ7012 Азербайджан

² Азербайджанский Медицинский Университет,
Баку, ул. С. Вургуна 163, AZ1078 Азербайджан

³ Институт Зоологии НАН Азербайджана,
Баку, ул. А. Аббасзаде, 1128/504, AZ1004 Азербайджан

* e-mail: fuad.zi@mail.ru

Поступила в редакцию 01.04.2020 г.

После доработки 19.07.2020 г.

Принята к печати 21.07.2020 г.

Методами световой и электронной микроскопии исследовано строение кожно-мускульного мешка нематоды *Trichostrongylus tenuis* (Mehlis, 1846) (самец) из семейства Trichostrongylidae. Установлено, что кутикула гельминта состоит из 8 слоев: 1 – внешняя мембрана или эпикутикула; 2, 3 – внешний и внутренний корковые слои; 4 – гомогенный или средний слой; 5, 6, 7 – внешний, средний и внутренний волокнистые слои; 8 – базальная мембрана. В отличие от других нематод, в гомогенном слое кутикулы *T. tenuis* не было выявлено темных кутикулярных распок. Кутикулярные гребни, которые имеют диагностическое значение, у данной нематоды по размеру малы, но по количеству их больше, чем у других изученных видов. На ультраструктурном уровне прослежены и описаны обновление кутикулы личинки 4-й стадии (самец) и формирование новой кутикулы у половозрелого гельминта. Кутикулярные гребни у *T. tenuis* появляются на последнем этапе линьки, когда старая кутикула уже полностью отделяется от новой, а не на ранних этапах, как у других близких видов. У мышечных клеток *T. tenuis* плазматическая часть значительно меньше, чем сократимая. Мышечный слой, будучи крупнее двух других слоев, толще кутикулы в 1.6 раз и гиподермы в 9.1 раз.

Ключевые слова: нематоды, *Trichostrongylus tenuis*, кутикула, гиподерма, мышечный слой, ультраструктура, трансмиссионный электронный микроскоп

DOI: 10.31857/S123456780605003X

В результате гельминтологических исследований, проведенных в Азербайджанской Республике на территории Нахичеванской Автономной Республики в 2014–2018 гг.,

у домашних водоплавающих птиц (домашний гусь – *Anser anser domesticus* (L.) и домашняя утка – *Anas platyrhynchos domesticus* (L.)) выявлено 14 видов гельминтов (Сеидбейли, Магеррамов, 2018; Сеидбейли, 2018; Seyidbeyli, Rzayev, 2018). Среди паразитов, отмеченных на территории Автономной Республики, широко распространена нематода *Trichostrongylus tenuis* (Mehlis, 1846) – специфичный паразит домашних водоплавающих птиц, который наносит наиболее серьезный вред организму хозяина (Seyidbeyli, 2019; Seyidbeyli et al., 2019). Изучение ультраструктуры основных возбудителей гельминтозов на всех стадиях развития имеет существенное значение для уточнения систематического положения паразита. В настоящее время имеются литературные данные об ультраструктуре кутикулы и о ряде морфологических особенностей лишь для некоторых видов семейства Trichostrongylidae, в том числе для паразитирующей у человека нематоды *Trichostrongylus colubriformis* (Giles, 1892) (Lee, 1965, 1970; Kenneth, Eric, 1972; Lee, Nicholls, 1983; Martin, Lee, 1983; Wharton, 1986; Beveridge, Durette-Desset, 1994; Lattes et al., 2011; Sato et al., 2011; Issarapong et al., 2013; Kareem t al., 2014). Нам неизвестны литературные данные по ультраструктуре нематоды *T. tenuis*. Учитывая все вышесказанное, была поставлена цель исследовать строение кожно-мышечного мешка (кутикула, гиподерма и мышечный слой) нематоды *T. tenuis* методами световой и электронной микроскопии на ультраструктурном уровне и провести сравнительный анализ полученных данных с другими видами трихостронгилид.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Методом полного паразитологического вскрытия (Скрябин, 1928; Дубинина, 1971) исследовано 20 экземпляров однолетних домашних водоплавающих птиц (10 экземпляров гусей и 10 экземпляров уток) из частных птицеводческих хозяйств деревни Сираб Бабекского района Нахичеванской Автономной Республики (39°17'26"N, 45°30'51"E). Собраны нематоды *T. tenuis*. Гельминты окрашены кармином и обезвожены, затем приготовлены постоянные препараты в канадском бальзаме. Препараты изучены под стереомикроскопом МБС-9 (Россия) и микроскопом Promo Star (Carl Zeiss, Германия). Для идентификации использован определитель Рыжикова (1967). С целью изучения ультраструктуры сразу после вскрытия птиц половозрелые нематоды (♂, из слепых отростков) и личинки 4-й стадии (♂, из тонкой кишки) были разрезаны и зафиксированы смесью 2 % раствора глутаральдегида, 2 % раствора параформальдегида и 0.1 % раствора пикриновой кислоты на 0.1M фосфатном буфере (pH = 7.4). Постфиксация проводилась в 1 % растворе четырехоксида осмия в течение часа. Из материала по общепринятым в электронной микроскопии протоколам приготовлены Аралдит-Эпон блоки (Куо, 2007). Полу- и ультратонкие срезы изготовлены с помощью ультрамикротомы EM UC7 (Leica, Германия). Полутоновые срезы (1–2 мкм) окрашивались метиленовым синим, азур II, фуксином (D'Amico, 2005) и изучались под микроскопом Promo Star; фотографии получены с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 650D (Canon Inc., Япония). Ультратонкие срезы (50–70 нм) окрашивались 2 % насыщенным водным раствором уранилацетата, затем 0.6 % раствором чистого цитрата свинца на 0.1M растворе NaOH. Электронограммы получали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1400 (JOEL, Япония) при напряжении 80–120 кв. Измерения на фотографиях сделаны при помощи программы ITEM -TEM Imaging Platform, статистическая обработка данных выполнялась с помощью программы Microsoft Excel: вычислялись минимум, максимум, среднее, ошибка среднего и стандартное отклонение. Различия считали статистически значимыми при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Кожно-мышечный мешок половозрелой нематоды *T. tenuis* (самец) состоит из трех слоев: кутикула, гиподерма и мышечный слой (рис. 1А, 1D).

Кутикула. Является производной от гиподермы и образует оболочку тела. В передней части тела она не имеет отчетливой поперечной исчерченности, далее, по направлению назад к бурсе, кутикула имеет морфологически отличающиеся одна от другой зубчатые формы. Кутикула нематоды *T. tenuis*, как и у других видов из семейства Trichostrongylidae, представляет собой три основных слоев: кортикальный; средний, или гомогенный; фибриллярный. Каждый из них, в свою очередь, делится на несколько слоев. Снаружи кутикула покрыта мембраной, или эпикутикулой, далее идут внешний и внутренний корковые слои; гомогенный, или средний слой; трехслойный волокнистый слой; базальная мембрана (рис. 1В).

Нематоды, в том числе *T. tenuis*, до достижения половозрелой формы проходят процесс линьки. До начала линьки нижние слои старой кутикулы растворяются. В это время в гиподерме начинают развиваться новые слои кутикулы. Экзувальная жидкость, образовавшаяся между этими слоями (новой и старой), смягчая старую кутикулу, выталкивает ее на поверхность. Мы наблюдали обновление кутикулы личинки 4-й стадии и формирование новой кутикулы уже у половозрелого гельминта *T. tenuis* (рис. 2). Структура кутикулы личинки 4-й стадии мало отличается от структуры кутикулы половозрелого гельминта. Видны все три основных слоя. На рис. 2А уже заметно образование границы между новой и старой кутикулой и общие недифференцированные слои новой кутикулы (на рис. 2А черными стрелками показан старый слой, белыми стрелками показано начало образования новой кутикулы). На рис. 2В, 2С наблюдается образование жидкости на границе новой и старой кутикулы (обозначена черными звездочками) и прослеживается движение старой кутикулы в сторону поверхности тела. В новой кутикуле четко виден волокнистый слой. Уже сформирован внешний и внутренний корковые слои. На рис. 2D отмечается частичное отслоение старой кутикулы; на рис. 2Е у новой кутикулы уже образовались все слои, и старая кутикула полностью отслоилась. Таким образом, линька личинки 4-й стадии и формирование кутикулы у половозрелой нематоды *T. tenuis* полностью прослежены на электронограммах (рис. 2А–2Е).

Гиподерма. Расположена между кутикулой и мышечным слоем. Здесь имеются митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть и гликоген. Митохондрии маленькие, кристы плохо видны. В гиподерме нематоды *T. tenuis* обнаруживается 4 гиподермальных валика (2 латеральных, 1 дорсальный и 1 вентральный – рис. 1С). В латеральных валиках проходят выделительные каналы (рис. 3С, 3D; просвет канала обозначен белой звездочкой), а в дорсальном и вентральном – продольные стволы нервной системы (рис. 3А, 3В; обозначены белыми звездочками). Латеральные валики крупнее дорсального и вентрального валиков, но содержат меньше митохондрий. Гиподерма снизу подстиается базальной мембраной (рис. 3С; обозначена белой стрелкой).

Мышечный слой. Разделен гиподермальными валиками на 4 сектора. Мышечные клетки состоят из сильно развитой сократимой и плазматической части. Сократимая часть состоит из двух крупных фибриллярных стволов. Фибриллярные стволы делятся на фибриллярные пучки, а они, в свою очередь, – на толстые и тонкие филаменты. Плазматическая часть меньше, чем сократимая (рис. 4).

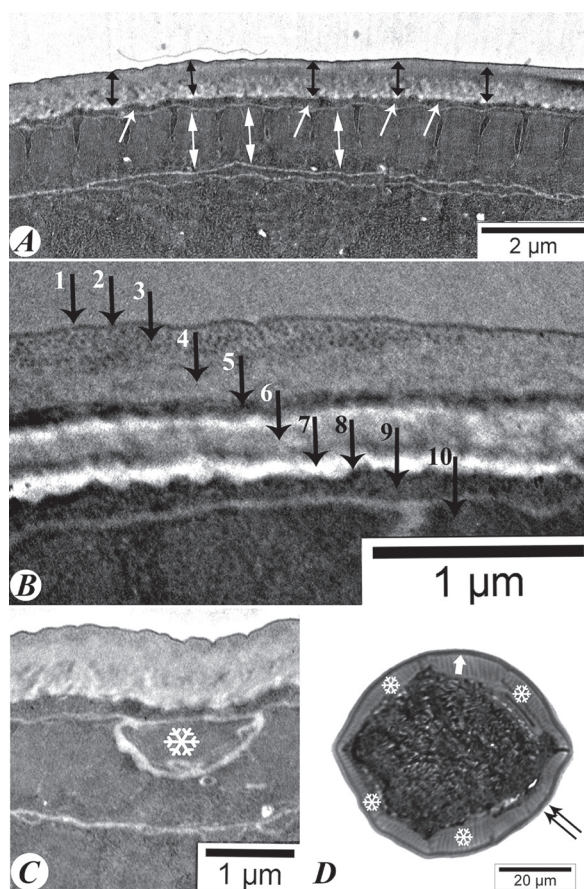


Рисунок 1. Кожно-мускульный мешок нематоды *Trichostrongylus tenuis* (самец). *A–C*: электронно-микроскопические фотографии ультратонких срезов (50–70 нм), окрашенных уранилацетатом и цитратом свинца; *D* – фотография на световом микроскопе, полутонкий срез (1 мкм), двухслойное окрашивание методом D’Amico; *A* – кожно-мускульный мешок; *B* – кутикула; *C* – выделительный канал (обозначен белыми звездочками), проходящий через боковые гиподермальные валики кожно-мускульного мешка; *D* – кожно-мускульный мешок и кутикула.

Условные обозначения: двусторонняя черная стрелка (*A*) или парная черная стрелка (*D*) – кутикула; односторонняя белая стрелка – гиподерма; двусторонняя белая стрелка – мышечный слой; 1 – внешняя мембрана, или эпикутикула; 2 – внешний корковый слой; 3 – внутренний корковый слой; 4 – однородный, или средний слой; 5 – внешний волокнистый слой; 6 – средний волокнистый слой; 7 – внутренний волокнистый слой; 8 – базальная мембрана; 9 – гиподерма; 10 – мышечный слой, белые звездочки (*D*) – мышечный слой.

Figure 1. Body wall of *Trichostrongylus tenuis* (male): *A–C*: – electron microscopic photographs of ultra-thin sections (50–70 nm) stained by uranyl acetate and lead citrate; *D* – light microscopic photograph of a semi-thin section (1 μm), two-layer staining by D’Amico method. *A* – body wall; *B* – cuticle; *C* – excretory canal (indicated by snowflakes) passing through the lateral hypodermal ridges of the body wall; *D* – body wall.

Designations: two-sided black arrow (*A*) or a pair of black arrows (*D*) – cuticle, one-sided white arrow – hypodermis, two-sided white arrow – muscle layer, 1 – epicuticle, 2 – outer cortical layer, 3 – inner cortical layer, 4 – homogeneous or middle layer, 5 – outer fibrous layer, 6 – middle fibrous layer, 7 – inner fibrous layer, 8 – basement membrane, 9 – hypodermis, 10 – muscle layer, white snowflakes (*D*) – muscle layer.

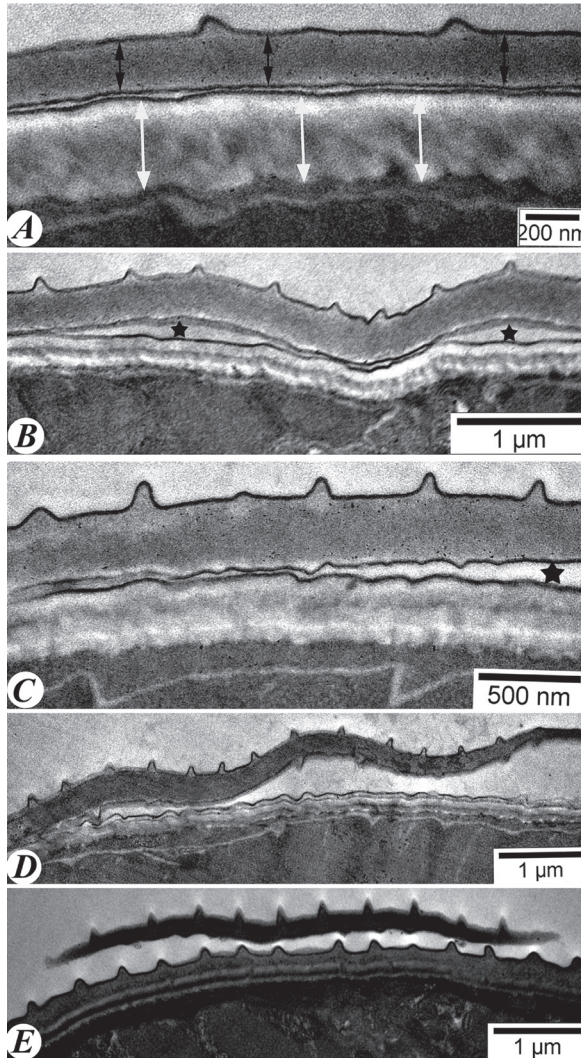


Рисунок 2. Линька личинки 4-й стадии *Trichostrongylus tenuis* (самец) и формирование новой кутикулы у половозрелой особи. Электронно-микроскопические фотографии ультратонких срезов (50–70 нм), окрашенных уранилацетатом и цитратом свинца. *A* – старая кутикула (черная стрелка) и новая кутикула (белая стрелка); *B* и *C* – скопление жидкости между старыми и новыми слоями кутикулы (черная звездочка); *D* – частичное отслоение старой кутикулы; *E* – линька завершена, и новая кутикула полностью сформирована.

Figure 2. Molting of the 4th stage larva (male) and formation of a new cuticle in the adult *Trichostrongylus tenuis*. Electron microscopic photographs of ultra-thin sections (50–70 nm) stained by uranyl acetate and lead citrate *A* – old cuticle (black arrow) and new cuticle (white arrow); *B*, *C* – accumulation of fluid between the old and new layers of the cuticle (black star); *D* – partial detachment of the old cuticle; *E* – molt is completed, and the new cuticle is fully formed.

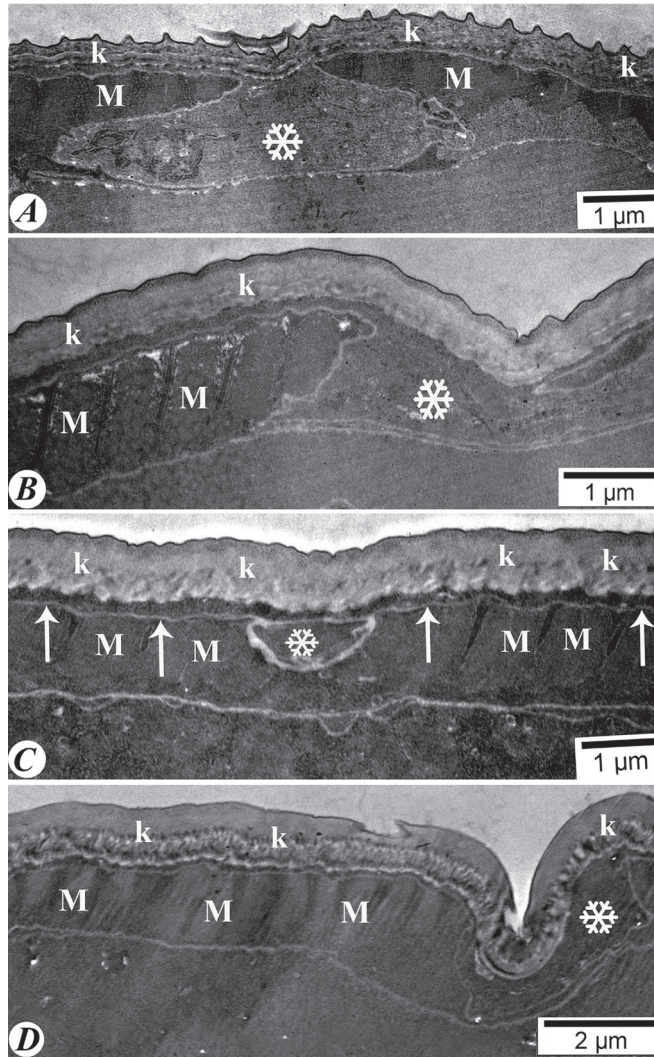


Рисунок 3. Гиподермальные валики *Trichostrongylus tenuis* (самец). Электронно-микроскопические фотографии ультратонких срезов (50–70 нм), окрашенных уранилацетатом и цитратом свинца. *A* и *B* – продольные стволы нервной системы в спинном и брюшном гиподермальных валиках; *C* и *D* – выделительные каналы в боковых гиподермальных валиках. Условные обозначения: *k* – кутикула, *M* – мышечный слой, звездочки – гиподермальные валики.

Figure 3. Hypodermal ridges of *Trichostrongylus tenuis* (male). Electron microscopic photographs of ultra-thin sections (50–70 nm) stained by uranyl acetate and lead citrate. *A*, *B* – longitudinal trunks of the nervous system in the dorsal and abdominal hypodermal ridges; *C*, *D* – excretory canals in the lateral hypodermal ridges. Designations: *k* – cuticle, *M* – muscle layer, snowflakes – hypodermal ridges.

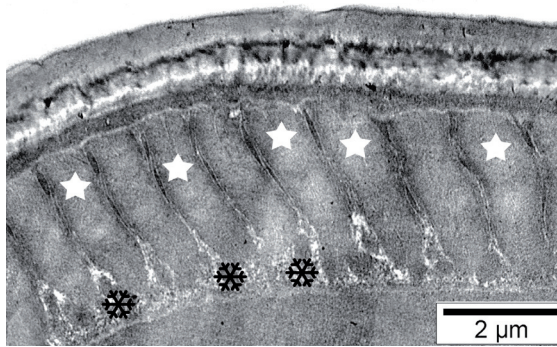


Рисунок 4. Мышечный слой *Trichostrongylus tenuis* (самец). Электронно-микроскопическая фотография ультратонкого среза (50–70 нм), окрашенного уранилацетатом и цитратом свинца. Условные обозначения: белая звездочка – сократимая часть мышечной клетки, черная звездочка – плазматическая часть мышечной клетки.

Figure 4. Muscle layer of *Trichostrongylus tenuis* (male). Electron microscopic photograph of an ultra-thin section (50–70 nm) stained by uranyl acetate and lead citrate. Designations: white asterisk – contractible part of a muscle cell, black asterisk – plasma part of a muscle cell.

Соотношение основных слоев кожно-мышечного мешка: 35.95 % кутикула, 6.35 % гиподерма и 57.7 % мышечный слой; подробные статистические параметры даны в табл. 1.

Таблица 1. Некоторые статистические расчеты кожно-мышечного мешка и каждого из его слоев нематоды *Trichostrongylus tenuis*

Table 1. Some statistical calculations of body wall and its layers from the nematode *Trichostrongylus tenuis*

Параметр	Min (nm)	Max (nm)	\bar{X} средняя (nm)	S стандартное отклонение	$\bar{X} \pm S_x$
Кутикула	616.55	1112.35	874.98	122.56	874.98 ± 15.82
Гиподерма	113.29	199.63	154.38	24.41	154.38 ± 3.15
Мышечный слой	1116.25	1959.03	1403.83	246.71	1403.83 ± 31.85
Кожно-мышечный мешок	2067.75	3099.35	2495.21	289.49	2495.21 ± 37.37

Для каждого параметра $n = 60$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Детальное изучение ультраструктуры кутикулы, гиподермы и мышечных клеток трихостронгилид проводилось некоторыми исследователями (Lee, 1965, 1970; Kenneth, Eric, 1972; Lee, Nicholls, 1983; Martin, Lee, 1983; Wharton, 1986; Beveridge, Durette-Desset, 1994; Neuhaus et al., 1996). Все авторы пришли к единому выводу, что у исследованных нематод (14 видов) кутикула состоит из трех основных слоев (корковый, гомогенный и фибриллярный). Они, в свою очередь, также делятся на несколько слоев. Наши результаты подтверждают это наблюдение. Слои кутикулы нематоды *T. tenuis* и по количеству (8), и по типу идентичны с таковыми *Nematodirus battus* (Crofton et Thomas, 1951), *T. columbriformis* и *Haemonchus placei* (Place, 1893) (Kenneth, Eric, 1972; Martin, Lee, 1983) (табл. 2).

Таблица 2. Сравнительные данные структуры кутикулы трихостронгилидных нематод
Table 2. Comparative data structure of cuticle of trichostrongylide nematodes

Кутикула	Слои	<i>N. battus</i>	<i>T. columbiformis</i>	<i>H. placei</i>	<i>N. brasiliensis</i>	<i>O. dentatum</i>	<i>S. mentulatus</i>	<i>T. tenuis</i>
Корковый слой	Корковый слой	Мембрана Внешний корковый Внутренний корковый Гомогенный	Мембрана Внешний корковый Внутренний корковый Гомогенный	Мембрана Внешний корковый Внутренний корковый Гомогенный	Мембрана Корковый Гомогенный Распорки Гомогенный	Мембрана Внешний гомогенный Средний гомогенный Внутренний гомогенный	Мембрана Корковый Гомогенный Распорки Гомогенный	Мембрана Внешний корковый Внутренний корковый Гомогенный
	Гомогенный слой	Гомогенный	Гомогенный	Гомогенный	Гомогенный	Внешний гомогенный Средний гомогенный Внутренний гомогенный	Гомогенный	Гомогенный
Фибриллярный слой	Фибриллярный слой	Внешний фибрилл. Средний фибрилл. Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. Средний фибрилл. Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. Средний фибрилл. Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. - Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. Средний фибрилл. Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. - Внутренний фибрилл. Базальная мембрана	Внешний фибрилл. Средний фибрилл. Внутренний фибрилл. Базальная мембрана
	Число кутикулярных крыльев (гребни)	2	Нет данных	Нет данных	14	2	4	> 14
Источники		Martin, Lee, 1983	Kenneth, Eric, 1972	Kenneth, Eric, 1972	Lee, 1965, 1970	Neuhaus et al, 1996	Beveridge, Durette-Desset, 1994	Наши данные

При этом ультраструктура кутикулы *T. tenuis* отличается от таковой у ранее изученной трихостронгилидной нематоды *Nippostrongylus brasiliensis* (Travassos, 1914) (Lee, 1965, 1970; Lee, Nicholls, 1983) и еще 8 видов (Beveridge, Durette-Desset, 1994). У некоторых нематод в гомогенном, или среднем слое, который обладает эстеразной активностью (Lee, 1962) и находится между корковым и фибриллярными слоями, присутствуют темные кутикулярные распорки, содержащие тирозин. Эти распорки различаются по форме, количеству и составу (Durette-Desset, 1985). Из изученных нематод они были выявлены на гомогенном слое у *N. brasiliensis*, *Austrostrongylus victoriensis* (Cassone, 1983), *Patricialina birdi* (Humphery-Smith et Durette-Desset, 1981), *Woolleya monodelphis* (Mawson, 1973), *Paraustrostrongylus ratti* (Obendorf, 1979), *Nippostrongylus magnus* (Mawson, 1961), *Odilia bainaе* (Beveridge et Durette-Desset, 1992), *Cooperia oncophora* (Railliet, 1898) и *Camelostongylus mentulatus* (Railliet et Henry, 1909). Но у *T. tenuis* их нет (рис. 1А, 1В).

На электронограммах видно, что корковый слой кутикулы *T. tenuis* темнее других слоев (рис. 1А). Причиной этого является наличие в данном слое кератина, который защищает паразита от пищеварительного эффекта пепсина и трипсина, присутствующих в кишечнике хозяина. В принципе, у большинства нематод, кроме *Oesophagostomum dentatum* (Rudolphi, 1803), *N. brasiliensis* и *C. mentulatus*, паразитирующих в пищеварительной системе (Lee, 1965, 1970; Neuhaus et al., 1996; Beveridge, Durette-Desset, 1994), имеется два отдела коркового слоя – внешний и внутренний (Богоявленский, 1973; Martin, Lee, 1983; Wright, 1987). Фибриллярные слои кутикулы у исследованных нематод тоже варьируют. У *N. brasiliensis* (Lee, 1965) и *C. mentulatus* (Beveridge, Durette-Desset, 1994) их два, а у *N. battus*, *T. colubriformis*, *H. placei*, *O. dentatum* (Kenneth, Eric, 1972; Martin, Lee, 1983; Neuhaus et al., 1996) и у *T. tenuis* их три (табл. 2).

Кутикулярные крылья (гребни) нематод, и особенно трихостронгилид, постепенно обретают все большее значение в таксономическом и филогенетическом положении паразитов. Они отличаются друг от друга количеством, размером и формой. Например, у нематоды *N. brasiliensis* вдоль всего тела расположено 14 продольных гребней (Lee, 1965), у *C. mentulatus* – 4 (Beveridge, Durette-Desset, 1994), у *N. battus* и *O. dentatum* – всего 2 (Martin, Lee, 1983; Neuhaus et al., 1996), а у *T. tenuis* на передней части тела они отсутствуют, и чем ближе к задней части, тем их больше; морфологически видоизменяясь, они образуют различные зубчатые формы (Rzaev et al., 2020). Кутикулярные гребни у данной нематоды малы по размеру, но по количеству их больше (> 14), чем у других изученных видов (табл. 2).

Электронно-микроскопических работ по изучению линьки трихостронгилидных нематод очень мало. Так, у *N. brasiliensis* было проведено детальное исследование линьки личинки 4-й стадии и формирования кутикулы половозрелой нематоды (Lee, 1970). Сравнивая эти данные с нашими, можно заметить, что кутикулярные гребни у *N. brasiliensis* появляются уже на ранних этапах линьки, а у *T. tenuis* – на последнем, когда старая кутикула полностью отделяется от новой (рис. 2Е).

Гиподерма изучена на ультраструктурном уровне у следующих видов: *N. brasiliensis*, *N. battus*, *T. colubriformis*, *H. placei*, *Ancylostoma duodenale* (Dubini, 1843), *Strongylus edentatus* (Looss, 1900), *S. equinus* (Muller, 1780), *Oesophagostomum columbianum* (Curtice, 1890), *Amidostomum anseris* (Zeder, 1800), *Epomidiostomum orispinum* (Molin, 1861), *Haemonchus contortus* (Rudolphi, 1802), *Mecistocirrus digitatus* (Linstow, 1906), *Ostertagia ostertagi* (Stiles, 1892) и *Dictyocaulus viviparus* (Bloch, 1782) (Lee, 1965; Kenneth, Eric,

1972; Богоявленский, 1973; Martin, Lee, 1983). У всех исследованных нематод, в том числе и у *T. tenuis*, было обнаружено 4 гиподермальных валика (2 латеральных, 1 дорсальный и 1 вентральный). Но митохондрии в гиподерме у нематоды *T. tenuis* более мелкие и их кристы хуже различимы, чем у *N. brasiliensis*.

Ультраструктура мышечного слоя кожно-мышечного мешка трихостронгилид изучена у *N. brasiliensis*, *N. battus*, *T. colubriformis* и *H. placei* (Lee, 1965; Kenneth, Eric, 1972; Martin, Lee, 1983). Сравнение с нашими данными показывает, что плазматическая часть мышечного слоя у *T. tenuis*, в отличие от этого слоя у других нематод, значительно меньше, чем сократимая.

ВЫВОДЫ

Кутикула *T. tenuis* состоит из восьми различных слоев. В отличие от других изученных нематод, в гомогенном слое этого вида не было выявлено темных кутикулярных распок. Имеющие диагностическое значение кутикулярные гребни малы по размеру, но их количество больше, чем у других видов.

Электронно-микроскопическим методом описано обновление кутикулы личинки 4-й стадии (самец) и формирование новой кутикулы у половозрелой особи *T. tenuis*. Показано, что кутикулярные гребни у *T. tenuis* появляются на последнем этапе линьки, а не на ранних этапах, как у других видов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Богоявленский Ю.К. 1973. Структура и функции покровных тканей паразитических нематод. Москва, Наука, 205 с.
- Дубинина М.Н. 1971. Паразитологическое исследование птиц. Методы паразитологических исследований. Ленинград, Наука, 140 с.
- Рыжиков К.М. 1967. Определитель гельминтов домашних водоплавающих птиц. Москва, Наука, 262 с.
- Сеидбейли М.И. 2018. К изучению гельминтофауны домашних водоплавающих птиц Нахичеванской АР. VI Съезд Паразитологического общества, Санкт-Петербург, Лемма, 215.
- Сеидбейли М.И., Магеррамов С.Г. 2018. Гельминтофауна домашних водоплавающих птиц (гусь – *Anser anser* dom. и утка – *Anas platyrhynchos* dom.) Нахичеванской АР. Вестник Харьковского национального университета им. В.Н. Каразина, серия «Биология» 31: 107–113.
- Скрябин К.И. 1928. Метод полевых гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. Москва, Московский государственный университет, 46 с.
- Beveridge I., Durette-Desset M. 1994. Comparative ultrastructure of the cuticle of trichostrongyle nematodes. International Journal for Parasitology 24: 887–898.
- D'Amico F. 2005. A polychromatic staining method for epoxy embedded tissue: a new combination of methylene blue and basic fuchsin for light microscopy. Biotechnic and Histochemistry 80 (5–6): 207–210.
- Durette-Desset M.C. 1985. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. Advances in Parasitology 24: 239–306.
- Issarapong P., Pewpan M., Oranuch S., Penchom J., Tongjit T., Kittisak S., Nimit M., Wanchai M. 2013. Molecular evidence of *Trichostrongylus colubriformis* and *Trichostrongylus axei* infections in humans from Thailand and Lao PDR. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 89 (2): 376–379.
- Kareem M., Abdel-Rahman B., Mona F., Salma Y. 2014. *Haemonchus longistipes* Railliet & Henry, 1909 (Nematoda, Trichostrongylidae) from the Egyptian dromedary, *Camelus dromedarius* (Artiodactyla: Camelidae), first identification on the basis of light and ultrastructural data. Parasitology Research 113: 4579–4585.
- Kenneth S., Eric H. 1972. The ultrastructure of the adult stage of *Trichostrongylus colubriformis* and *Haemonchus placei*. Parasitology 64: 173–179.
- Kuo J. 2007. Electron microscopy: methods and protocols. Totowa, Humana Press, 625 pp.
- Lattes S., Ferte H., Delaunay P., Depaquit J., Vassallo M., Vittier M., Kokcha S., Coulibaly E., Marty P. 2011. *Trichostrongylus colubriformis* nematode infections in humans, France. Emerging Infectious Diseases Journal 17: 1301–1302.

- Lee D.L. 1962. The distribution of esterase enzymes in *Ascaris lumbricoides*. Parasitology 52: 241–260.
- Lee D.L. 1965. The cuticle of adult *Nippostrongylus brasiliensis*. Parasitology 55: 173–181.
- Lee D.L. 1970. Moulting in nematodes: the formation of the adult cuticle during the final moult of *Nippostrongylus brasiliensis*. Tissue and Cell 2: 139–153.
- Lee D.L., Nicholls C.D. 1983. The use of plasma etching to reveal the internal structure of *Nippostrongylus brasiliensis*. Parasitology 86: 477–480.
- Martin J., Lee D.L. 1983. *Nematodirus battus*: structure of the body wall of the adult. Parasitology 86: 481–488.
- Neuhauss B., Bresciani J., Christensen C.M., Frandsen F. 1996. Ultrastructure and development of the body cuticle of *Oesophagostomum dentatum* (Strongylida, Nematoda) 1996. Journal of Parasitology 82 (5): 820–828.
- Rzayev F.H., Seyidbeyli M.I., Maharramov S.H., Gasimov E.K. 2020. Forms and ultrastructural features of the lateral alae of the helminth *Trichostrongylus tenuis* Mehlis, 1846 (Nematoda: Trichostrongylidae). The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University 34: 112–119.
- Sato M., Yoonuan T., Sanguankiat S., Nuamtanong S., Pongvongsa T., Phimmayoi I., Phanhanan V., Boupcha B., Moji K., Waikagul J. 2011. Human *Trichostrongylus colubriformis* infection in a rural village in Laos. The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene 84: 52–54.
- Seyidbeyli M.I. 2019. Dynamics of the invasion with helminths of domestic waterfowl birds in the regions of Nakhchivan AR. Scientific Works of Azerbaijan State Agrarian University, Ganja 2: 64–73 [In Azerbaijanian].
- Seyidbeyli M.I., Maharramov S.H., Rzayev F.H. 2019. Specificity of helminths and reasons for the similarity of helminth fauna of domestic waterbirds and wild birds in the territory of Nakhchivan AR. Azerbaijan Agrarian Scientific Journal 1: 58–63 [In Azerbaijanian].
- Seyidbeyli M.I., Rzayev F.H. 2018. Helminth fauna of waterfowl poultry in the territory of Babek region of Nakhchivan AR. Journal of Entomology and Zoology Studies 6 (1): 1668–1671.
- Wharton D. 1986. The structure of the cuticle and sheath of the infective juvenile of *Trichostrongylus colubriformis*. Zeitschrift für Parasitenkunde 72: 779–787.
- Wright K. 1987. The nematode's cuticle-its surface and the epidermis: function, homology, analogy-a current consensus. The Journal of Parasitology 73 (6): 1077–1083.

ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF THE BODY WALL
OF THE HELMINTH *TRICHOSTRONGYLUS TENUIS* (MEHLIS, 1846)
(NEMATODA: TRICHOSTRONGYLIDAE)

M. I. Seyidbeyli, F. H. Rzayev, E. K. Gasimov

Key words: nematodes, *Trichostrongylus tenuis*, cuticle, hypodermis, muscle layer, ultrastructure, transmission electron microscope

SUMMARY

The structure of the body wall (cuticle, hypoderm, and muscle layer) of the *Trichostrongylus tenuis* (Mehlis, 1846) (male) nematode from the Trichostrongylidae family, was studied using light and electron microscopy methods at ultrastructural level. It was found that the adult helminth cuticle consists of 8 layers (1 – an outer membrane layer or epicuticle, 2 – outer cortical layer, 3 – inner cortical layer, 4 – homogeneous or middle layer, 5 – outer fibrous, 6 – middle fibrous, 7 – inner fibrous, 8 – basement membrane). Unlike other nematodes, in the homogeneous layer of the *T. tenuis* cuticle, no dark cuticle struts were detected. The cuticular ridges, which are of diagnostic value, in this nematode are small in size but larger in number than in comparison with other studied species. At the ultrastructural level, the renewal of the cuticle (shedding) of the 4th larvae stage (male) helminth is gradually traced and described. The cuticular ridges in *T. tenuis* appear at the last stage of moult, when the old cuticle is completely separated from the new, and not like other similar species, in the early stages. In muscle cells of the *T. tenuis* nematode, the plasma part is less than contractible. The muscle layer, being larger than the other two layers, is 1.6 times thicker than the cuticle and 9.1 times than the hypodermis.