

УДК 595.132:597.6

**ЧИСЛЕННОСТЬ ЛИЧИНОК И ПЕРИОД ИХ ПРОДУКЦИИ
САМКАМИ *COSMOCERCA ORNATA*
(NEMATODA: COSMOCERCIDAE)**

© Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

Институт экологии Волжского бассейна РАН
ул. Комзина, 10, Тольятти, 445003
* E-mail: parasitolog@yandex.ru
Поступила 02.09.2016

Изучена численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) из озерных лягушек *in vivo* и период продукции личинок нематодами *in vitro*. Численность личинок в самках *C. ornata* и количество отрожденных ими личинок зависят от размеров нематод. Чем крупнее самки *C. ornata*, тем выше в них численность личинок и продолжительнее период их отрождения. Размеры нематод в свою очередь зависят от плотности адультиной гемипопуляции *C. ornata* и температуры окружающей среды. Выявлена зависимость численности личинок *C. ornata* от возраста и пола хозяина, сезона года. Изучение численности личинок в самках нематод из амфибий разных фенотипов различий не выявило.

В экспериментальных условиях самки нематод сохраняли жизнеспособность до 8 сут и продуцировали личинок до 7 дней. Оптимальной температурой для отрождения личинок является 24—28 °С. При температуре 12 °С и ниже отрождение личинок самками *C. ornata* не происходит.

Ключевые слова: нематоды, самки *Cosmocerca ornata*, численность личинок *in vivo*, суточная продукция личинок *in vitro*, озерная лягушка.

Одним из основных количественных параметров, характеризующих структуру популяций паразитических организмов, является их плодовитость. Важный этап при изучении популяций паразитов — определение численности яиц или личинок, поступающих во внешнюю среду (Пронин и др., 1989).

В научной литературе имеются многочисленные сведения по плодовитости гельминтов разных систематических групп (Кашковский, 1982; Серов, 1984; Цейтлин, 1987; Crompton et al., 1988; Пронин и др., 1989; Евланов, 1994; Tompkins, Hudson 1999; Балданова, 2000; Тютин, 2001; Rossin et al., 2005; Rowea et al., 2008; Chylinski et al., 2009; Биттиров и др., 2010; Кириллова и др., 2011; Korivnikar, Randhawa, 2013; Байсарова, 2014; Das, Gauly, 2014, и др.). В этих работах авторы для характеристики количества

личинок (яиц), продуцируемых гельминтами (либо содержащихся в репродуктивных органах паразитов), используют понятия яйцепродукции, индивидуальной, потенциальной, абсолютной, относительной и фактической плодовитости.

Следует различать понятия собственно плодовитости (fecundity) — потенциальной численности потомков особи паразита (или популяции паразитов) и фертильности (fertility) — окончательного числа потомков паразита, достигших адульного состояния за определенный промежуток времени или за всю жизнь.

В данной работе мы рассматриваем численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) на момент исследования, которая, по нашему мнению, является реальным показателем плодовитости паразитов, т. е. всего потенциального количества потомков нематод.

Цель исследования — изучение численности личинок, продуцируемых самками *C. ornata*, из озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) и выявление факторов, обуславливающих ее изменчивость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование численности личинок в самках *C. ornata* из озерных лягушек проводилось в период с мая по октябрь 2010, 2014 гг. на базе стационара ИЭВБ РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища) (53°18' N 49°44' E).

Возрастные группы самок паразитов устанавливали с учетом развития их половой системы (по: Кириллов, Кириллова, 2016 а): I — молодые самки нематод с формирующейся половой системой; II — самки с яйцами в матке; III — самки, в матке которых встречаются яйца, содержащие личинок; IV — самки, уже отродившие личинок, матка пустая, растянутая. Для настоящей работы отбирались не все самки *C. ornata* III возрастной группы, а только те, в матке которых находились сформированные личинки (как в яйцевых оболочках, так и свободные от них).

Изучение численности личинок и периода их продукции самками *C. ornata* проведено на 705 самках паразитов.

Самки *C. ornata*, извлеченные из кишечника амфибий, предварительно умерщвлялись нагреванием и измерялись в капле воды на предметном стекле без использования покровного стекла. Затем покровы паразитов разрывали иглами и подсчитывали всех личинок от каждой самки.

Изучение изменчивости количества личинок у самок *C. ornata* проводили с учетом биологической структуры популяции хозяина. Амфибий разделили на возрастные группы по Дубининой (1950). Анализ численности личинок в самках *C. ornata* в зависимости от фенотипа (striata, non-striata) и пола амфибий, размеров нематод, количества гельминтов в хозяине и сезона года проводили на паразитах из 2- и 3-летних озерных лягушек (табл. 1).

В экспериментальном исследовании самок нематод, полученных от 2- и 3-летних амфибий, помещали в воду в отдельные чашки Петри (4.0 см). Каждую самку *C. ornata* предварительно измеряли в капле воды на пред-

Таблица 1

Распределение *C. ornata* в популяции озерных лягушек (май—октябрь 2010 г.)Table 1. *Cosmocerca ornata* distribution in population of marsh frogs (from May to October 2010)

Параметры	Сеголетки	Годовики	Амфибии 2, 3 лет					Амфибии 4 и более лет
			всего	самки	самцы	striata	non-striata	
N, ¹ экз.	103	94	103	49	54	41	62	103
ЭИ, %	35.9 ± 4.8	48.9 ± 5.2	77.7 ± 4.1	87.8 ± 4.8	68.5 ± 6.4	82.9 ± 6.0	79.7 ± 4.9	50.5 ± 5.0
ИО, экз.	0.8 ± 0.2	1.6 ± 0.3	5.3 ± 0.6	5.0 ± 0.7	5.6 ± 0.8	6.0 ± 1.1	4.8 ± 0.5	2.7 ± 0.5
n, ² экз.	15	26	212	108	104	71	141	129
Встречаемость зрелых нематод ³	8/7.8	15/16.0	55/53.4	29/59.2	26/48.2	17/40.5	38/62.3	28/27.2

Примечание. ¹ — N — количество исследованных амфибий; ² — n — количество самок *C. ornata* III возрастной группы; ³ — встречаемость зрелых нематод — слева от черты — количество лягушек, в которых встречаются самки III возрастной группы, экз.; справа — процент заражения хозяев самками *C. ornata* III возрастной группы, %.

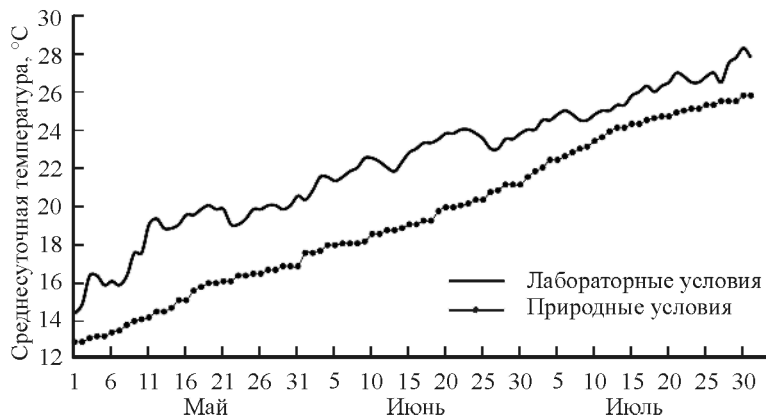


Рис. 1. Среднесуточная температура лаборатории и воды в протоке Студенка (май—июль 2014 г.).

Fig. 1. Daily average temperature in laboratory and water in Studjonka channel (From May to July 2014).

метном стекле. Наблюдения за выходом личинок проводили каждые 1—2 ч с помощью микроскопа МБС-10. При этом каждую самку нематод пересаживали в новую чашку Петри с водой и проводили визуальный подсчет отрожденных личинок в оставшейся емкости. Эксперимент продолжался до гибели самки.

При исследовании продукции личинок самками *S. ornata* подсчитана численность личинок в зависимости от температуры окружающей среды, от размеров нематод (при 24—28 °С). Также изучено влияние низких температур на отрождение личинок для чего самок *S. ornata* нематод в процессе выхода личинок в чашках Петри помещали в холодильник при температуре 2—3 °С и содержали до 2 недель. Контроль проводили ежедневно.

В период май—июль 2014 г. в протоке Студенка, где отлавливались лягушки, ежедневно измеряли температуру воды термометром в оправе ТМ-10 в 10 стационарных точках (рис. 1). В лабораторном помещении стационара температура воздуха фиксировалась 4 раза в сутки (6.00, 12.00, 18.00, 24.00) лабораторным термометром ЛТ-2 (рис. 1).

Для характеристики зараженности озерных лягушек нематодами использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), индекс обилия гельминтов (ИО, экз.), ошибка среднего (m_x) (табл. 1). Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 6.1 и Microsoft Excel 2003. Сравнение средней численности личинок у нематод из отдельных возрастных, половых и фенотипических групп лягушек в разные сутки, месяцы года, из паразитов разного размера и при разном количестве нематод в амфибиях выполняли с использованием критериев Краскела-Уоллиса (H), Манна-Уитни (U) и рангового коэффициента корреляции Спирмена. Различия считали достоверными при $P < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* in vivo

Самки *C. ornata* с личинками встречаются только в период с мая по октябрь (рис. 2). За исследуемый период выявлено достоверное изменение средней численности личинок в самках нематод ($H = 29.5$, $P < 0.001$). Парное сравнение отдельных месяцев показало различия между июнем и июлем ($U = 847.5$, $P < 0.001$), июлем и августом ($U = 605.5$, $P < 0.05$), августом и сентябрем ($U = 365.5$, $P < 0.01$), сентябрем и октябрем ($U = 198.0$, $P < 0.001$), но сходство данных для мая и июня ($P > 0.05$).

Выявлена зависимость количества личинок в самках нематод от возраста хозяина ($H = 19.3$, $P < 0.001$; рис. 3). Статистический анализ при парном сравнении численности личинок в самках *C. ornata* из отдельных возрастных групп лягушек показал различия между сеголетками и 2- и 3-летними амфибиями ($U = 854.0$, $P < 0.01$), сеголетками и лягушками 4 и более лет ($U = 428.5$, $P < 0.001$), годовиками и лягушками 4 и более лет ($U = 1092.0$, $P < 0.01$), 2- и 3-летними лягушками и амфибиями 4 и более лет ($U = 11900.0$, $P < 0.05$). В остальных случаях различия отсутствовали ($P > 0.05$).

Показатель средней численности личинок в нематодах из самцов и самок амфибий в период май—октябрь находится примерно на одном уровне ($P > 0.05$; рис. 4). Однако в мае—июне отмечено достоверное снижение уровня средней численности личинок в нематодах из самцов лягушек ($U = 375.5$, $P < 0.05$; рис. 4).

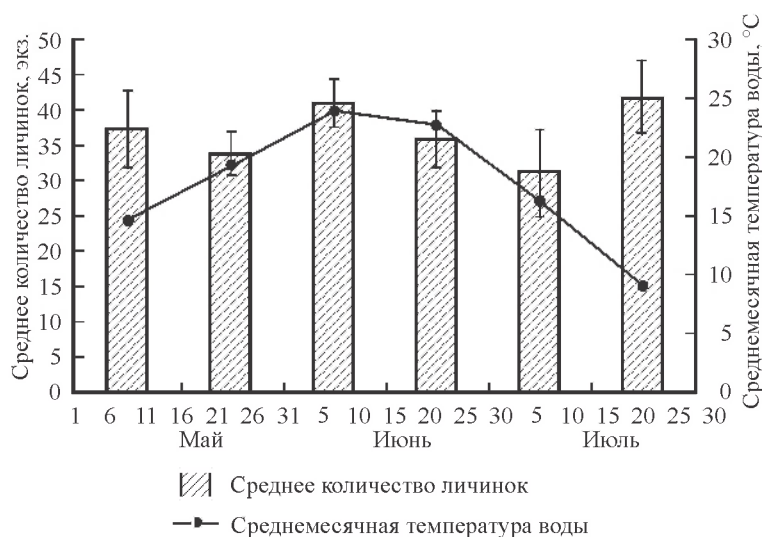


Рис. 2. Сезонные изменения средней численности личинок в самках *Cosmocerca ornata* (май—октябрь 2010 г.).

Fig. 2. Seasonal variability of average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females in marsh frogs (From May to October 2010).

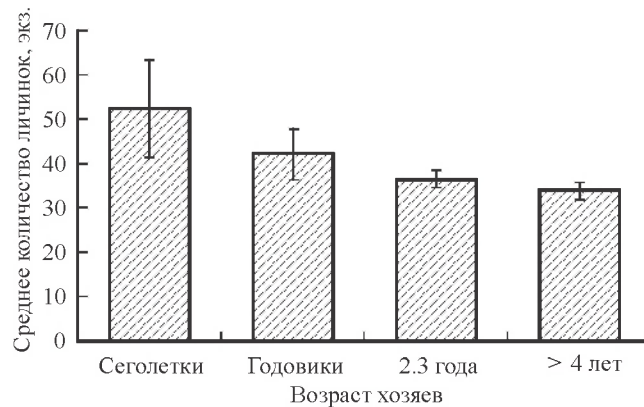


Рис. 3. Средняя численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек разного возраста.

Fig. 3. Average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females in marsh frogs of different age.

Изучение количества личинок в нематодах из хозяев фенотипов *striata* и *non-striata* показало, что значения средней численности личинок в самках *C. ornata* из амфибий разных морф находятся на одном уровне — 36.3 ± 2.4 и 35.0 ± 1.8 экз. соответственно. Различия в показателях средней численности личинок у паразитов из полосатых и бесполосых амфибий не выявлены ($P > 0.05$).

С увеличением размеров самок нематод отмечено, что численность личинок достоверно возрастает ($N = 94.8$, $P = 0.001$; $r_s = 0.645$, $P < 0.05$; рис. 5, 6). Сравнение численности личинок в паразитах отдельных размерных групп показало различия между нематодами 3.50—4.50 и 4.51—5.50 мм ($U = 210.0$, $P < 0.001$), 3.50—4.50 и 5.51—6.50 мм ($U = 13.0$, $P < 0.001$), 3.50—4.50 и паразитами ≥ 6.51 мм ($U = 1.5$, $P < 0.001$), 4.51—5.50 и 5.51—6.50 мм ($U = 1670.0$, $P < 0.001$), 4.51—5.50 и самками ≥ 6.51 мм ($U = 302.5$, $P < 0.001$), 5.51—6.50 и паразитами ≥ 6.51 мм ($U = 259.5$, $P < 0.05$).



Рис. 4. Средняя численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек разного пола.

Fig. 4. Average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females in marsh frogs of different sex.

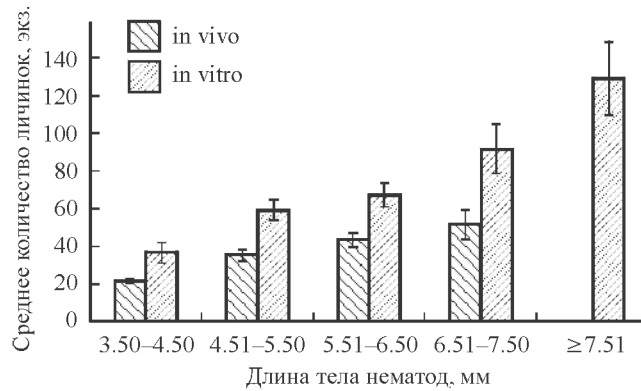


Рис. 5. Средняя численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* в зависимости от размеров паразитов.

Fig. 5. Average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females depending on the body size of parasites.

Сравнение количества личинок в *C. ornata* из лягушек с разной плотностью гемипопуляции нематод показало, что последнее оказывает влияние на численность личинок в самках паразитов ($H = 27.8$, $P < 0.001$; рис. 7). С увеличением числа паразитов в кишечнике амфибий отмечается уменьшение количества личинок в самках нематод ($r_s = -0.498$, $P < 0.05$; рис. 8). Выявлены различия в показателях средней численности личинок у нематод при количестве паразитов в кишечнике 1—5 и 6—11 экз. ($U = 1711.0$, $P < 0.05$), 1—5 и 12—17 экз. ($U = 847.0$, $P < 0.001$), 1—5 и 18 и

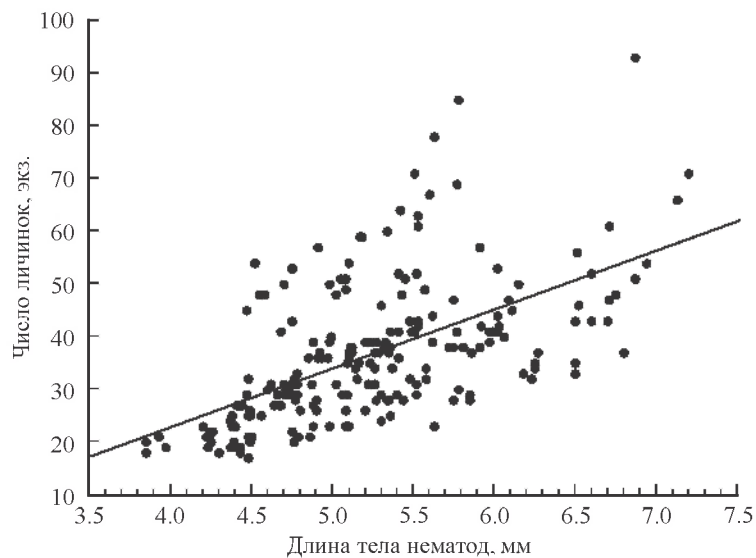


Рис. 6. Изменчивость количества личинок в самках *Cosmocerca ornata* в зависимости от длины тела паразитов in vivo.

Fig. 6. Variability of average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females depending on the body size of parasites in vivo.

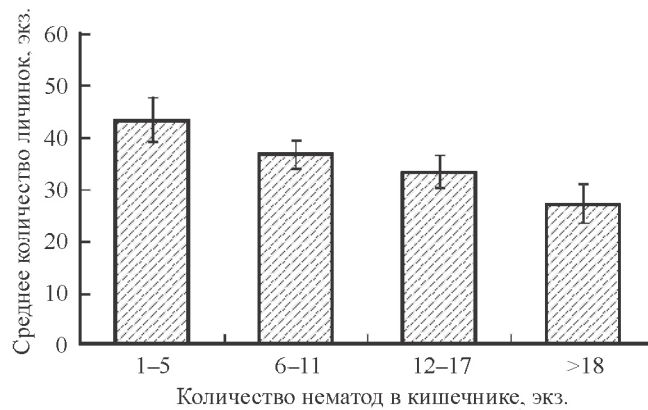


Рис. 7. Средняя численность личинок в самках *Cosmocerca ornata* в зависимости от числа паразитов в кишечнике in vivo.

Fig. 7. Average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females depending on the number of parasites in the intestine in vivo.

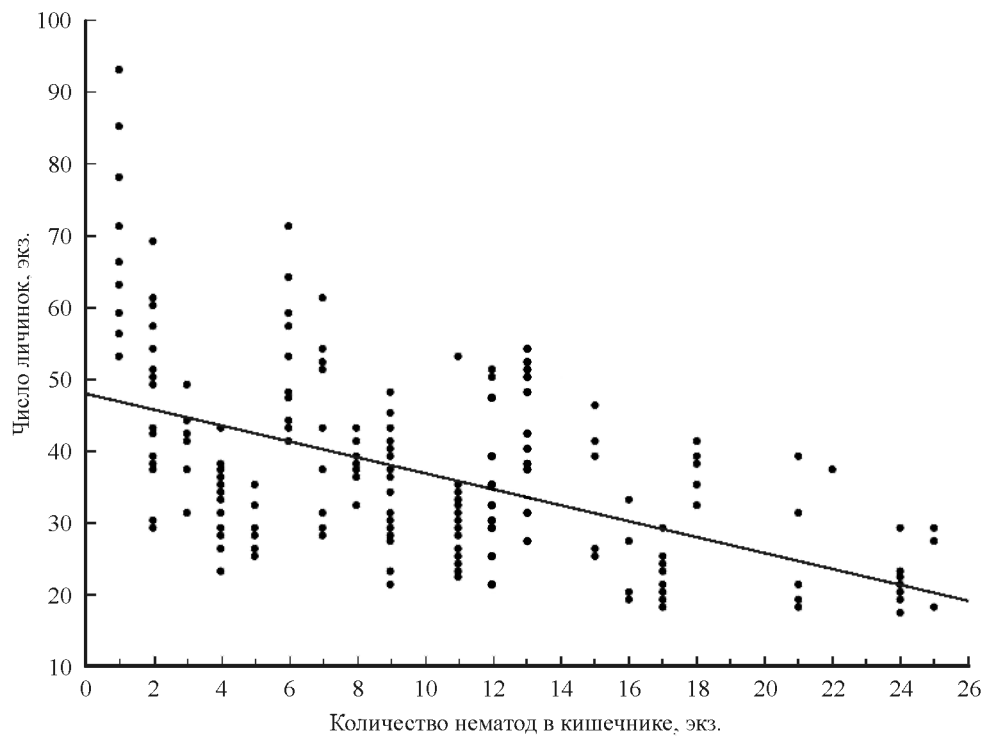


Рис. 8. Изменчивость численности личинок в самках *Cosmocerca ornata* в зависимости от количества паразитов в хозяине in vivo.

Fig. 8. Variability of average number of larvae in *Cosmocerca ornata* females depending on the number of parasites in host in vivo.

больше экз. ($U = 239.0$, $P < 0.001$), 6—11 и 18 и больше экз. ($U = 499.0$, $P < 0.001$), 12—17 и 18 и больше экз. ($U = 449.0$, $P < 0.05$), за исключением 6—11 и 12—17 экз. ($P > 0.05$).

Экспериментальное изучение численности личинок в самках *C. ornata*

По нашим наблюдениям, самки III возрастной группы встречаются в основном в прямой кишке лягушек. Здесь выход личинок из нематод, как и отрожденные личинки не наблюдаются. Самки паразитов, в матке которых зафиксированы свободные от яйцевых оболочек личинки, отмечаются на границе ректума и клоаки, где происходит выход личинок из самок и обнаруживаются самки IV возрастной группы. Отрожденные личинки, не задерживаясь, сразу же из клоаки выводятся во внешнюю среду (воду).

В условиях нашего эксперимента нематоды сохраняли жизнеспособность в воде в течение 1—8 сут. Причем продолжительность их жизни зависела от размеров паразитов: самки длиной 3.50—4.50 мм жили до 6 сут, а нематоды размером > 7.51 мм — до 8 сут (табл. 2).

Самки начинали отрождать личинок в первые сутки после их помещения в чашки Петри. Дольше всего этот процесс продолжался у самых крупных нематод (табл. 2).

Отрождение личинок самками *C. ornata*, по нашим наблюдениям, происходило неравномерно. При отрождении личинок самками нами зафиксированы перерывы (от нескольких часов до суток) (табл. 2). Самки сохраняли жизнеспособность и активность, но личинки во время этих перерывов не выходили. В матке таких самок личинки свободные от яйцевых оболочек не отмечены.

Как суточная продукция личинок (табл. 2), так и общее число отрожденных личинок (рис. 5) самками *C. ornata* зависит от размеров нематод. С увеличением длины тела паразитов возрастает количество личинок ($H = 76.5$, $P < 0.001$). Сравнение численности личинок в самках разной длины *in vitro* показало различия между паразитами 3.50—4.50 и 4.51—5.50 мм ($U = 217.5$, $P < 0.001$), 3.50—4.50 и 5.51—6.50 мм ($U = 128.5$, $P < 0.001$), 3.50—4.50 и 6.51—7.50 мм ($U = 14.0$, $P < 0.001$), 3.50—4.50 и нематодами ≥ 7.51 мм ($U = 0.5$, $P < 0.001$), 4.51—5.50 и 6.51—7.50 мм ($U = 170.0$, $P < 0.001$), 4.51—5.50 и нематодами ≥ 7.51 мм ($U = 13.0$, $P < 0.001$), 5.51—6.50 и 6.51—7.50 мм ($U = 217.5$, $P < 0.001$), 5.51—6.50 и самками ≥ 7.51 мм ($U = 32.5$, $P < 0.001$), 6.51—7.50 и паразитами ≥ 7.51 мм ($U = 217.5$, $P < 0.001$). В остальных случаях различия не выявлены ($P > 0.05$).

Так же как и в самках нематод *in vivo*, количество личинок в эксперименте положительно коррелировало с длиной тела паразитов ($r_s = 0.661$, $P < 0.001$).

Среднее число личинок, отрожденных самками одной размерной группы за сутки, с каждым последующими сутками снижается ($H = 437.8$, $P < 0.001$). Такая же тенденция прослеживается у самок нематод в пределах одной размерной группы (табл. 2).

Таблица 2

Динамика суточной продукции личинок самками *Cosmocerca ornata* разного размераTable 2. Dynamics of the daily larvae production of *Cosmocerca ornata* females of different body sizes

Длина тела, мм	I сут	II сут	III сут	IV сут	V сут	VI сут	VII сут	VIII сут	IX сут
3.50—4.50	$\frac{22.8 \pm 1.5(26)}{9-41}$	$\frac{11.5 \pm 1.5(26)}{0-29}$	$\frac{3.8 \pm 0.9(24)}{0-11}$	$\frac{1.8 \pm 0.7(21)}{0-10}$	$\frac{0.2 \pm 0.2(10)}{0-2}$	$\frac{0(1)}{0}$	—	—	—
4.51—5.50	$\frac{28.2 \pm 1.1(48)}{13-48}$	$\frac{17.0 \pm 1.2(45)}{0-37}$	$\frac{7.0 \pm 0.9(45)}{0-21}$	$\frac{4.9 \pm 0.9(40)}{0-16}$	$\frac{2.2 \pm 1.0(26)}{0-17}$	$\frac{0.2 \pm 0.2(13)}{0-3}$	$\frac{0(1)}{0}$	—	—
5.51—6.50	$\frac{33.9 \pm 1.4(45)}{14-64}$	$\frac{22.7 \pm 1.8(44)}{0-63}$	$\frac{8.1 \pm 1.2(41)}{0-24}$	$\frac{4.5 \pm 1.0(32)}{0-18}$	$\frac{2.2 \pm 0.9(25)}{0-17}$	$\frac{0.2 \pm 0.2(14)}{0-3}$	$\frac{0(4)}{0}$	—	—
6.51—7.50	$\frac{39.9 \pm 2.9(20)}{24-86}$	$\frac{25.8 \pm 1.7(20)}{9-38}$	$\frac{13.0 \pm 1.4(20)}{2-24}$	$\frac{9.7 \pm 1.9(19)}{0-28}$	$\frac{5.8 \pm 1.9(16)}{0-14}$	$\frac{1.3 \pm 0.9(9)}{0-7}$	$\frac{0(3)}{0}$	—	—
>7.51	$\frac{51.4 \pm 3.3(16)}{35-83}$	$\frac{37.2 \pm 3.0(15)}{22-58}$	$\frac{19.2 \pm 1.9(14)}{7-31}$	$\frac{19.0 \pm 1.5(14)}{7-37}$	$\frac{7.6 \pm 2.0(13)}{0-19}$	$\frac{1.8 \pm 1.2(11)}{0-11}$	$\frac{1.4 \pm 1.4(5)}{0-7}$	$\frac{0(2)}{0}$	—

Примечание. Над чертой — среднесуточная продукция личинок самками *C. ornata* ($X \pm m_x$), в скобках — количество самок *C. ornata*; под чертой — минимум и максимум продукции личинок (min—max); прочерк означает гибель всех самок нематод данной размерной группы.

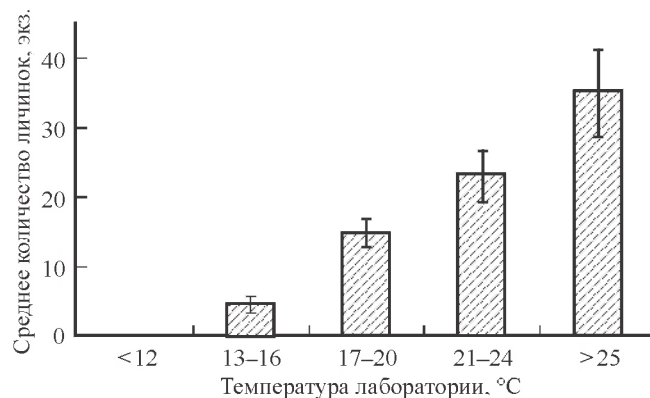


Рис. 9. Динамика продукции личинок самками *Cosmocerca ornata* в зависимости от температуры окружающей среды in vitro.

Fig. 9. Dynamics of the daily production of *Cosmocerca ornata* females depending on the environmental temperature in vitro.

В нашем эксперименте выход личинок начинался при температуре лаборатории 13—14 °C. При этом наблюдалась единичная продукция личинок. С повышением температуры происходит увеличение количества отрожденных личинок ($H = 123.3$, $P < 0.001$; рис. 9).

Резкое понижение температуры при текущем процессе отрождения личинок приводило к снижению подвижности паразитов (как самок, так и личинок внутри них) и к полной остановке продукции личинок. При повышении температуры (>13 °C) самки *C. ornata* в течение 1—2 ч начинали отрождать личинок.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные позволяют определить продолжительность воспроизводства и продукции личинок самками *C. ornata*, оценить поток инвазионного начала (численность личинок) в окружающую среду. В эксперименте по продолжительности жизни, продукции личинок самками *C. ornata* отрождение ими личинок в первые сутки может свидетельствовать о том, что выход личинок мог уже идти какое-то время в лягушках (на что указывает наличие личинок свободных от яйцевых оболочек в матке самок), и фактическая продукция личинок самками нематод может быть более продолжительна, чем зафиксированный нами период (7 сут). Так, ранее проведенное нами исследование (Кириллов, Кириллова, 2016а) показало, что в природе процесс воспроизводства у *C. ornata* продолжается около 2 недель (встречаются самки III возрастной группы одной генерации). Таким образом, самки обладают ограниченным сроком продукции личинок.

Для эксперимента по изучению периода продукции личинок *C. ornata* (судя по продолжительности их жизни в эксперименте) нами отбирались самки, в матке которых было развито наибольшее число личинок. Мы можем говорить о том, что это конечное количество личинок, так как форми-

рование новых яиц в самках не происходит (все яйца закладываются у самок II возрастной группы), что и позволяет считать данные эксперимента истинным показателем плодовитости самок *C. ornata* — количеством всех потенциальных потомков нематод за репродуктивный период. Количество яиц в матке самки фиксированное. Этим и объясняется снижение числа отрождаемых личинок самками *C. ornata* по суткам (табл. 2). Идет уменьшение общего количества личинок в самках. Перерывы в отрождении личинок самками *C. ornata* мы связываем с тем, что личинкам, находящимся в яйцах в матке самки, необходимо время для окончания развития и выхода из яиц даже при оптимальных температурных условиях.

Интенсивный процесс отрождения личинок самками *C. ornata* в первые сутки мог быть вызван сменой температурного режима. Более высокая (по сравнению с природными условиями) температура лаборатории (рис. 1) приводит к росту двигательной активности личинок внутри самок нематод и массовому выходу личинок. При относительно низкой температуре воды в природе в мае и июне (рис. 1) снижается подвижность личинок, что препятствует их выходу. Идет накопление личинок в самках нематод. Темп выхода личинок при таких температурах (13—20 °С) в лаборатории низок (рис. 9). При помещении самок в чашки Петри (лабораторные условия) происходит отрождение этих накопленных личинок в первые двое суток эксперимента.

Сохранение жизнеспособности самками *C. ornata* до 1, 2 дней *in vitro* после окончания репродукции подтверждается нашими данными о регистрации в лягушках самок с пустой, растянутой маткой (IV возрастная группа), которые после отрождения личинок еще какое-то время находились в хозяевах (Кириллов, Кириллова, 2016а).

Результаты как ранее проведенного нами исследования (Кириллова, Кириллов, 2015), так и данного показали, что гибель самок нематод не приводит к гибели личинок. В нашем эксперименте самки жили и успешно отрождали личинок *in vitro* около недели. Следовательно, в природе погибающая и/или выведенная из организма хозяина по каким-либо причинам самка *C. ornata* с личинками в матке может дать потомство.

В природе отрождение личинок самками нематод происходит в теплый период года (май—октябрь) (рис. 2). Неодинаковая динамика поступления паразитов весенне-летних генераций в хозяев, их созревания определяют различия в продолжительности процесса воспроизводства, численности личинок в самках в разные месяцы года.

В мае в процессе воспроизводства участвуют только адультичные нематоды прошлогодней генерации, которые обеспечивают весной поступление инвазионного начала в водоем (Кириллов, Кириллова, 2016а). Крупные размеры этих самок (Кириллов, Кириллова, 2015) определяют относительно большую численность личинок в мае (по сравнению с июнем) (рис. 2).

Самки весенних генераций начинают отрождать личинок лишь в июне. Снижение средней численности личинок в самках в это время (рис. 2) связано как с общей высокой численностью паразитов в популяции хозяина (плотность популяции *C. ornata* в лягушках достигает своего максимума), так и с доминированием в гемипопуляции нематод самок III возрастной группы новых генераций, имеющих небольшие размеры (Кириллов, Кириллова, 2015, 2016а).

В июле личинок отрождают преимущественно крупные самки паразитов (Кириллов, Кириллова, 2015), поступившие в популяцию хозяев в июне, что обуславливает максимальный показатель средней численности личинок. Несмотря на низкий уровень численности личинок в самках в июне, в июле в гемипопуляции *S. ornata* доминируют нематоды I возрастной группы. Высокая доля самок III и IV возрастных групп в июле свидетельствует об активном пополнении ларвальной гемипопуляции нематод в водоеме, в то же время прогревание воды к середине лета до оптимальной температуры ускоряет развитие свободноживущих личинок *S. ornata* (Кириллов, Кириллова, 2016а).

Достоверное снижение численности личинок в самках *S. ornata* в августе связано с тем, что достигшая в июле максимальных значений температура воды сохраняется (рис. 2), вследствие чего сроки нахождения паразитов в амфибиях сокращаются (Кириллов, Кириллова, 2016а): процессы созревания нематод, отрождения личинок самками и их последующая элиминация происходят быстрее, чем при относительно низкой температуре воды в июне. Это приводит к тому, что в этом месяце личинок могут отрождать самки, поступившие в амфибий не только в июле, но и в августе. Об этом свидетельствует максимальная за период май—октябрь встречаемость самок *S. ornata* II возрастной группы (Кириллов, Кириллова, 2016а). Кроме того, в августе уже не отмечены самки таких крупных размеров, как в июне и июле (Кириллов, Кириллова, 2015). Высокая численность личинок в самках *S. ornata* в июле (рис. 2), которая определяет поток инвазионного начала в окружающую среду, по-прежнему, обуславливает преобладание в гемипопуляции паразитов I возрастной группы в августе (Кириллов, Кириллова, 2016а).

В сентябре происходит снижение поступления инвазионного начала в популяцию амфибий, несмотря на высокую численность личинок в самках *S. ornata* в августе, что обусловлено снижением температуры воды (рис. 2), влияющей на развитие свободноживущих личинок нематод и их активность (Кириллова, Кириллов, 2015). Резкое понижение температуры в этом месяце замедляет темпы роста, созревания нематод внутри хозяев (Кириллов, Кириллова, 2016а), а также, по-видимому, процессов оплодотворения и эмбрионального развития яиц в паразитах, что обуславливает достоверное снижение численности личинок в самках *S. ornata*.

Кроме того, в сентябре увеличивается продолжительность нахождения паразитов в амфибиях; идет накопление нематод в хозяевах, о чем свидетельствуют доминирование самок III и резкое возрастание доли нематод IV возрастных групп, а также самые крупные размеры самок *S. ornata* в октябре (по сравнению с паразитами весенне-летних генераций) (Кириллов, Кириллова, 2015, 2016а). Поэтому в октябре отмечен максимальный показатель средней численности личинок в самках нематод (рис. 2). В этот период в гемипопуляции *S. ornata* доля самок III возрастной группы уменьшается и увеличивается доля самок IV группы. Паразиты I возрастной группы отсутствуют ввиду прекращения поступления нематод в популяцию лягушек. Личинки I—III возрастов, отрожденные самками *S. ornata* в сентябре и октябре, зимуют на дне водоема и станут источником инвазии амфибий только в мае следующего года (Кириллов, Кириллова, 2016а).

Весной и осенью при низкой температуре воды важным фактором, влияющим на рост, созревание нематод и их воспроизводительную способность, является поведенческая терморегуляция амфибий (Feder, Burggren, 1992; Duellman, Trueb, 1994; Wells, 2010). Вследствие этого отрождение личинок начинается в первой половине мая и продолжается до конца октября.

Изучение влияния биологической структуры популяции хозяина на численность личинок за весь период исследования выявило зависимость количества личинок в самках *C. ornata* только от возраста амфибий (рис. 3). Это связано с разной плотностью гемипопуляции нематод в отдельных возрастных группах лягушек (табл. 1) (Кириллов, Кириллова, 2016б), которая определяет размеры паразитов (Кириллов, Кириллова, 2015).

Зависимость численности личинок в самках *C. ornata* от пола хозяина, выявленная только в период май—июнь (рис. 4), связана, по-видимому, с физиологическими и биохимическими изменениями, происходящими в организме самок и самцов амфибий перед периодом размножения и во время него (Lees, Bass, 1960; Feder, Burggren, 1992; Carr, 2010). В то время как в самках амфибий в июне в гемипопуляции *C. ornata* встречаются паразиты как весенних, так и прошлогодней генераций, в самцах — исключительно нематоды новых генераций (Кириллов, Кириллова, 2015).

Несмотря на то что существуют определенные различия в физиологии, экологии и поведении амфибий морф *striata* и *non-striata* (Шварц, Ищенко, 1968; Ищенко, 1978; Hoffman, Blouin, 2002), фенотип хозяина не оказывает влияние на численность личинок в самках *C. ornata*. Вероятно, это связано с тем, что размеры самок нематод из полосатых и бесполосых лягушек находятся примерно на одном уровне (Кириллов, Кириллова, 2015).

Таким образом, в результате проведенного исследования нами установлен период продукции личинок *C. ornata* и определена численность личинок в самках нематод, которая является показателем количества всех потенциальных потомков паразитов, отрожденных за репродуктивный период.

Список литературы

- Байсарова З. Т. 2014. Плодовитость *Trichocephalus ovis* в организме мелкого рогатого скота. Рос. паразитол. журн. 3 : 12—14.
- Балданова Д. Р. 2000. Плодовитость скребней рода *Echinorhynchus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) озера Байкал. Паразитология. 34 (2) : 150—153.
- Биттиров А. М., Арипшева Б. М., Канокова А. С. 2010. Плодовитость самок *Oxuris equi* у лошадей в условиях Кабардино-Балкарской Республики. Рос. паразитол. журн. 3 : 27—29.
- Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги. Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. 12 : 300—350.
- Евланов И. А. 1994. Изменчивость плодовитости трематоды *Bunoderia lucioperca* (Trematoda, Bunoderidae) из рыб Саратовского водохранилища. Зоол. журн. 73 (12) : 5—8.
- Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука. 148 с.

- Кашковский В. В. 1982. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibotrium* (Monogenea, Dactylogyridae). *Паразитология*. 16 (1) : 35—40.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. 2015. Изменчивость размерной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) из озерных лягушек и определяющие ее факторы. *Паразитология*. 49 (2) : 104—118.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. 2016а. Влияние зимовки озерной лягушки на репродуктивную структуру гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae). *Паразитология*. 50 (1) : 21—39.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. 2016б. Анализ репродуктивной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda, Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста. *Биология внутренних вод*. 3 : 1—10.
- Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А., Евланов И. А. 2011. Плодовитость нематоды *Thominx neopulchra* (Nematoda, Capillariidae) из летучих мышей рода *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae). *Паразитология*. 45 (1) : 19—25.
- Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. 2015. Роль головастика озерных лягушек в реализации жизненного цикла *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae). *Паразитология*. 49 (1) : 49—60.
- Пронин Н. М., Тимошенко Т. М., Санжиева С. Д. 1989. Динамика яйцепродукции и плодовитость цестоды *Diphyllobotrium dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidea). *Паразитология*. 23 (2) : 146—152.
- Серов В. Г. 1984. Плодовитость скребня *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchidae). *Паразитология*. 18 (4) : 280—284.
- Тютин А. В. 2011. К изучению плодовитости марит *Bunodera lucioperca* (Trematoda, Bunoderidae). *Паразитология*. 35 (5) : 436—442.
- Цейтлин В. Г. 1987. О потенциальной плодовитости нематоды *Camallanus lacustris* (Camallanidae). *Паразитология*. 21 (4) : 589—591.
- Шварц С. С., Ищенко В. Г. 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 73 (3) : 127—134.
- Carr J. A. 2010. Stress and reproduction in amphibians. In: Norris D. O., Lopez K. H. (eds). *Hormones and reproduction of vertebrates*. London. Academic Press. 1 : 909—116.
- Chylinski C., Boag B., Stear M. J., Cattadori I. M. 2009. Effects of host characteristics and parasite intensity on growth and fecundity of *Trichostrongylus retortaeformis* infections in rabbits. *Parasitology*. 136 (1) : 117—123.
- Crompton D. W. T., Keymer A. E., W. *Cosmocerca ornate* (Nematoda, Cosmocercidae) alters D. W., Arnold S. E., Marrs R. W. 1988. Factors influencing the fecundity of *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala:) constant dose and varied diet. *Journal of Zoology*. 214 (2) : 221—234.
- Das G., Gauly M. 2014. Density related effects on lifetime fecundity of *Heterakis gallinarum* in chickens. *Parasites and Vectors*. 7 : 334.
- Duellman W. E., Trueb L. 1994. *Biology of amphibians*. Baltimore, The Johns Hopkins University. 670 p.
- Feder M. E., Burggren W. W. (eds). 1992. *Environmental physiology of the amphibians*. Chicago, The University of Chicago Press. 646 p.
- Hoffman E. A., Blouin M. S. 2002. A review of color and pattern polymorphisms in anurans. *Biological Journal of the Linnean Society*. 70 (4) : 633—665.
- Koprivnikar J., Randhawa H. S. 2013. Benefits of fidelity: does host specialization impact nematode parasite life history and fecundity? *Parasitology*. 140 (5) : 587—597.
- Lees E., Bass L. 1960. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs. *Nature*. 188 (4757) : 1207—1208.
- Rossin M. A., Poulin R., Timi J. T., Malizia A. I. 2005. Causes of inter-individual variation in reproductive strategies of the parasitic nematode *Graphidioides subterraneus*. *Parasitology Research*. 96 (5) : 335—339.
- Rowea A., McMaster K., Emerya D., Sangster N. 2008. *Haemonchus contortus* infection in sheep: Parasite fecundity correlates with worm size and host lymphocyte counts. *Veterinary Parasitology*. 153 (3—4) : 285—293.

- Tompkins D. M., Hudson P. J. 1999. Regulation of nematode fecundity in the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*): not just density dependence. *Parasitology*. 118 (4) : 417—423.
- Wells K. D. 2010. The ecology and behavior of amphibians. Chicago, The University of Chicago Press. 1400 p.

THE NUMBER OF LARVAE AND PERIOD OF ITS PRODUCTION
OF *COSMOCERCA ORNATA* FEMALES
(NEMATODA: COSMOCERCIDAE)

© N. Yu. Kirillova, A. A. Kirillov

Key words: nematodes, *Cosmocerca ornata* females, number of larvae *in vivo*, daily larvae production *in vitro*, marsh frog.

SUMMARY

The number of larvae in the *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) females from marsh frogs *in vivo* and period of larvae production of nematodes *in vitro* was studied. The number of larvae in females of nematodes and quantity of born larvae depend on the size of parasites. The largest *C. ornata* females had the highest number of larvae and the longest period of larvae production. The nematode sizes in its turn depends on density of infrapopulation of *C. ornata* and ambient temperature. The dependence of a number of the *C. ornata* larvae on the host age and sex and on a season of the year was revealed. Different phenotypes of amphibians showed no influence on the number of larvae inside nematode females. In the experiment *C. ornata* females remained viable up to 8 days, producing larvae up to 7 days. The optimum temperature for the larvae production constituted 24—28 °C. At a temperature of 12 °C and lower the nematode larvae output from females was stopped.