

**РЕПРОДУКТИВНАЯ СТРУКТУРА ГЕМИПОПУЛЯЦИИ
COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE)
В ОЗЁРНЫХ ЛЯГУШКАХ – *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)
(ANURA: RANIDAE) РАЗНОГО ФЕНОТИПА**

Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

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

Поступила в редакцию 19.04.2015 г.

Изучена репродуктивная структура *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) в озёрных лягушках (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) фенотипов *striata* и *non-striata*. Различия в физиологии, экологии и поведении «полосатых» и «бесполосых» амфибий оказывают определенное влияние на интенсивность процессов поступления и созревания *C. ornata* в лягушках разных фенотипов. Анализ возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata* выявил более продолжительный период поступления нематод, а также более быстрое развитие и созревание паразитов у «бесполосых» амфибий. В формировании репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata* и поддержании их численности участвуют как «полосатые», так и «бесполосые» лягушки, но основная роль в этом процессе принадлежит особям фенотипа *non-striata*.

Ключевые слова: нематоды, *Cosmocerca ornata*, гемипопуляция, *Pelophylax ridibundus*, фенотип, *striata*, *non-striata*, Самарская Лука.

ВВЕДЕНИЕ

Бесхвостые амфибии обладают выраженным полиморфизмом по особенностям окраски туловища. У большого числа видов бесхвостых амфибий встречаются особи с дорсомедиальной полосой (фен «*striata*») (Терентьев, 1962; Щупак, 1977; Ищенко, 1978; Лада, 1990; Moriya, 1952; Berger, Smielowski, 1982; Hoffman, Blouin, 2000 и др.). Фены – элементарные, дискретные вариации признаков и свойств организма, отражающие определенные черты генотипа. Фены могут иметь непосредственное адаптивное значение, но чаще косвенное, так как они тесно связаны с важными биологическими признаками или свойствами организмов (Яблоков, 1980; Яблоков, Ларина, 1985). Вследствие разных генотипов наблюдается дифференциальная восприимчивость хозяев к заражению паразитами (Андронов и др., 1999; Сафьянова, 2001; Иешко и др., 2003; Симчук, 2008). По мнению Т. Дж. Литтла и Д. Эберта (Little, Ebert, 1999), связь между генотипом хозяев и их заражённостью может быть связана с генетической изменчивостью устойчивости животных к паразитам.

В литературе имеются сведения о физиологических и поведенческих различиях между ам-

фибиями разных фенотипов. Так, лягушки морфы *striata* более чувствительны к «заморным» явлениям, у них более высокие энергоёмкость (Шварц, Ищенко, 1968; Вершинин, 1997, 2008), засухоустойчивость и миграционная способность по сравнению с «бесполосыми» амфибиями (Ищенко, 1978). Для полосатых лягушек отмечен более высокий уровень обменных процессов, содержания гемоглобина в крови (Добринский, Малафеев, 1974; Рункова, 1975; Вершинин, Вершинина, 2013), более раннее половое созревание и меньшая продолжительность жизни (Леденцов, 1990; Вершинин, 1997; Ishchenko, 1994). Лягушки морфы *striata* (одного возраста с «бесполосыми») позднее вступают в размножение (Щупак, 1973; Ищенко, Щупак, 1975). Распределение «полосатых» и «бесполосых» лягушек связывают с особенностями стадий обитания – наличием водно-воздушной растительности, а также скорости течения (Лада, 1990). Амфибии морфы *striata* заселяют хорошо прогреваемые мелководные участки, обильно заросшие воздушно-водной растительностью, а «бесполосые» лягушки держатся на глубоководных участках с крутыми берегами (Ганеев, 1981).

Рядом автором отмечено, что амфибии разных фенотипов неодинаково восприимчивы к от-

дельным видам гельминтов (Калабеков, Бигулов, 1983; Калабеков, Кибизова, 1987; Лебединский, 1994; Лебединский, Голубева, 1990; Минеева, 2006).

Цель нашего исследования – изучение репродуктивной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) в озёрных лягушках *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) разных фенотипов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования формирования репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata* в озёрных лягушках разных морф проводилось с апреля 2010 г. по апрель 2011 г. на базе стационара ИЭВБ РАН «Кольцовский» (Мордовинская пойма Саратовского водохранилища).

Отлов амфибий производился каждые 10 дней из протоки Студёнка (53°10' с.ш., 49°26' в.д.). В зимний период амфибии отбирались из садков (в которые они были помещены нами в конце октября) из-под льда в том же водоёме. В тёплый период года температура воды измерялась в 10 стационарных точках протоки каждый день; в зимний период – во время взятия проб.

При изучении влияния внутривидового полиморфизма озёрных лягушек на структуру гемипопуляции нематод исследовались амфибии двух фенотипов: *striata* (полосатый) и *non-striata* (бесполосый) (Герентьев, 1962; Шварц, Ищенко, 1968; Щупак, 1977; Ищенко, 1978; Файзулин, 2013 и др.). Были отобраны лягушки возраста 2 и более лет размерами 51 – 115 мм (Дубинина, 1950): 180 особей морфы *striata*, 193 – морфы *non-striata*. Всего из амфибий собрано 1025 экз. *C. ornata* (966 самок, 59 самцов). Нами выделены 5 возрастных групп у самок нематод и 2 – у самцов (Кириллова, Кириллов, 2014). В работе нами рассматривается структура адульта группировки гемипопуляции *C. ornata*.

Для характеристики заражённости озёрных лягушек нематодами использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, экз.) инвазии, индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Сравнение заражённости амфибий разных фенотипов и оценку достоверности различий между встречаемостью нематод отдельных возрастных групп в хозяевах выполняли с использованием критерия Манна – Уитни (*U*). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 7.0, Microsoft Excel 2003.

Для характеристики заражённости озёрных лягушек нематодами использовали общепринятые в паразитологии показатели: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, экз.) инвазии, индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Сравнение заражённости амфибий разных фенотипов и оценку достоверности различий между встречаемостью нематод отдельных возрастных групп в хозяевах выполняли с использованием критерия Манна – Уитни (*U*). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 7.0, Microsoft Excel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Заражённость озёрных лягушек разного фенотипа *C. ornata*

Нематоды *C. ornata* встречаются у озёрных лягушек обоих фенотипов круглогодично, а показатели заражения земноводных паразитами в течение всего года претерпевают определённые изменения. Динамика заражённости амфибий морф *striata* и *non-striata* *C. ornata* представлены в табл. 1.

Сравнение средних показателей заражения «полосатых» и «бесполосых» лягушек *C. ornata* в период активности земноводных (май – ок-

Таблица 1

Заражённость амфибий разных фенотипов *Cosmocerca ornata* в течение года (апрель 2010 – апрель 2011 г.)

| Месяц | t_{cp} | Амфибии морфы <i>striata</i> | | | | Амфибии морфы <i>non-striata</i> | | | |
|----------|----------|------------------------------|-----------|----------|----------|----------------------------------|-----------|----------|----------|
| | | <i>N</i> | ЭИ, % | ИИ, экз. | ИО, экз. | <i>N</i> | ЭИ, % | ИИ, экз. | ИО, экз. |
| Апрель | 7.7 | 12 | 16.7±11.2 | 1 – 4 | 0.4±0.3 | 11 | 27.3±14.1 | 1 – 9 | 1.2±0.8 |
| Май | 14.6 | 15 | 53.3±13.3 | 1 – 26 | 5.2±2.1 | 17 | 64.7±11.9 | 1 – 15 | 4.0±1.2 |
| Июнь | 19.3 | 18 | 88.9±7.6 | 1 – 26 | 7.0±1.9 | 15 | 73.3±11.8 | 1 – 18 | 5.5±1.6 |
| Июль | 23.9 | 15 | 66.7±12.6 | 1 – 21 | 4.0±1.4 | 23 | 91.3±6.0 | 1 – 16 | 5.7±1.0 |
| Август | 22.8 | 15 | 60.0±13.1 | 1 – 18 | 4.3±1.6 | 11 | 81.8±12.2 | 1 – 22 | 7.0±2.2 |
| Сентябрь | 16.2 | 19 | 52.6±11.8 | 1 – 11 | 2.0±0.7 | 20 | 80.0±9.2 | 1 – 24 | 4.1±1.2 |
| Октябрь | 9.1 | 15 | 40.0±13.1 | 1 – 9 | 1.9±0.8 | 21 | 66.7±10.5 | 1 – 12 | 3.1±0.9 |
| Ноябрь | 5.4 | 15 | 33.3±12.6 | 1 – 8 | 0.9±0.5 | 12 | 41.7±14.9 | 1 – 10 | 2.1±1.0 |
| Декабрь | 4.2 | 10 | 20.0±13.3 | 3 | 0.6±0.4 | 13 | 38.5±12.6 | 1 – 10 | 1.5±0.9 |
| Январь | 4.2 | 11 | 18.2±12.2 | 1 – 7 | 0.7±0.6 | 15 | 33.3±12.6 | 1 – 8 | 0.9±0.5 |
| Февраль | 4.2 | 14 | 14.3±9.7 | 1 | 0.1±0.1 | 10 | 30.0±15.3 | 1 – 3 | 0.5±0.3 |
| Март | 4.2 | 10 | 10.0±10.0 | 1 | 0.1±0.1 | 10 | 20.0±13.3 | 1 – 2 | 0.3±0.2 |
| Апрель | 6.8 | 11 | 9.0±9.0 | 1 | 0.1±0.1 | 13 | 15.4±10.4 | 4 – 7 | 0.9±0.6 |

Примечание. t_{cp} – среднемесячная температура воды, *N* – количество исследованных амфибий.

тябрь) по критерию Манна – Уитни выявило достоверные различия инвазии амфибий разных морф нематодами как по показателю экстенсивности заражения ($U = 4369.0$, $p = 0.02$), так и по индексу обилия гельминтов ($U = 4310.0$, $p = 0.04$). Заражённость озёрных лягушек фенотипа non-striata оказалась выше, чем «полосатых» амфибий – ЭИ = $76.6 \pm 4.1\%$; ИО = 4.7 ± 0.5 экз. и $60.8 \pm 5.0\%$; 4.1 ± 0.6 экз. соответственно. Следует отметить, что за весь исследуемый период (апрель 2010 – апрель 2011 г.) 58.0% собранных нематод от общей численности *C. ornata* сосредоточено в «бесполосых» амфибиях.

Статистический анализ при парном сравнении заражённости лягушек разных фенотипов в отдельные месяцы значимых различий не выявил ($p > 0.05$). У амфибий обоих морф зафиксирована общая тенденция изменения заражённости *C. ornata* по сезонам года. Начиная с весны (май) наблюдается увеличение показателей инвазии, которые достигают своих максимумов в летние месяцы (см. табл. 1). Температурный режим летнего периода оптимален для роста, развития адультиных нематод в организме хозяина и их свободноживущих личинок в водной среде. Пик заражения «полосатых» лягушек *C. ornata* приходится на июнь, а у «бесполосых» амфибий – на июль (см. табл. 1). Этот факт, вероятно, связан с различиями в физиологии и поведении озёрных лягушек разных морф, которые могут определять неодинаковые сроки периода размножения «полосатых» и «бесполосых» амфибий.

Осенью наблюдается снижение показателей заражения лягушек обоих фенотипов нематодами, которое продолжается в течение всей зимовки земноводных (см. табл. 1). В осенний период снижение температуры воды приводит к замедлению процесса поступления *C. ornata* в популяцию лягушек, а затем и к полной его остановке (табл. 2). Своего минимума показатели инвазии (как у полосатых, так и у бесполосых амфибий) достигают в конце зимовки – в начале апреля (см. табл. 1), что обусловлено отсутствием заражения в зимний период и элиминацией старых особей паразитов. Об отмирании старых особей *C. ornata* свидетельствует статистически достоверное уменьшение средних размеров тела нематод к концу зимовки (Кириллов, Кириллова, 2015). В целом сезонные изменения заражённости озёрных лягушек *C. ornata* следуют за динамикой температуры воды. Так, в период октябрь – апрель заражение амфибий *C. ornata* не происходит из-за низкой температуры воды,

влияющей на активность и подвижность свободноживущих личинок нематод. Только со второй половины мая, когда водоём прогревается (см. табл. 1), становится возможным заражение лягушек *C. ornata*.

Репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata*

В репродуктивной структуре гемипопуляции *C. ornata* самки всегда доминируют над самцами. Самцы нематод если встречаются, то только по одному в одной особи хозяина. За период май – октябрь доля самцов от всех обнаруженных нематод в амфибиях морфы striata составила 4.1%, а у морфы non-striata – 5.7%. Соотношение полов у *C. ornata* в разных фенотипических группах озёрных лягушек в среднем составляет: у «полосатых» амфибий – 23.6:1, у «бесполосых» – 16.4:1. Вероятно, низкая численность самцов *C. ornata* связана с их элиминацией после копуляции. Ряд авторов отмечают у других видов нематод отмирание взрослых самцов после размножения (Евланов, 1995; Тарасовская, Сыздыкова, 2008; Тарасовская, 2009).

Совместная встречаемость половозрелых самок и самцов *C. ornata*, определяющая воспроизводительную способность у раздельнополых гельминтов, у озёрных лягушек разных фенотипов неодинакова¹. Процент одновременной встречаемости зрелых самок и самцов *C. ornata* высок у амфибий морфы non-striata – 80.5%, у «полосатых» лягушек – 69.5%. Различия в совместной встречаемости самок и самцов нематод у озёрных лягушек разных морф статистически недостоверны ($p > 0.05$).

58.4% (278 из 476 экз.) от общей численности самок *C. ornata*, зарегистрированных у «бесполосых» амфибий в период май – октябрь относятся к III – V возрастным группам. У «полосатых» лягушек – 45.8% (173 из 378 экз.). Сравнение отдельных фенотипических групп лягушек по встречаемости зрелых самок показало значимые различия ($U = 78596.0$, $p = 0.02$).

Тогда как встречаемость оплодотворенных самок (с яйцами в матке) выше у амфибий морфы striata – 25.9% (98 самок) по сравнению с «бесполосыми» лягушками – 13.9% (66 самок).

¹ Под совместной встречаемостью половозрелых самок и самцов *C. ornata* мы понимаем наличие в одном хозяине самок II – V групп и самцов II группы. Также нами учитывались самки нематод II – V групп, находящиеся в одном хозяине без самцов.

Таблица 2

Встречаемость возрастных групп самок *Cosmocerca ornata* в озёрных лягушках разных фенотипов, %
(апрель – ноябрь 2010 г.)

| Месяц | Амфибии морфы <i>striata</i> | | | | | | Амфибии морфы <i>non-striata</i> | | | | | |
|----------|------------------------------|------|------|------|------|------|----------------------------------|------|------|------|------|------|
| | <i>n</i> | I | II | III | IV | V | <i>n</i> | I | II | III | IV | V |
| Апрель | 4 | 0 | 0 | 0 | 100 | 0 | 13 | 0 | 0 | 0 | 30.8 | 69.2 |
| Май | 76 | 63.2 | 0 | 0 | 11.8 | 25.0 | 62 | 27.4 | 0 | 0 | 0 | 72.6 |
| Июнь | 120 | 24.2 | 15.8 | 19.2 | 0 | 40.8 | 78 | 29.5 | 15.4 | 20.5 | 0 | 34.6 |
| Июль | 59 | 27.1 | 28.8 | 37.3 | 6.8 | 0 | 127 | 48.0 | 10.2 | 34.2 | 7.1 | 0 |
| Август | 64 | 21.9 | 39.1 | 25.0 | 14.1 | 0 | 73 | 31.5 | 27.4 | 32.9 | 8.2 | 0 |
| Сентябрь | 32 | 0 | 9.4 | 37.5 | 53.1 | 0 | 77 | 10.4 | 6.5 | 77.9 | 5.2 | 0 |
| Октябрь | 27 | 0 | 0 | 0 | 100 | 0 | 59 | 0 | 3.4 | 40.7 | 55.9 | 0 |
| Ноябрь | 10 | 0 | 0 | 0 | 100 | 0 | 24 | 0 | 0 | 0 | 100 | 0 |

Примечание. *n* – количество собранных паразитов.

Различия во встречаемости оплодотворенных самок *C. ornata* в амфибиях статистически достоверны ($U = 79303.0, p = 0.03$).

Встречаемость ювенильных самок в амфибиях морф *striata* и *non-striata* находится на одном уровне – 28.3% (107 нематод) и 27.7% (132 нематод) соответственно. Различия во встречаемости самок I возрастной группы у лягушек разных морф статистически недостоверны ($p > 0.05$). Это свидетельствует о том, что поступление *C. ornata* в амфибий разных морф в период активности земноводных происходит в среднем с одинаковой интенсивностью. В то же время, судя по встречаемости зрелых самок нематод в лягушках разных морф, можно сделать вывод, что в амфибиях морфы *non-striata* процессы развития личинок в самках *C. ornata* и отрождения ими личинок осуществляется быстрее. Это может быть связано как с особенностями поведения амфибий разных фенотипов (предпочтение микростадий, время пребывания на суше), так и с различиями в физиологии «полосатых» и «бесполосых» лягушек. Вероятно, физиологические особенности организма амфибий морфы *striata* (высокие уровни метаболизма, содержания гемоглобина в крови и др.) обуславливают замедленные процессы развития и созревания нематод.

Среди амфибий обоих фенотипов встречаются особи, в которых зарегистрированы только самки или только самцы *C. ornata* I или II возрастных групп. Относительно выше встречаемость нематод одного пола у «полосатых» лягушек – 17.0%; у «бесполосых» – 12.2%. Амфибии, в которых были зарегистрированы только самки или только самцы нематод, вероятно, выполняют роль элиминаторов, поскольку находящиеся в них паразиты могут не участвовать в

процессе воспроизводства. Различия во встречаемости в лягушках разных фенотипов только самок или только самцов нематод статистически недостоверны ($p > 0.05$).

Высокий процент совместной встречаемости зрелых самок и самцов, большая встречаемость зрелых самок, а также меньшая заражённость амфибий морфы *non-striata* паразитами одного пола свидетельствуют о том, что «бесполосые» лягушки вносят основной вклад в формирование репродуктивной структуры гемипопуляции *C. ornata*.

Динамика возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata*

Анализ встречаемости отдельных возрастных групп *C. ornata* в отдельные сезоны года позволяет выявить особенности процессов поступления и созревания нематод в озёрных лягушках разных фенотипов.

После выхода лягушек из зимовки (середина апреля) гемипопуляция *C. ornata* в особях морфы *striata* представлена только самками IV (см. табл. 2) и единичными самцами II возрастных групп. У «бесполосых» амфибий в апреле, кроме самок IV и самцов II групп, отмечены самки V группы, в матке которых содержатся яйца (см. табл. 2). Этот факт может свидетельствовать о том, что лягушки морфы *non-striata* раньше полосатых амфибий выходят с зимовки и начинают прогреваться на солнце, в результате чего перезимовавшие в них нематоды раньше вступают в процесс размножения. У амфибий морфы *striata* самки V группы начинают встречаться только в мае, в то время как у «бесполосых» лягушек в этот период регистрируются уже

самки *C. ornata*, у которых в яйцах находятся развитые личинки.

Поступление новых генераций *C. ornata* в амфибий обоих фенотипов начинается не сразу после выхода их с зимовки (середина апреля) в связи с низкой температурой воды. Ювенильные нематоды (I возрастная группа) отмечены лишь в конце мая (см. табл. 2), что связано, прежде всего, с действием температурного фактора (см. табл. 1). Низкая температура воды в апреле, начале мая негативно влияет на развитие и подвижность свободноживущих личинок *C. ornata*. С конца мая и до начала июля структура гемипопуляции *C. ornata* характеризуется наличием прошлогодней и новых генераций нематод (см. табл. 2). Поступление нематод в лягушек обоих морф осуществляется в течение всего периода активной жизнедеятельности амфибий. Для озёрных лягушек разных фенотипов установлена неодинаковая продолжительность поступления *C. ornata*. У особей морфы *striata* поступление паразитов продолжается до сентября, а у «бесполосых» амфибии – до октября (см. табл. 2). Таким образом, процесс поступления у «бесполосых» амфибий более продолжительный, чем у «полосатых» лягушек. Вероятно, в осенний период амфибии морфы *striata* больше проводят времени на суше (по сравнению с особями *non-striata*) и, следовательно, меньше контактируют с водой, где происходит заражение нематодами.

У «полосатых» лягушек наибольшая встречаемость ювенильных самок нематод отмечена в мае, у «бесполосых» амфибий – в июле (см. табл. 2). В июне у особей морфы *striata* доля самок *C. ornata* I возрастной группы сокращается (у «бесполосых» амфибий остается на прежнем уровне). В то же время начинают встречаться паразиты II и III возрастов, что свидетельствует о созревании нематод как прошлогодней (осенней), так и новых (весенне-летних) генераций. Доля паразитов V возрастной группы в этот месяц минимальна у амфибии обоих фенотипов. Это говорит о происходящей элиминации особей прошлогодней генерации. Начиная с июля структура гемипопуляции *C. ornata* в лягушках обоих морф характеризуется наличием только новых (весенне-летних) генераций паразитов (см. табл. 2).

У «полосатых» амфибий в июле – августе отмечены самки и самцы нематод всех возрастных групп. У «бесполосых» лягушек этот период более продолжителен – июль – сентябрь. Встречаемость же самок *C. ornata* разного воз-

раста в лягушках морф *striata* и *non-striata* неодинакова, что обусловлено разными темпами поступления и созревания нематод. Так, в июле, августе у «полосатых» амфибий в структуре гемипопуляции *C. ornata* высока доля самок II и III возрастных групп. У «бесполосых» лягушек в этот период доминируют самки нематод I и III возрастов (см. табл. 2).

В сентябре в гемипопуляции *C. ornata* у «бесполосых» амфибий отмечено значительное снижение доли ювенильных самок с одновременным повышением доли нематод III возраста (см. табл. 2). У лягушек морфы *striata* в это время уже не регистрируются паразиты I возрастной группы (что свидетельствует об остановке процесса поступления), а доля нематод III и IV групп возрастает (см. табл. 2). Начиная с октября у «полосатых» амфибий отмечаются исключительно самки нематод IV и самцы II стадий. У лягушек морфы *non-striata* поступление *C. ornata* прекращается только в октябре. В этом месяце в бесполосых амфибиях встречаются самки нематод II, III и IV групп, но к концу октября все самки *C. ornata* отрождают личинок. Процессы развития и созревания адультиных нематод в озёрных лягушках, которые мы наблюдаем ранней весной и поздней осенью при низкой температуре воды, становятся возможными благодаря поведенческой терморегуляции амфибий (Bradford, 1984; Brattstrom, 1979; Duellman, Trueb, 1994), за счет которой температура тела лягушек может быть выше температуры окружающей среды на 3 – 10°C (Hutchison, Duprle, 1992; Lillywhite, 1970).

Начиная с ноября и до конца зимовки структура адультиной группировки гемипопуляции *C. ornata* в амфибиях обоих фенотипов характеризуется наличием только самок IV (см. табл. 2) и самцов II возрастных групп.

Таким образом, результаты нашего исследования могут свидетельствовать о том, что у озёрных лягушек морфы *striata* период активности сокращен: весной они позже «бесполосых» амфибий выходят с зимовки и осенью раньше последних уходят на зимовку.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ зараженности озёрных лягушек разных фенотипов *C. ornata* показал, что в формировании репродуктивной структуры гемипопуляции нематод и поддержании их численности участвуют как «полосатые», так и «бесполосые» амфибий, но основная роль в этом процессе принадлежит лягушкам морфы *non-striata*.

Наши исследования показали, что репродуктивная структура гемипопуляции *C. ornata* в озёрных лягушках разных морф характеризуется рядом отличий, связанными с неодинаковыми сроками поступления и различными темпами созревания нематод. Изучение возрастной структуры гемипопуляции *C. ornata* выявило более продолжительный период поступления нематод, а также более быстрое развитие и созревание паразитов у «бесполосых» амфибий.

Таким образом, фенотипическая структура популяции озёрных лягушек оказывает определенное влияние на интенсивность процессов поступления и созревания *C. ornata*, обусловленное различиями в физиологии, экологии и поведении «полосатых» и «бесполосых» лягушек, особенно выраженными в весенний и осенний периоды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андронов Е. Е., Румянцева М. Л., Сагуленко В. В., Симаров Б. В. 1999. Влияние растения-хозяина на генетическое разнообразие природных популяций *Sinorhizobium meliloti* // Генетика. Т. 35, № 10. С. 1358 – 1366.
- Вершинин В. Л. 1997. Экологические особенности популяций амфибий урбанизированных территорий : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург. 47 с.
- Вершинин В. Л. 2008. Морфа Striata у представителей рода Rana (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общей биологии. Т. 69, № 1. С. 65 – 71.
- Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. 2013. Физиологическое сходство морф, обусловленных гомологичными аллелями, у представителей семейства Ranidae // Успехи современной биологии. Т. 133, № 5. С. 495 – 501.
- Ганев И. Г. 1981. О некоторых аспектах экологии и полиморфизма рисунка озерной лягушки на северо-востоке ареала // Вопросы герпетологии : автореф. докл. 5-й Всесоюз. герпетол. конф. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние. С. 34 – 35.
- Добринский Л. Н., Малафеев Ю. М. 1974. Методика изучения интенсивности выделения углекислого газа мелкими пойкилотермными животными с помощью оптико-акустического газоанализатора // Экология. № 1. С. 73 – 78.
- Дубинина М. Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитол. сб. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 12. С. 300 – 350.
- Евланов И. А. 1995. Репродуктивная структура группировок паразитической нематоды *Camallanus truncatus* и факторы, определяющие её изменение // Паразитология. Т. 29, № 5. С. 417 – 423.
- Ищенко В. Г. 1978. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М. : Наука. 148 с.
- Ищенко В. Г., Щупак Е. Л. 1975. Экологическая регуляция генетического состава популяции малоазиатской лягушки *Rana macrocnemis* Boul // Экология. № 2. С. 54 – 64.
- Иешко Е. П., Высоцкая Р. У., Евсеева Н. В., Харин В. Н., Спектор Е. Н. 2003. Сравнительная характеристика ферментных профилей паразита *Schistocephalus solidus* и его хозяина – колюшки *Gasterosteus aculeatus* // Проблемы современной паразитологии : материалы междунар. науч. конф. и III съезда Паразитол. о-ва при РАН / Зоол. ин-т РАН. СПб. С. 174 – 175.
- Калабеков А. Л., Бигулов А. Т. 1983. Предварительные данные о зараженности гельминтами разных фенотипов малоазиатской лягушки // Фауна и экология животных северных склонов Центр. Кавказа. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та. С. 14 – 18.
- Калабеков А. Л., Кибизова Т. К. 1987. Анализ зараженности малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul, 1885) трематодой *Haplometra breviccaeca* (Timon-David, 1962) // Фауна и экология животных Кавказа. Орджоникидзе : Изд-во Сев.-Осет. гос. ун-та. С. 9 – 14.
- Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. 2014. Распределение *Cosmocerca ornata* (Nematoda : Cosmoceridae) в озерных лягушках разного пола // Современная герпетология. Т. 14, вып. 3/4. С. 110 – 118.
- Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю. 2015. Изменчивость размерной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda : Cosmoceridae) в озерных лягушках и определяющие ее факторы // Паразитология. Т. 49, вып. 2. С. 104 – 118.
- Лада Г. А. 1990. О генетическом полиморфизме озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в Центральном Черноземье // Фенетика природных популяций : материалы IV Всесоюз. совещ. М. : Изд-во АН СССР. С. 151 – 152.
- Лебединский А. А. 1994. Гельминтофауна озерных лягушек в условиях антропогенного воздействия и связь инвазии с их полиморфизмом // Животные в природных экосистемах. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. пед. ун-та. С. 25 – 32.
- Лебединский А. А., Голубева Т. Б. 1990. Полиморфизм и нематодная инвазия травяных лягушек в условиях антропогенного воздействия // Экологические исследования устойчивости и продуктивности популяций. Н. Новгород : Изд-во Нижегород. гос. ун-та. С. 4 – 12.
- Леденцов А. В. 1990. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск. 18 с.
- Минева О. В. 2006. Особенности динамики заражения озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) некоторыми видами гельминтов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. М. 18 с.
- Рункова Г. Г. 1975. Опыт применения некоторых методов математического планирования эксперимента в эколого-биологических исследованиях //

- Математическое планирование эксперимента в биологических исследованиях. Свердловск : Изд-во УНЦ АН СССР. Вып. 97. С. 18 – 104.
- Сафьянова В. М. 2001. Популяционная структура вида у агамных простейших на примере *Leishmania* // Изв. АН. Сер. биол. № 2. С. 149 – 156.
- Симчук А. П. 2008. Влияние генотипа кормового растения на изменчивость приспособительно важных признаков личинок в генотипических классах зеленой дубовой листовертки // Генетика. Т. 44, № 4. С. 488 – 495.
- Тарасовская Н. Е. 2009. Соотношение полов у паразитических нематод и механизмы его формирования // Вестн. Казах. нац. ун-та. Сер. биол. Т. 1, № 40. С. 58 – 62.
- Тарасовская Н. Е., Сыздыкова Г. К. 2008. Изучение межвидовых отношений гельминтов грызунов путем соотношения полов и морфометрического анализа // Проблемы сохранения и изучения культурного и природного наследия Прииртышья : материалы междунар. науч.-практ. конф. Павлодар : Изд-во Павлодар. гос. пед. ин-та. Т. 2. С. 212 – 217.
- Терентьев В. П. 1962. Характер географической изменчивости зеленых лягушек // Тр. Петергоф. биол. ин-та Ленинград. гос. ун-та. Т. 19. С. 98 – 121.
- Файзулин А. И., Зарипова Ф. Ф., Хусаинова И. М. 2013. Особенности полиморфизма по признаку *striata* в популяциях озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura, Amphibia) Республики Башкортостан // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 15, № 3(1). С. 452 – 458.
- Шварц С. С., Иценко В. Г. 1968. Динамика генетического состава популяций остромордой лягушки // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 73, № 3. С. 127 – 134.
- Щупак Е. Л. 1973. Экспериментальное изучение экологической структуры популяции остромордой лягушки // Экология. № 1. С. 97 – 99.
- Щупак Е. Л. 1977. Наследование спинной полосы особями остромордой лягушки // Информ. материалы Ин-та экологии растений и животных УФАИ СССР : отчет. сессия зоол. лабораторий. Свердловск. С. 36.
- Яблоков А. В. 1980. Фенетика. Эволюция, популяция, признак. М. : Наука, 135 с.
- Яблоков А. В., Ларина Н. И. 1985. Введение в фенетику популяций. М. : Высш. шк. 159 с.
- Berger L., Smielowski J. 1982. Inheritance of vertebral stripe in *Rana ridibunda* Pall. (Amphibia, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 3. P. 145 – 151.
- Bradford D. F. 1984. Temperature modulation in a high elevation amphibian *Rana muscosa* // Copeia. № 4. P. 966 – 976.
- Brattstrom B. H. 1979. Amphibian temperature regulation studies in the field and laboratory // Amer. Zool. Vol. 19. P. 345 – 356.
- Duellman W. E., Trueb L. 1994. Biology of amphibians. Baltimore : The Johns Hopkins University Press. 670 p.
- Hoffman E. A., Blouin M. S. 2000. A review of color and pattern polymorphisms in anurans // Biol. J. of Linnean Society. Vol. 70, № 4. P. 633 – 665.
- Hutchison V. H., Duprle R. K. 1992. Thermoregulation // Physiology of amphibians / eds. M. E. Feder, W. W. Burggren. Chicago : The University of Chicago Press. P. 207 – 215.
- Ishchenko V. G. 1994. Ecological mechanism determining stability of color polymorphism in the population of moor frog *Rana arvalis* // Rus. J. Herpetol. Vol. 1, № 2. P. 117 – 120.
- Lillywhite H. B. 1970. Behavioural thermoregulation in the bullfrog *Rana catesbeiana* // Copeia. № 1. P. 158 – 168.
- Little T. J., Ebert D. 1999. Associations between parasitism and host genotype in natural populations of *Daphnia* (Crustacea : Cladocera) // J. Animal Ecol. Vol. 68, № 1. P. 134 – 149.
- Moriya K. 1952. Genetical studies of the pond frog, *Rana nigromaculata*. 1. Two types of *Rana nigromaculata nigromaculata* found in Takata district // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B. Div. 1. Vol. 13. Art. 19. P. 189 – 197.

Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов

**REPRODUCTIVE STRUCTURE OF A HEMIPOPULATION
OF COSMOCERCA ORNATA (NEMATODA: COSMOCERCIDAE)
IN MARSH FROGS *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771)
(ANURA: RANIDAE) OF SEVERAL PHENOTYPES**

N. Yu. Kirillova and A. A. Kirillov

*Institute of Ecology of the Volga River Basin, Russian Academy of Sciences
10 Komzin Str., Togliatti 445003, Russia
E-mail: parasitolog@yandex.ru*

The reproductive structure of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) in marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)) of both the striata and non-striata phenotypes was studied. Distinctions in the physiology, ecology and behavior of striped and unstriped amphibians have certain influence on the intensity of processes of the host infestation and maturing of *C. ornata* in frogs of different phenotypes. Analysis of the age structure of the *C. ornata* hemipopulation has revealed a longer period of nematode infestation and faster parasite development and maturing rates in unstriped amphibians. Both striped and unstriped frogs take part in the formation of the reproductive structure of the *C. ornata* hemipopulation and maintenance of their numbers, but the basic role in this process belongs to individuals of the non-striata phenotype.

Key words: nematodes, *Cosmocerca ornata*, hemipopulation, *Pelophylax ridibundus*, phenotype, striata, non-striata, Samarskaya Luka.