

ПЛОДОВИТОСТЬ *COSMOCERCA ORNATA* (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) – ПАРАЗИТА ОЗЕРНЫХ ЛЯГУШЕК *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (ANURA: RANIDAE) IN VIVO

© 2016 Н.Ю. Кириллова, А.А. Кириллов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти.

Статья поступила в редакцию 24.11.2016

Изучена плодовитость самок *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) in utero из озерных лягушек. Основным фактором, влияющим на плодовитость нематод in vivo, является температура окружающей среды. Установлено достоверное влияние температура воды на плодовитость нематод. Выявлена зависимость плодовитости *C. ornata* от размеров нематод и от их числа в кишечнике хозяина. Чем крупнее самки паразитов, тем выше их плодовитость. При увеличении плотности адультиной гемипопуляции *C. ornata*, плодовитость паразитов снижается. Отмечены достоверные различия плодовитости нематод в зависимости от возраста и пола хозяина, сезона года (май–октябрь). С возрастом хозяина происходит снижение плодовитости нематод. Пол хозяина оказывает влияние на плодовитость паразитов только в период размножения лягушек (май, июнь). В этот период плодовитость *C. ornata* в самцах амфибий достоверно ниже, чем в самках. Сезонные различия плодовитости *C. ornata* обусловлены как разными темпами роста и созревания паразитов, которые регулируются температурным фактором, так и сезонными различиями в экологии и физиологии земноводных. Изучение плодовитости нематод в амфибиях разных фенотипов различий не выявило.

Ключевые слова: нематоды, самки *Cosmocerca ornata*, плодовитость, озерная лягушка, Самарская Лука.

Одним из основных количественных параметров, характеризующих структуру популяций паразитических организмов, является их плодовитость. Данные по плодовитости конкретного вида гельминта позволяют оценить численность этого паразита в исследуемом биоценозе. Установление плодовитости гельминтов – один из важнейших вопросов в популяционной биологии паразитов, привлекающих внимание паразитологов. В научной литературе имеются многочисленные сведения по плодовитости гельминтов животных разных систематических групп [2, 5–7, 11, 15, 16, 18, 19, 21, 25–27, 33, 36, 37, 39], но данные по паразитам амфибий отсутствуют.

Цель исследования – изучение плодовитости самок *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) из озерных лягушек *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) in vivo и факторов, обуславливающих её изменчивость.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование плодовитости самок *C. ornata* из озерных лягушек проводилось в период с мая по октябрь 2010 г. на базе стационара ИЭВБ РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища) (53°10'С–49°26'В).

Определение плодовитости проведено у 382 зрелых самок нематод (в матке которых нахо-

Кириллова Надежда Юрьевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной экологии. E-mail: parasitolog@yandex.ru
Кириллов Александр Александрович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной экологии.

дятся личинки, как свободные, так и в яичевой оболочке). 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 проводили подсчет всех личинок от каждой самки.

Изучение изменчивости плодовитости самок *C. ornata* проводили с учетом биологической структуры популяции хозяина (возраст, пол и фенотип амфибий), размеров нематод, количества гельминтов в хозяине, сезона года на паразитах из 2, 3-летних озерных лягушек.

Амфибии были условно разделены на размерно-возрастные группы (по Дубининой [4]): сеголетки, годовики (длиной тела до 50 мм), особи в возрасте 2, 3 лет (51–80 мм), особи возраста 4 и более лет (81–115 мм).

При изучении влияния внутривидового полиморфизма озерных лягушек на плодовитость нематод исследовались амфибии фенотипов *striata* (полосатый) и *non-striata* (бесполосый) [6, 17, 20, 22, 32].

Статистическая обработка материала проведена общепринятыми методами с использованием следующих параметров: \bar{X} – средняя арифметическая, m_x – ошибка средней, достоверность различий (t) определялась по Стьюденту [13].

Для оценки зависимости плодовитости от размеров тела нематод и от количества паразитов в амфибиях применялся корреляционный анализ. При определении влияния температуры воды на плодовитость самок нематод применялся дисперсионный анализ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

При изучении влияния длины тела самок *C. ornata* на их плодовитость выявлены статистически достоверные различия в показателях средней плодовитости нематод разного размера. С увеличением длины тела паразитов возрастает их абсолютная плодовитость (при $P < 0.001$). Наибольшая плодовитость отмечена у самых крупных самок *C. ornata* длиной более 6.51 мм (табл. 1). Корреляционный анализ показал среднюю положительную связь между сопряженными признаками ($r = 0.586$). Корреляция между размерами тела самок *C. ornata* и их плодовитостью досто-

верна ($P < 0.001$). Следует отметить, у нематод с одинаковой длиной тела наблюдается вариабельность количества личинок. Например, у самок нематод длиной 4.50 мм плодовитость изменялась в пределах 17–25 личинок, а у паразитов длиной 5.54 мм – от 42 до 63 личинок (рис. 1).

С увеличением плотности взрослой популяции *C. ornata* (числа нематод в кишечнике амфибий) отмечается уменьшение количества личинок в самках паразитов. Так, минимальное число личинок у самок *C. ornata* составило 17 шт. (при $n \geq 18$), максимальное – 93 шт. (при $n \leq 5$) (табл. 2).

Выявлены статистически достоверные различия в показателях средней плодовитости личинок

Таблица 1. Плодовитость *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек в зависимости от размеров паразитов

Длина тела паразита, мм	Плодовитость, шт.	
	$X \pm m_x$	min–max
3.50–4.50	21.7±0.5	17–29
4.51–5.50	35.4±0.9	20–64
5.51–6.50	43.5±1.8	23–85
≥ 6.51	51.7±3.6	33–93

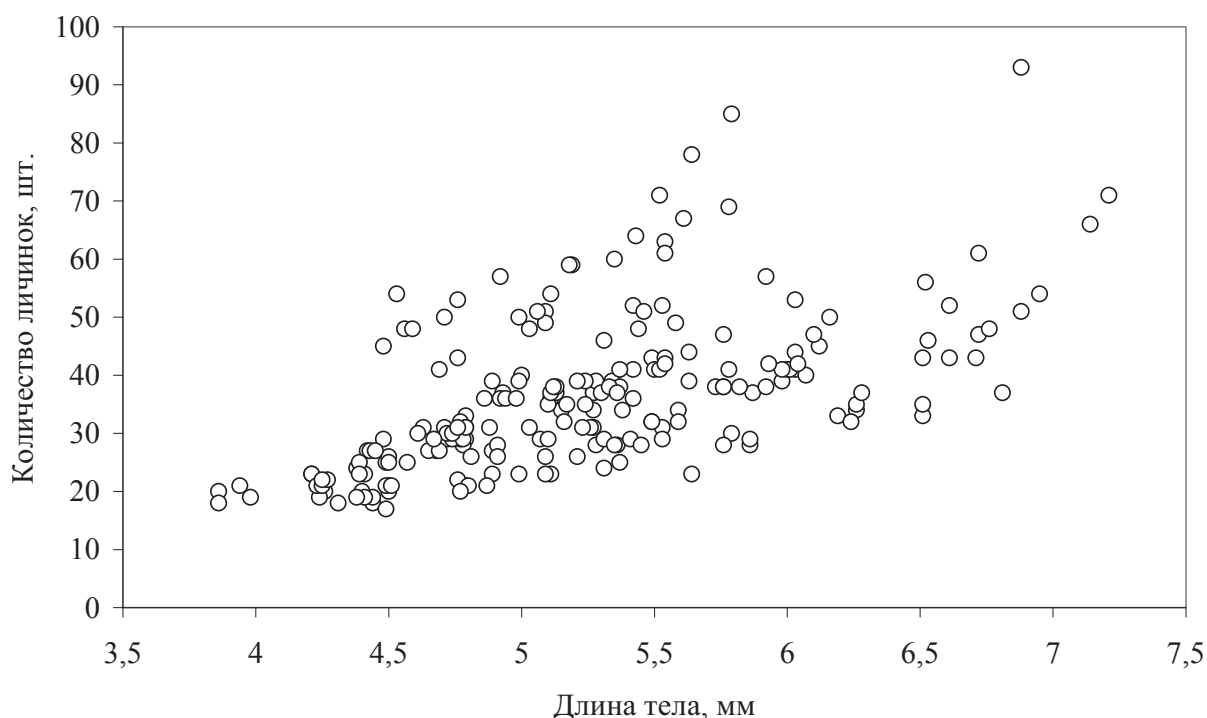


Рис. 1. Изменчивость плодовитости самок *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек в зависимости от длины тела нематод

Таблица 2. Плодовитость *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек в зависимости от числа паразитов в кишечнике

n, экз.	Средняя длина, мм	Плодовитость, шт.	
		$X \pm m_x$	min–max
< 5	5.44±0.08	43.5±2.1	23–93
6–11	5.41±0.06	36.8±1.3	21–71
12–17	5.13±0.07	33.3±1.6	18–54
≥ 18	4.95±0.12	27.3±1.7	17–41

Примечание: Здесь и в таблицах 3–5 n – число паразитов, экз.

у нематод при количестве паразитов в кишечнике 1–5 и 6–11 экз. ($P < 0.05$), 1–5 и 12–17 экз. ($P < 0.001$), 1–5 и больше 18 экз. ($P < 0.001$), 6–11 и больше 18 экз. ($P < 0.001$), 12–17 и больше 18 экз. ($P < 0.05$), за исключением 6–11 и 12–17 экз. ($P > 0.05$) (табл. 2). Корреляционный анализ показал среднюю отрицательную связь между плодовитостью нематод и их количеством в кишечнике хозяина ($r = -0.523$). Корреляция между числом нематод в кишечнике хозяина и их плодовитостью достоверна ($P < 0.001$).

Следует отметить, что при одном и том же количестве нематод в амфибиях зарегистрирована определенная изменчивость числа личинок в самках *C. ornata*. Так, при наличии двух нематод в кишечнике амфибий плодовитость изменялась от 29 до 69 личинок, а плодовитость *C. ornata* в лягушках с шестью нематодами варьировала от 41 до 71 личинки (рис. 2).

При анализе плодовитости *C. ornata* из лягушек разного возраста выявлено, что максимальное число личинок у самок нематод составило 93 шт. (в 2, 3-летних амфибиях), минимальное – 15 шт. (в амфибиях 4 и более лет). Показатель средней плодовитости *C. ornata* наиболее высок у сеголетков озерных лягушек – 52.3 шт. Наименьший показа-

тель средней плодовитости отмечен у гельминтов из амфибий 4 и более лет – 33.6 шт. (табл. 3).

Различия в показателях средней плодовитости нематод статистически достоверны между паразитами из сеголетков и 2, 3-летних амфибий ($P < 0.01$), из сеголетков и амфибий ≥ 4 лет ($P < 0.001$), из годовиков и амфибий ≥ 4 лет ($P < 0.01$), из 2, 3-летних лягушек и амфибий ≥ 4 лет ($P < 0.05$). Отличия в уровне плодовитости нематод из сеголетков и годовиков амфибий недостоверны ($P > 0.05$).

Исследование плодовитости *C. ornata* из самцов и самок лягушек показало, что, в целом, за период май–октябрь пол хозяина не оказывает существенного влияния на уровень плодовитости нематод. Показатели наибольшего и наименьшего числа личинок, а также средней плодовитости *C. ornata* в самцах и самках амфибий находятся примерно на одном уровне (табл. 4). Различия в плодовитости паразитов из озерных лягушек разного пола относительно, поскольку они статистически недостоверны ($P > 0.05$).

Однако, перед периодом размножения амфибий и во время него (май, июнь) отмечено снижение показателей плодовитости нематод в самцах лягушек (табл. 4). Выявленные различия в плодовитости нематод из самцов и самок амфибий в это время достоверны ($P < 0.05$).

Таблица 3. Плодовитость *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек разного возраста

Возраст	n, экз.	Плодовитость, шт.	
		$\bar{X} \pm m_x$	min–max
Сеголетки	15	52.3±5.1	27–88
Годовики	26	42.1±2.8	23–73
2, 3 года	212	36.6±0.9	17–93
≥ 4 лет	129	33.6±1.0	15–70

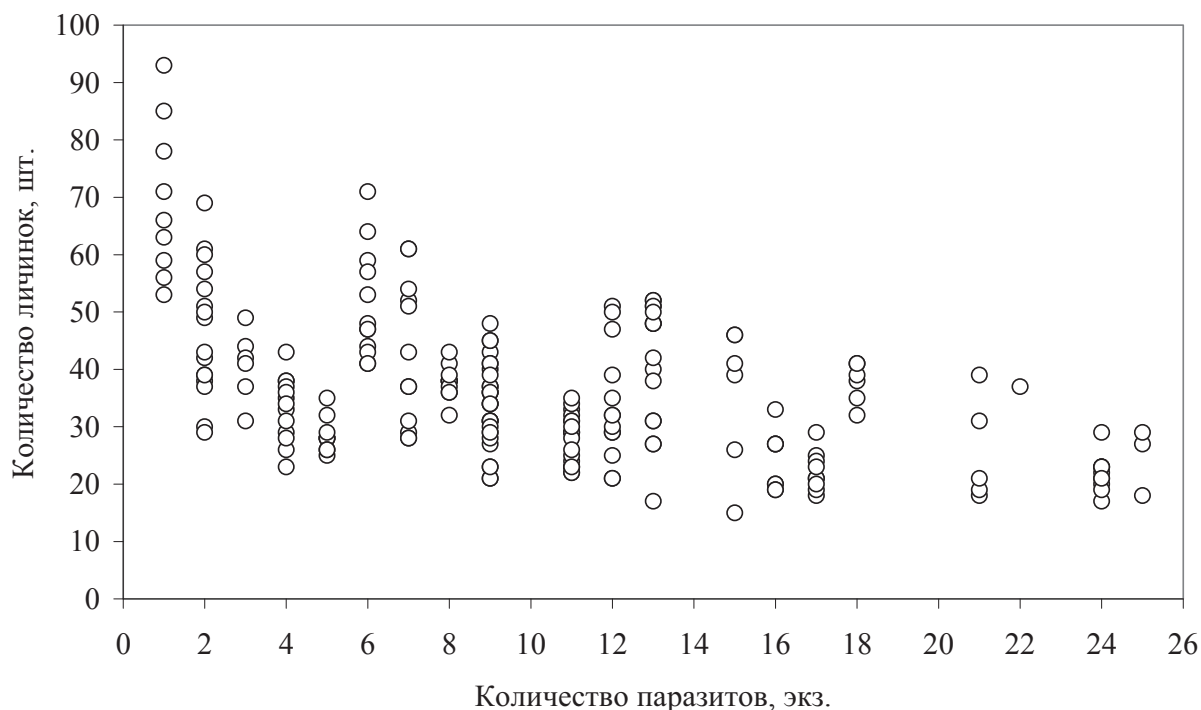


Рис. 2. Изменчивость плодовитости самок *Cosmocerca ornata* в 2, 3-летних особях озерных лягушек в зависимости от количества паразитов в хозяине

Таблица 4. Плодовитость *Cosmocerca ornata* в самцах и самках озерных лягушек

Пол хозяина	n, экз.	май–октябрь		n, экз.	май, июнь	
		X±m _x	min–max		X±m _x	min–max
Самки	108	37.1±1.2	18–85	36	37.3±2.0	18–71
Самцы	104	36.2±1.4	17–93	31	31.3±1.7	19–57

Изучение плодовитости самок нематод из хоз-язев разных фенотипов показало, что показатели максимального и минимального числа личинок, а также средней плодовитости *C. ornata* находятся на одном уровне: у лягушек морфы *striata* 15–91 шт.; 36.3±1.2, а у амфибий фена *non-striata* 16–93 шт.; 35.0±0.9. Статистически достоверных различий в значениях среднего числа личинок у паразитов из полосатых и бесполосых амфибий не выявлено ($P > 0.05$).

Изучение сезонных изменений плодовитости *C. ornata* показало, что самки нематод с личинками в матке зарегистрированы в период май–октябрь; максимальный показатель плодовитости отмечен в июле, наименьшее количество личинок у самок нематод зафиксировано в июне и сентябре (табл. 5). В показателе средней пло-

довитости самок *C. ornata* от их размеров, которую мы обнаружили в данном исследовании (табл. 1), характерна для большинства видов нематод и других паразитов [2, 11, 15, 16, 19, 23, 35–37, 39, 40].

Ключевым фактором, определяющим размер тела самок нематод и, соответственно, их плодовитость является время созревания паразитов в хозяине (время между заражением и началом репродукции) [30]. Чем дольше паразиты находятся в хозяине, тем крупнее их размеры [8], и, соответственно, тем больше ресурсов для успешной репродукции они накопят.

Обнаруженное нами влияние количества нематод в кишечнике хозяина на их плодовитость неоднократно отмечалось в других исследованиях [11, 25, 27, 39]. Эти данные могут свидетельствовать о внутривидовой конкуренции гельминтов

Таблица 5. Сезонные изменения плодовитости *Cosmocerca ornata* из озерных лягушек (май–октябрь 2010 г.)

Месяц	t, °C	Плодовитость, шт.	
		X±m _x	min–max
Май	14.6	37.3±2.6	23–61
Июнь	19.3	33.8±1.6	18–71
Июль	23.9	40.8±1.7	26–93
Август	22.8	35.9±1.9	21–85
Сентябрь	16.2	31.1±3.0	17–64
Октябрь	9.1	41.7±2.5	21–67

Примечание: t – среднемесячная температура воды

довитости за этот период наблюдаются два пика: в июле (41.7±2.5) и октябре (40.8±1.7). Значимые различия плодовитости самок *C. ornata* в теплый период года отмечены для июня и июля ($P < 0.01$), июля и августа ($P < 0.05$), сентября и октября ($P < 0.05$). Отличия плодовитости самок паразита в мае и июне, августе и сентябре статистически недостоверны ($P > 0.05$).

Дисперсионный анализ, проведенный нами для выяснения роли температуры воды (в период май–октябрь) на плодовитость *C. ornata*, показал, что температура воды статистически достоверно ($P > 0.99$) влияет на развитие и созревание личинок в самках нематод, находящихся в амфибиях ($F_{\phi} = 31.49 > F_{cr} = 3.02$ при $P < 0.01$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Ранее установлено, что успешность воспроизводства у нематод тесно связана с размерами тела самок паразитов: чем крупнее самки, тем больше их плодовитость [31, 35, 38]. Зависимость пло-

довитости самок *C. ornata* от их размеров, которую мы обнаружили в данном исследовании (табл. 1), характерна для большинства видов нематод и других паразитов [2, 11, 15, 16, 19, 23, 35–37, 39, 40].

Ключевым фактором, определяющим размер тела самок нематод и, соответственно, их плодовитость является время созревания паразитов в хозяине (время между заражением и началом репродукции) [30]. Чем дольше паразиты находятся в хозяине, тем крупнее их размеры [8], и, соответственно, тем больше ресурсов для успешной репродукции они накопят.

Обнаруженное нами влияние количества нематод в кишечнике хозяина на их плодовитость неоднократно отмечалось в других исследованиях [11, 25, 27, 39]. Эти данные могут свидетельствовать о внутривидовой конкуренции гельминтов

за пространственную и трофическую нишу, ограниченную размерами кишечника амфибии. Вероятно, при низкой зараженности амфибий нематодами конкуренция снижается, и отмечается высокий уровень плодовитости самок *C. ornata*, а при увеличении плотности гемипопуляции соперничество за пространство и пищу усиливается, что приводит к снижению плодовитости (табл. 2).

В то же время наблюдаемая индивидуальная изменчивость плодовитости *C. ornata* при одном и том же количестве нематод в амфибиях (рис. 1), как и при одинаковых размерах самок нематод (рис. 2) вероятно связана, с одной стороны, с тем, что изученные нами самки нематод приступали к отрождению личинок не одновременно, в результате чего наблюдаются разные показатели плодовитости паразитов. С другой стороны, здесь могли оказать влияние биотические и абиотические факторы среды, такие как биохимические особенности организма каждого хозяина, размерная структура (при анализе количества нематод в

кишечнике) и плотность (при изучении влияния размеров *C. ornata*) адултной гемипопуляции нематод, температура окружающей среды и др.

Анализ плодовитости *C. ornata* из лягушек разного возраста показал, что с возрастом хозяина происходит снижение показателя средней плодовитости самок нематод (табл. 3). Во-первых, это может быть связано с разной плотностью гемипопуляции *C. ornata* в отдельных размерно-возрастных группах амфибий, во-вторых, с различиями в размерах паразитов из этих групп лягушек. Ранее проведенное исследование распределения *C. ornata* в субпопуляциях земноводных разного возраста выявило низкую зараженность сеголетков и высокие показатели инвазии нематодами 2, 3-летних амфибий [10, 12]. Изучение же размерной структуры гемипопуляции *C. ornata* из озерных лягушек разного возраста показало, что наибольшая длина тела нематод зарегистрирована в сеголетках амфибий (7.87 мм). С возрастом хозяина отмечено уменьшение размеров самок *C. ornata*, и наименьшая длина тела нематод зафиксирована в 2, 3-летних лягушках [8]. Подобные результаты были получены при изучении плодовитости нематод *Trichostrongylus retortaeformis* (Zeder, 1809) в кроликах [25]. Авторы обнаружили, что длина самок паразитов, как и их плодовитость, снижались с возрастом хозяина.

Исследование плодовитости *C. ornata* в озерных лягушек разного пола, выявило, что пол хозяина оказывает влияние на плодовитость самок нематод только в период размножения — в мае, июне (табл. 4). По-видимому, физиологические и биохимические изменения, происходящие в организме самок и самцов амфибий перед периодом размножения и во время него [24, 29, 34] оказывают существенное влияние на репродуктивный процесс *C. ornata* и определяют разный уровень плодовитости нематод в самцах и самках озерных лягушек.

Несмотря на то, что существуют определенные различия в физиологии, экологии и поведении озерных лягушек морф *striata* и *non-striata* [6, 14, 20, 32], фенотип хозяина не оказывает влияния на плодовитость *C. ornata*.

Отрождение личинок самками *C. ornata* происходит в наиболее благоприятный для популяций, как паразита, так и хозяина, теплый период года (май–октябрь). Основным фактором сезонных изменений плодовитости *C. ornata* является температура окружающей среды (воды), которая определяет темпы роста и развития нематод, а соответственно и продолжительность жизни паразитов в хозяине. Так, низкая температура воды замедляет созревание нематод, что приводит к увеличению срока пребывания паразита в хозяине, повышение температуры — к уменьшению времени нахождения в амфибиях. На изменение плодовитости гельминтов в разные сезоны года указывается в ряде работ [1, 3, 7, 11, 18], где

большинство авторов отмечают определяющее влияние температуры окружающей среды (в частности, воды) на уровень плодовитости паразитов.

Весной и осенью при низкой температуре воды другим ключевым фактором, влияющим на развитие личинок нематод и их отрождение самками *C. ornata*, является поведенческая терморегуляция амфибий [28, 29, 41]. Вследствие этого, отрождение личинок начинается в первой половине мая и продолжается до конца октября.

Относительно большая плодовитость *C. ornata* в мае (по сравнению с июнем) связана с тем, что весной адултная гемипопуляция нематод состоит только из крупных паразитов прошлогодней генерации. А у крупных самок отмечается высокий уровень плодовитости (см. выше).

Одной из возможных причин, обуславливающих низкую плодовитость *C. ornata* в июне, является пол хозяина. В то время как у самок озерных лягушек в этом месяце в гемипопуляции *C. ornata* встречаются паразиты как весенних, так и прошлогодней генераций, в самцах амфибий гемипопуляция нематод представлена исключительно гельминтами новых генераций [8]. Таким образом, в целом гемипопуляция *C. ornata* в июне представлена большей частью паразитами новых весенних генераций, имеющих более мелкие размеры. С другой стороны, на плодовитость *C. ornata* в июне может оказывать влияние относительно низкая температура воды, учитывая тот факт, что во время процесса размножения амфибии большую часть времени проводят в воде [28, 29, 41].

Максимальный показатель плодовитости нематод, отмеченный в июле, объясняется, прежде всего, высокой температурой воды в этом месяце (табл. 5), которая оказывает значимое влияние на развитие личинок в матке самок нематод и их последующее отрождение. Кроме того, в этом месяце личинок отрождают, главным образом, самки нематод поступившие в популяцию хозяев в июне. Эти самки *C. ornata* отличаются крупными размерами. Ранее полученные нами результаты по размерной структуре гемипопуляции *C. ornata* подтверждают эти данные [8].

С августа происходит достоверное снижение плодовитости *C. ornata*, связанное с тем, что достигшая в июле максимальных значений температура воды сохраняется и в августе (табл. 5), вследствие чего сроки нахождения паразитов в амфибиях сокращаются: процессы созревания нематод, отрождения личинок самками *C. ornata* 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 *C. ornata*, поступившие в амфибий не только в июле, но и в августе. Кроме того, в августе уже не отмечены самки нематод таких крупных размеров как в июне, июле [8].

В сентябре темп созревания личинок в самках *C. ornata* уменьшается, что обусловлено снижением температуры воды (табл. 5). Уровень плодовитости нематод падает. Продолжительность нахождения паразитов в амфибиях увеличивается, идет накопление нематод в хозяевах, в результате чего в октябре нами отмечены самые крупные самки *C. ornata* по сравнению с паразитами весенне-летних генераций [8]. В результате в октябре отмечен максимальный уровень плодовитости нематод (табл. 5). Перед уходом амфибий на зимовку к концу октября все самки *C. ornata* успевают отродить личинок.

Полученные нами результаты показали, что основным фактором, влияющим на плодовитость *C. ornata* in vivo, является температура окружающей среды, определяющая размеры самок нематод. Чем крупнее самки *C. ornata*, тем выше их плодовитость. Плодовитость нематод зависит от числа паразитов в кишечнике хозяина. При увеличении плотности адультиной гемипопуляции *C. ornata*, плодовитость нематод снижается.

На плодовитость самок *C. ornata* оказывает влияние биологическая структура популяции хозяина. Так, с возрастом хозяина происходит снижение показателя средней плодовитости нематод, что обусловлено увеличением плотности адультиной гемипопуляции *C. ornata* и, соответственно, снижением средних размеров паразитов в старших возрастных группах амфибий. Пол озерных лягушек оказывает влияние на плодовитость находящихся в них нематод только в период размножения амфибий (май, июнь). В этот период плодовитость *C. ornata* в самцах амфибий достоверно ниже, чем в самках. Изучение плодовитости нематод в озерных лягушках разных фенотипов различий не выявило. Сезонные различия в показателях плодовитости *C. ornata* обусловлены разными темпами роста и созревания паразитов, которые регулируются температурным фактором. Установлено, что на плодовитость нематод достоверно влияет температура воды. Кроме того, на плодовитость *C. ornata* оказывают влияние существующие сезонные различия в экологии и физиологии земноводных, особенно в период размножения.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Байсарова З.Т. Плодовитость *Trichocephalus ovis* в организме мелкого рогатого скота // Российский паразитологический журн. 2014. № 3. С. 12–14.
2. Балданова Д.Р. Плодовитость скребней рода *Echinorhynchus* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) озера Байкал // Паразитология. 2000. Т. 34. Вып. 2. С. 150–153.
3. Биттиров А.М., Арипшева Б.М., Канокова А.С. Плодовитость самок *Oxuris equi* у лошадей в условиях Кабардино-Балкарской республики // Российский паразитологический журн. 2010. № 3. С. 27–29.
4. Дубинина М.Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник Зоол. института АН СССР. 1950. Т. 12. С. 300–350.
5. Евланов И.А. Изменчивость плодовитости трематоды *Bunodera lucioperca* (Trematoda, Bunoderidae) из рыб Саратовского водохранилища // Зоологический журн. 1994. Т. 73. Вып. 12. С. 5–8.
6. Иценко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.
7. Кашковский В.В. Сезонные изменения возрастной структуры популяции *Dactylogyrus amphibotrium* (Monogenea, Dactylogyridae) // Паразитология. 1982. Т. 16. Вып. 1. С. 35–40.
8. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Изменчивость размерной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) из озерных лягушек и определяющие ее факторы // Паразитология. 2015. Т. 49. Вып. 2. С. 104–118.
9. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Влияние зимовки озерной лягушки на репродуктивную структуру гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) // Паразитология. 2016. Т. 50. Вып. 1. С. 21–39.
10. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Анализ распределения *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста // Биология внутренних вод. 2016. № 3. С. 93–102.
11. Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А., Евланов И.А. Плодовитость нематоды *Thomix neorulchra* (Nematoda, Capillariidae) из летучих мышей рода *Myotis* (Chiroptera: Vespertilionidae) // Паразитология. 2011. Т. 45. Вып. 1. С. 19–25.
12. Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. Динамика заражения озерных лягушек нематодой *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) в зависимости от пола и возраста хозяина // Эколог. сб. 5: труды молодых ученых Поволжья / Под ред. С.А. Сенатора, О.В. Мухортовой и С.В. Саксонова. Тольятти: ИЭВБ РАН, Кассандра, 2015. С. 152–156.
13. Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
14. Леденцов А.В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 18 с.
15. Пронин Н.М., Тимошенко Т.М., Санжиева С.Д. Динамика яйцепродукции и плодовитость цестоды *Diphyllobotrium dendriticum* (Cestoda, Pseudophyllidae) // Паразитология. 1989. Т. 23. Вып. 2. С. 146–152.
16. Серов В.Г. Плодовитость скребня *Acanthocephalus lucii* (Echinorhynchidae) // Паразитология. 1984. Т. 18. Вып. 4. С. 280–284.
17. Терентьев В.П. Характер географической изменчивости зеленых лягушек // Тр. Петергофского биологического института Ленинградского гос. университета. 1962. Т. 19. С. 98–121.
18. Тютин А.В. К изучению плодовитости марит *Bunodera lucioperca* (Trematoda, Bunoderidae) // Паразитология. 2001. 35. Вып. 5. С. 436–442.
19. Цейтлин Д.Г. О потенциальной плодовитости нематоды *Camallanus lacustris* (Camallanidae) // Паразитология // 1987. Т. 21. Вып. 4. С. 589–591.
20. Шварц С.С., Иценко В.Г. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отделение биологическое. 1968. Т. 73. № 3. С. 127–134.
21. Шигин А.А. К вопросу о плодовитости гельминтов

- // Паразитические черви домашних и диких животных. Владивосток, 1968. С. 328–333.
22. Щупак Е.Л. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информационные материалы Института экологии растений и животных РАН. 1977. Свердловск. С. 36.
 23. Anderson R.M., May R.M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes // Journ. Animal Ecology. 1978. Vol. 47. P. 219–247.
 24. Carr J.A. Stress and reproduction in amphibians // Hormones and reproduction of vertebrates. Academic Press. 2010. № 1. P. 99–116.
 25. Chylinski C., Boag B., Stear M.J., Cattadori I.M. Effects of host characteristics and parasite intensity on growth and fecundity of *Trichostrongylus retortaeformis* infections in rabbits // Parasitology. 2009. Vol. 136. P. 117–123.
 26. Crompton D.W.T., Keymer A.E., Walters D.W., Arnold S.E., Marrs R.W. Factors influencing the fecundity of *Moniliformis moniliformis* (Acanthocephala): constant dose and varied diet // Journ. Zoology. 1988. Vol. 214. № 2. P. 221–234.
 27. Das G., Gauly M. Density related effects on lifetime fecundity of *Heterakis gallinarum* in chickens // Parasites & Vectors. 2014. Vol. 7. № 1. P. 334–342.
 28. Duellman W.E., Trueb L. Biology of amphibians. The Johns Hopkins University. 1994. 670 pp.
 29. Feder M.E., Burggren W.W. (eds). Environmental physiology of the amphibians. The University of Chicago Press. 1992. 646 pp.
 30. Gemill A.W., Skorping A., Read A.F. Optimal timing of first reproduction in parasitic nematodes // Journ. of Evolutionary Biology. 1999. Vol. 12. P. 1148–1156.
 31. Harvey P.H., Keymer A.E. Comparing life histories using phylogenies // Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 1991. Vol. 332. P. 31–39.
 32. Hoffman E.A., Blouin M.S. A review of color and pattern polymorphisms in anurans // Biological Journ. of the Linnean Society. 2002. Vol. 70. № 4. P. 633–665.
 33. Koprivnikar J., Randhawa H.S. Benefits of fidelity: does host specialization impact nematode parasite life history and fecundity? // Parasitology. 2013. Vol. 140. № 5. P. 587–597.
 34. Lees E., Bass L. Sex hormones as a possible factor influencing the level of parasitization in frogs // Nature. 1960. Vol. 188. P. 1207–1208.
 35. Morand S. Life-history traits in parasitic nematodes: a comparative approach for the search of invariants // Functional Ecology. 1996. Vol. 10. P. 210–218.
 36. Rossin M.A., Poulin R., Timi J.T., Malizia A.I. Causes of inter-individual variation in reproductive strategies of the parasitic nematode *Graphidioides subterraneus* // Parasitology Research. 2005. Vol. 96. P. 335–339.
 37. Rowea A., McMaster K., Emerya D., Sangsterb N. *Haemonchus contortus* infection in sheep: Parasite fecundity correlates with worm size and host lymphocyte counts // Veterinary Parasitology. 2008. Vol. 153. № 3–4. P. 285–293.
 38. Skorping A., Read A.F., Keymer A.E. Life history covariation in intestinal nematodes of mammals // Oikos. 1991. Vol. 60. P. 365–372.
 39. Tompkins D.M., Hudson P.J. Regulation of nematode fecundity in the ring-necked pheasant (*Phasianus colchicus*): not just density dependence // Parasitology. 1999. Vol. 118. № 4. P. 417–423.
 40. Trouve S., Morand S. Evolution of parasites' fecundity // International Journ. Parasitology. 1998. Vol. 28. P. 1817–1819.
 41. Wells K.D. The ecology and behavior of amphibians. The University of Chicago Press. 2010. 1400 pp.

**FECUNDITY OF *COSMOCERCA ORNATA* (NEMATODA: COSMOCERCIDAE) —
PARASITE OF MARSH FROGS *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (ANURA: RANIDAE) IN VIVO**

© 2016 N.Y. Kirillova, A.A. Kirillov

Institute of Ecology of Volga Basin of RAS, Togliatti

Fecundity of the *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) females from marsh frogs was studied in vivo. The main factor influencing the nematodes fecundity in utero, is the environmental (ambient) temperature, which is known to determine the body size of the *C. ornata* females. The significant influence of the water temperature on fecundity of nematodes was reliably established. The dependence of the *C. ornata* fecundity on the female body size and the number of nematodes in the intestine of the host was revealed. The larger *C. ornata* females had the higher fecundity. Nematodes fecundity was reduced with the increasing of the adult *C. ornata* hemipopulation density. Significant differences in the nematode fecundity depending on the age and sex of the host and the season (May–October) were observed. With the increase of the age of the host, average nematode fecundity index decreases due to the growing density of the adult *C. ornata* hemipopulation and the according reduction of average body size of the parasites in the older age groups of amphibians. Sex of the marsh frogs affects nematode fecundity only during the breeding season of amphibians (May and June). During this period the *C. ornata* fecundity in frog males is significantly lower than in females. Seasonal differences of the *C. ornata* fecundity are determined by the different rates of growth and maturation of the nematodes, which in turn are regulated by the temperature factor, and seasonal differences in the ecology and physiology of amphibians (especially during the breeding season). The study of nematode fecundity in marsh frogs of the both striata and non-striata phenotypes showed no differences.

Keywords: nematodes, *Cosmocerca ornata* females, fecundity, marsh frog, Samarskaya Luka.

Nadezhda Kirillova, Candidate of Biology, Senior Research Fellow at the Laboratory of Population Ecology.

E-mail: parasitolog@yandex.ru

Alexander Kirillov, Candidate of Biology, Senior Research Fellow at the Laboratory of Population Ecology.

E-mail: parasitolog@yandex.ru