

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ПАРАЗИТА АМФИБИЙ НЕМАТОДЫ *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae)

© 2021 г. Н. Ю. Кириллова^а, А. А. Кириллов^{а, *}

^аСамарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, Институт экологии Волжского бассейна Российской академии наук, Тольятти, Россия

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.06.2020 г.

После доработки 29.07.2020 г.

Принята к публикации 21.10.2020 г.

Впервые изучен жизненный цикл паразита амфибий нематоды *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845). Проведено экспериментальное заражение сеголетков озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* инвазионными личинками *Cosmocerca ornata*. Изучены стадии развития паразитов в организме хозяина. Установлено, что заражение амфибий инвазионными личинками (III возраст) нематод происходит в приповерхностном слое воды путем проникновения паразитов через глаза на конъюнктиву под нижнее веко, где личинки претерпевают третью и четвертую линьки. Затем паразиты мигрируют в ротоглоточную полость и по пищеварительному тракту к месту постоянной локализации — задней трети кишечника. Приведены описания и оригинальные рисунки личинок III и IV возрастов, личинок в стадиях линек и половозрелых особей *C. ornata*. Стадии развития нематод диагностировали по размерам тела, расположению полового зачатка, формирующимся наружным половым органам. Пол нематод можно определить на стадии третьей линьки. Половозрелые особи отличаются от личинок наличием вульвы у самок и спикул у самцов. Выявлены сроки отдельных стадий развития *C. ornata* и общая продолжительность жизни паразита в хозяине. Установлено влияние температуры окружающей среды на период развития нематод в амфибиях.

Ключевые слова: *Cosmocerca ornata*, цикл развития, личинки, половозрелые нематоды, сеголетки озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus*, экспериментальное заражение

DOI: 10.31857/S0320965221020078

ВВЕДЕНИЕ

Нематода *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) паразитирует у широкого круга бесхвостых и хвостатых амфибий, пресмыкающихся и распространена в Палеарктике повсеместно. Основными хозяевами служат бесхвостые земноводные (Anderson, 2000; Yildirimhan et al., 2009; Dusen et al., 2010). Цикл развития *C. ornata* до настоящего времени не был изучен. Развитие паразита, как и других представителей сем. Cosmocercidae, осуществляется прямым путем без участия промежуточных хозяев (Anderson, 2000).

Популяция *C. ornata* состоит из ларвальной гемипопуляции (личинки I–III возрастов), находящейся во внешней (водной) среде, и гемипопуляции паразитов в амфибиях, которая делится на ларвальную (личинки III и IV возраста) и адультную (половозрелые самцы и самки) группировки (Кириллов, Кириллова, 2016).

Ранее нами экспериментально изучен личиночный этап развития свободноживущих личинок *C. ornata* (Кириллова, Кириллов, 2015). Уста-

новлено, что у этого вида развитие личинок происходит по открытому типу, при котором из яйца выходит личинка I возраста (Шульц, Гвоздев, 1970). Развитие личинок *C. ornata* до инвазионной стадии (III возраст) протекает в водной среде. Заражение амфибий паразитом происходит в воде, где инвазионные личинки *C. ornata* сохраняют жизнеспособность до месяца и более, не претерпевая последующих линек (Кириллова, Кириллов, 2015).

Цель работы — изучить стадии цикла развития нематоды *C. ornata* в организме хозяина — озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

С 13 июля по 14 сентября 2014 г. на базе стационара “Кольцовский” Института экологии Волжского бассейна РАН (пос. Мордово) проведено экспериментальное заражение 318 сеголетков озерных лягушек инвазионными личинками *C. ornata*. В эксперименте использовали инвази-

Таблица 1. Экстенсивность инвазии (ЭИ) и индекс обилия (ИО) *Cosmocerca ornata* в сеголетках озерной лягушки

Время эксперимента, сут	N	Личинки III–IV возрастов		Половозрелые нематоды		Общая зараженность	
		ЭИ, %	ИО	ЭИ, %	ИО	ЭИ, %	ИО
1	12	100	6.8 ± 1.3	0	0	100	6.8 ± 1.3
2	12	100	6.8 ± 0.8	0	0	100	6.8 ± 0.8
3	12	100	6.7 ± 0.5	0	0	100	6.7 ± 0.5
4	12	100	5.8 ± 0.6	0	0	100	5.8 ± 0.6
5	15	100	4.3 ± 0.4	13.3 ± 9.1	0.2 ± 0.1	100	4.5 ± 0.4
7	15	86.7 ± 9.1	3.3 ± 0.5	40.0 ± 13.1	1.2 ± 0.3	100	4.5 ± 0.4
9	12	66.7 ± 14.2	1.8 ± 0.6	83.3 ± 11.2	2.6 ± 0.5	100	4.3 ± 0.4
11	12	33.3 ± 14.2	0.4 ± 0.2	100	3.8 ± 0.3	100	4.2 ± 0.4
14	15	0	0	100	3.6 ± 0.3	100	3.6 ± 0.3
17	15	0	0	100	3.2 ± 0.3	100	3.2 ± 0.3
20	15	0	0	100	2.8 ± 0.3	100	2.8 ± 0.3
23	12	0	0	100	2.9 ± 0.3	100	2.9 ± 0.3
26	12	0	0	100	3.0 ± 0.3	100	3.0 ± 0.3
29	12	0	0	100	2.6 ± 0.3	100	2.6 ± 0.3
33	15	0	0	100	2.3 ± 0.2	100	2.3 ± 0.2
36	15	0	0	100	2.2 ± 0.2	100	2.2 ± 0.2
38	12	0	0	83.3 ± 11.2	2.1 ± 0.3	83.3 ± 11.2	2.1 ± 0.3
40	15	0	0	60.0 ± 13.1	1.1 ± 0.3	60.0 ± 13.1	1.1 ± 0.3
42	15	0	0	33.3 ± 12.6	0.5 ± 0.2	33.3 ± 12.6	0.5 ± 0.2
45	15	0	0	0	0	0	0

Примечание. Здесь и в табл. 3, 5: N – количество исследованных сеголетков амфибий.

онных личинок *C. ornata* III возраста, полученных в лабораторных условиях (Кириллова, Кириллов, 2015).

Для заражения брали стерильных (свободных от *C. ornata*) сеголетков, выращенных в лаборатории из головастиков, отловленных в протоке Студенка Мордовинской поймы Саратовского водохранилища (53°10' с.ш., 49°26' в.д.). Ранее нами установлено, что головастики неспособны заразиться *C. ornata* (Кириллова, Кириллов, 2015).

Сеголетков амфибий заражали личинками паразитов (по 5–7 экз. на каждого) с помощью стеклянной пастеровской пипетки перорально, периназально и перанально. Проведено шесть серий эксперимента (по две серии на каждый путь заражения) на 48 сеголетках (по восемь особей на серию). Вскрытие сеголетков проводили непосредственно после заражения спустя 1 и 2 ч. Проверена возможность естественного проникновения личинок нематод в хозяев. Для этого сеголетков лягушек помещали в отдельные емкости (по три особи) с личинками *C. ornata* III возраста (по 20 экз.). Экспериментальное заражение проводили в стеклянных емкостях объемом 0.1 л. Кроме того, проведены наблюдения за возможным перкутаным проникновением личинок нематод

при контакте с кожей сеголетков в воде. Для этого личинок нематод наносили в капле воды на кожу амфибий и наблюдали с помощью бинокля МБС-10.

При экспериментальном заражении изучено влияние температуры окружающей среды на поступление инвазионных личинок в хозяев и на сроки развития отдельных возрастных групп нематод. В лаборатории стационара среднесуточная температура воздуха в период наблюдений изменялась от 15 до 29°C. Температуру фиксировали 4 раза в сутки лабораторным термометром ЛТ-2. Первые вскрытия сеголетков проводили спустя 1 ч с момента посадки в емкости с личинками нематод, последующие – в течение 45 сут (табл. 1). Выполнено 10 серий эксперимента на 270 сеголетках (одна серия – в девяти емкостях по три сеголетка).

Разновозрастных личинок и половозрелых особей *C. ornata* изучали в живом состоянии на временных препаратах путем варьирования количества воды между предметным и покровным стеклами. Измерение паразитов проводили после их предварительного обездвиживания нагреванием в воде, при котором нематоды выпрямлялись.

Всего измерено 176 личинок и 150 половозрелых паразитов.

Прослежено развитие 455 личинок *S. ornata*: 148 личинок III возраста с момента заражения до линьки, 92 личинки III возраста на стадии линьки в IV (76 самок и 16 самцов), 92 личинки IV возраста (77 самок и 15 самцов) и 123 личинки IV возраста на стадии линьки в половозрелую особь (103 самки и 20 самцов). Развитие половозрелых нематод изучено на 404 самках *S. ornata*: 139 – I возрастной группы, 131 – II, 85 – III, 49 – IV, и на 54 самцах: 28 – I возрастной группы и 26 – II. Возрастные группы половозрелых паразитов устанавливали по степени развития их половой системы (Кириллов, Кириллова, 2016а).

Наблюдения за развитием паразитов проводили с помощью микроскопов МБС-10, МБИ-9 и цифровой камеры-окуляра DCM-300. Рисунки нематод выполнены с временных препаратов с использованием рисовального аппарата РА-7.

Для характеристики зараженности озерных лягушек нематодами использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии, встречаемость (ЭИ, %), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), индекс обилия гельминтов (ИО), ошибка среднего (m_x). Обработку данных проводили с использованием статистических программ. Для сравнения темпов поступления личинок нематод в хозяев и сроков развития отдельных возрастных групп нематод при разной среднесуточной температуре лабораторий использовали критерий Краскела–Уоллиса (H) и ранговый коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Различия считали достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пути инвазии хозяев *S. ornata*

Результаты эксперимента по заражению сеголетков перорально, перназально и перанально показали, что личинки нематод III возраста, поступившие в хозяина одним из перечисленных путей, не приживаются в сеголетках амфибий. Личинок *S. ornata* обнаруживали в ротовой полости, желудке и прямой кишке непосредственно после введения. В течение 1–2 ч от момента заражения сеголетки оказались свободными от нематод. Наблюдения за возможным перкутантным проникновением личинок *S. ornata* в сеголетков также показали отрицательный результат – личинки нематод при контакте с кожей амфибий в капле воды не пытались проникать через кожу.

При посадке сеголетков в емкости с водой, содержащей личинок III возраста, спустя 1 ч под нижним веком и мигательной перепонкой сеголетков обнаружены живые личинки нематод. Спустя 3 ч с момента посадки личинки *S. ornata* отсутствовали в воде. При вскрытии сеголетков

личинки найдены в глазах амфибий на конъюнктиве под нижним веком.

Описание личинок *S. ornata*

Личинка III возраста (рис. 1). Губы неразличимы. Стома вытянутая, узкая, без четкой границы с глоткой. Глотка тонкая, удлиненная; заканчивается колбовидным бульбусом. Нервное кольцо окружает глотку примерно на уровне ее середины. Вокруг глотки в области нервного кольца и несколько впереди от него хорошо заметны шесть–восемь образований – аркадные клетки. Хвост длинный, острый. Примерно на уровне середины тела просматривается компактный овальный половой зачаток. Пол личинок на данной стадии по морфологическим признакам не идентифицируется.

Личинка на стадии линьки III–IV (рис. 2). Губы слабо выражены. Стома укороченная, без четкой границы с глоткой. Число аркадных клеток сокращено до трех–четырех. Половой зачаток $\leq 1/8$ длины тела. На этой стадии развития личинки самок морфологически отличаются от самцов – они значительно крупнее самцов, половой зачаток расположен примерно на уровне середины длины тела (рис. 2а). У самцов половой зачаток расположен постэкваториально, ближе к хвостовому концу, внутри клоаки отмечено формирование рулька, спикулы не просматриваются (рис. 2б).

Личинка IV возраста (рис. 3). Рот с тремя губами. Глотка разделена на стому и бульбус. Аркадные клетки отсутствуют. Половой зачаток удлиненный, занимает $>1/8$ тела. У самок в средней части полового зачатка имеется уплотнение – зачаток вульвы (рис. 3а). У самцов в клоаке просматривается слабо склеротизированный рулек. Спикулы слабо различимы. Задняя часть полового зачатка не соединена с клоакой. Впереди клоаки хорошо видны формирующиеся кутикулярные бляшки, на хвостовом конце становятся заметными сосочки (рис. 3б).

Личинка на стадии линьки IV–adult (рис. 4). Строение переднего конца и глотки соответствует таковому личинок предыдущей стадии. У самок половой зачаток разделен на переднюю, среднюю и заднюю части. Удлинение полового зачатка происходит за счет передней и задней частей (рис. 4а). У самцов хорошо видны пять пар кутикулярных бляшек впереди клоаки и половые сосочки на хвостовом конце. В клоаке хорошо просматриваются склеротизированный рулек. Спикулы плохо видны. Имеется изгиб полового зачатка по направлению к заднему концу тела. Задняя часть полового зачатка соединена с клоакой (рис. 4б). Морфометрические характеристики личинок *S. ornata* приведены в табл. 2.

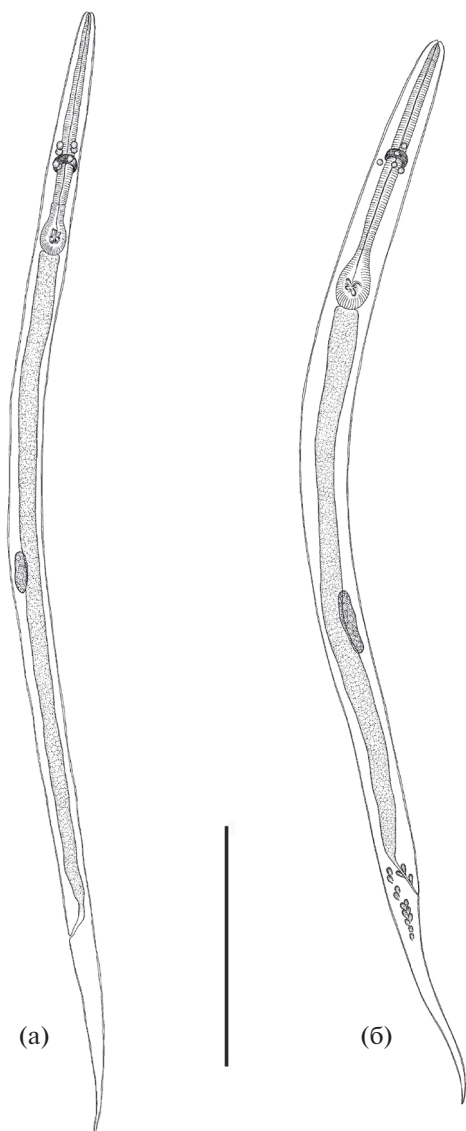


Рис. 1. Личинки *Cosmocerca ornata* III возраста: а – 1–2 ч с момента заражения, б – 1 сут с момента заражения. Масштаб: 0.2 мм.

Развитие личинок *C. ornata* в организме хозяина

При исследовании сеголетков в первые сутки с момента посадки в емкости с инвазионными личинками зарегистрировано их 100%-ное заражение живыми личинками *C. ornata* (табл. 1). Морфологически эти личинки не отличались от свободноживущих личинок III возраста¹. К концу первых суток увеличивается ширина личинок,

¹ Описание свободноживущих личинок приведено в работе Кирилловой, Кириллова (2015). Первые две линьки личинок *C. ornata* проходят в водной среде (Кириллова, Кириллов, 2015).

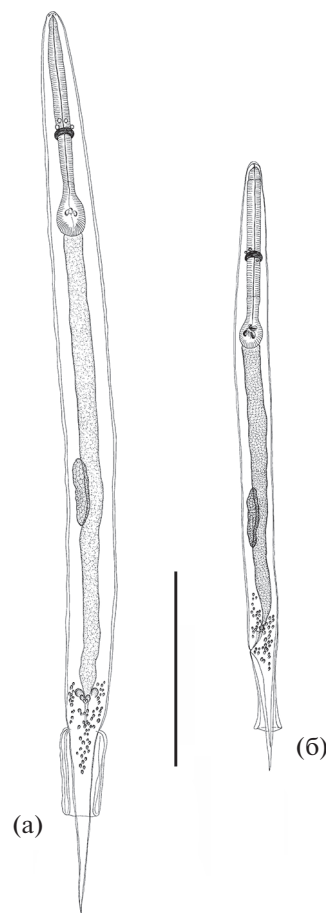


Рис. 2. Личинки *Cosmocerca ornata* на стадии линьки III–IV, 26 ч с момента заражения: а – самка, б – самец. Масштаб: 0.2 мм.

стома укорачивается, глотка удлиняется. Губы личинок слабо различимы. Половой зачаток увеличивается в три раза (рис. 1б). Число и размеры аркадных клеток вокруг глотки (в области нервного кольца) уменьшаются по сравнению с только что поступившими в амфибий (рис. 1а, 1б). Следует отметить, что одни личинки заметно короче других и у них сравнительно короткий хвостовой конец (будущие самцы); другие – значительно длиннее и у них более вытянут хвостовой конец (будущие самки).

Начиная со вторых суток от начала заражения (через 26 ч), в глазах лягушек зафиксирована третья линька личинок (рис. 2а, 2б). К концу вторых суток единично появляются личинки IV возраста (самцы и самки) (табл. 3, рис. 3а, 3б).

На третьи сутки заражаемость личинок на стадии третьей линьки достигает в сеголетках 100%, личинки III возраста присутствуют единично в глазах амфибий (табл. 3). Спустя 60 ч

Таблица 2. Морфометрическая характеристика (размеры, мм) личинок *Cosmosera ornata* III–IV возрастов

Показатель	III возраст (25 экз.)	Линька III в IV		IV возраст		Линька IV в adult	
		самки (35)	самцы (16)	самки (25)	самцы (15)	самки (40)	самцы (20)
Длина тела	0.60–1.01*	0.94–1.03	0.61–0.78	0.97–1.05	0.69–0.82	0.99–1.88	0.75–0.83
	0.811 ± 0.021**	0.977 ± 0.004	0.692 ± 0.011	1.012 ± 0.005	0.750 ± 0.008	1.090 ± 0.022	0.796 ± 0.005
Ширина тела	0.026–0.033	0.038–0.046	0.028–0.036	0.041–0.049	0.028–0.037	0.043–0.062	0.035–0.043
	0.0294 ± 0.0003	0.0410 ± 0.0004	0.0313 ± 0.0004	0.0430 ± 0.0004	0.0315 ± 0.0005	0.0512 ± 0.0010	0.0394 ± 0.0005
Длина стомы	0.010–0.110	0.012–0.015	0.011–0.013	0.013–0.015	0.011–0.013	0.014–0.018	0.012–0.014
	0.0132 ± 0.0020	0.0132 ± 0.0002	0.0115 ± 0.0001	0.0138 ± 0.0002	0.0122 ± 0.0002	0.0159 ± 0.0002	0.0131 ± 0.0002
Длина глотки	0.162–0.236	0.213–0.258	0.168–0.209	0.238–0.273	0.175–0.226	0.248–0.294	0.200–0.244
	0.203 ± 0.003	0.2314 ± 0.0021	0.1869 ± 0.0023	0.2580 ± 0.0022	0.2016 ± 0.0031	0.2738 ± 0.0024	0.2194 ± 0.0027
Ширина глотки	0.010–0.014	0.013–0.016	0.011–0.013	0.013–0.013	0.011–0.013	0.014–0.018	0.012–0.014
	0.0117 ± 0.0002	0.0141 ± 0.0002	0.0116 ± 0.0001	0.0150 ± 0.0003	0.0121 ± 0.0001	0.0160 ± 0.0002	0.0129 ± 0.0001
Длина бульбуса	0.038–0.056	0.041–0.074	0.041–0.055	0.065–0.083	0.048–0.066	0.074–0.094	0.058–0.083
	0.0444 ± 0.0008	0.0600 ± 0.0013	0.0480 ± 0.0009	0.0747 ± 0.0011	0.0543 ± 0.0011	0.0844 ± 0.0010	0.0692 ± 0.0017
Ширина бульбуса	0.019–0.028	0.027–0.033	0.021–0.029	0.027–0.036	0.025–0.032	0.030–0.038	0.028–0.034
	0.0267 ± 0.0038	0.0289 ± 0.0003	0.0240 ± 0.0006	0.0310 ± 0.0006	0.0288 ± 0.0004	0.0338 ± 0.0004	0.0303 ± 0.0003
Длина полового зачатка	0.026–0.079	0.067–0.116	0.051–0.094	0.185–0.252	0.113–0.150	0.262–0.319	0.208–0.251
	0.0478 ± 0.0021	0.0902 ± 0.0028	0.0724 ± 0.0028	0.2228 ± 0.0043	0.1322 ± 0.0020	0.2939 ± 0.0023	0.2326 ± 0.0023
Ширина полового зачатка	0.010–0.014	0.013–0.016	0.012–0.014	0.017–0.021	0.014–0.017	0.018–0.022	0.018–0.020
	0.0115 ± 0.0002	0.0143 ± 0.0002	0.0127 ± 0.0002	0.0186 ± 0.0002	0.0156 ± 0.0002	0.0200 ± 0.0002	0.0191 ± 0.0002
Длина руляка	–	–	0.020–0.030	–	0.043–0.052	–	0.062–0.069
	–	0.026 ± 0.001	0.026 ± 0.001	–	0.048 ± 0.001	–	0.064 ± 0.001
Длина спикул	–	–	–	–	0.031–0.039	–	0.044–0.052
	–	–	–	–	0.035 ± 0.001	–	0.049 ± 0.001
Длина хвоста	0.110–0.196	0.17–0.209	0.115–0.134	0.190–0.222	0.120–0.141	0.200–0.231	0.122–0.143
	0.1504 ± 0.0043	0.1928 ± 0.0016	0.1270 ± 0.0010	0.2057 ± 0.0021	0.1327 ± 0.0011	0.2160 ± 0.0016	0.134 ± 0.0014

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой – min–max, под чертой – среднее и его ошибка, в скобках – число исследованных личинок нематод.

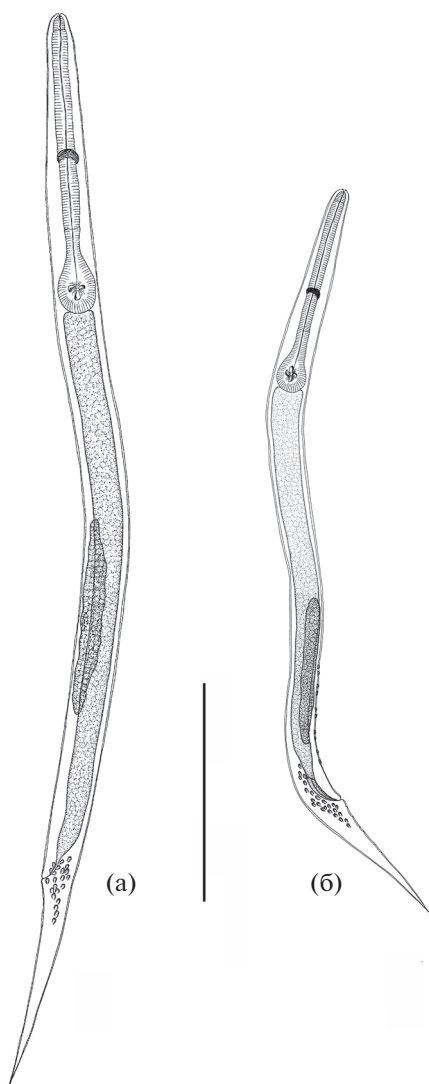


Рис. 3. Личинка *Cosmocerca ornata* IV возраста, в конце 2-х сут: а – самка, б – самец. Масштаб: 0.2 мм.

с момента заражения начинают встречаться личинки на стадии четвертой линьки (табл. 3). Эти личинки отличаются от личинок предыдущего возраста по форме и размерам полового зачатка (рис. 4а, 4б).

На 4–5-е сутки личинки стадии четвертой линьки обнаружены не только в глазах, но и в ротоглоточной полости и пищеводе лягушек. С этого времени постепенно снижается общий индекс обилия нематод в амфибиях, а в воде, в которой содержались сеголетки, единично отмечаются личинки этой стадии развития (табл. 1, 3). В глазах сеголетков еще присутствуют личинки *C. ornata* на стадии третьей линьки (табл. 3).

Начиная с 7-х суток, личинки III возраста (линяющие и не линяющие) в глазах сеголетков не об-

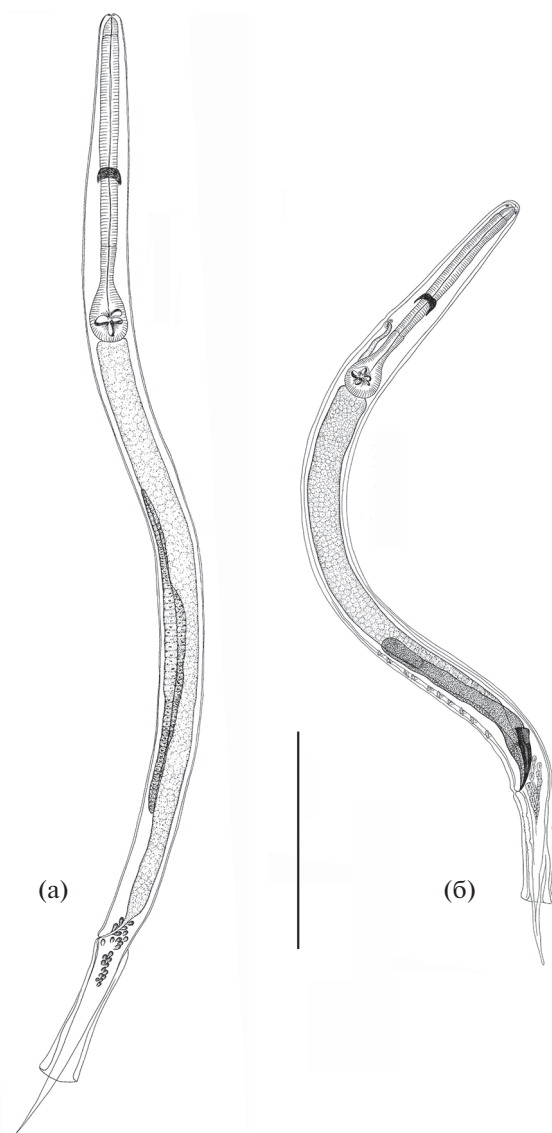


Рис. 4. Личинки *Cosmocerca ornata* на стадии линьки IV–adult, 60 ч с момента заражения: а – самка, б – самец. Масштаб: 0.2 мм.

наружены. В это время в амфибиях встречаемость личинок на стадии четвертой линьки достигает 100% (табл. 3). На 9-е сутки большая часть личинок этой стадии отмечена в ротоглоточной полости и пищеводе амфибий, единично – в глазах лягушек (табл. 3).

На 11-е сутки с момента заражения в глазах сеголетков личинки *C. ornata* не отмечаются, а в начале пищеварительного тракта лягушек регистрируются единично. На 14-е сут с момента заражения личинки *C. ornata* в сеголетках не регистрируются (табл. 1).

Таблица 3. Экспериментальные данные распределения личинок *Cotostrepsa ornata* III–IV возраста в сеголетках озерных лягушек

Время от начала заражения, сут	N	III возраст	Линька III в IV		IV возраст		Линька IV в adult	
			самки	самцы	самки	самцы	самки	самцы
1	12	$\frac{100.0(12)}{6.8 \pm 1.5(1-17)}$	0	0	0	0	0	0
2	12	$\frac{75.0 \pm 13.1(9)}{4.6 \pm 1.0(2-10)}$	$\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.6 \pm 0.3(1-3)}$	$\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.3 \pm 0.1(1)}$	$\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(2)}$	$\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	0	0
3	12	$\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.7 \pm 0.3(1-3)}$	$\frac{100.0(12)}{3.4 \pm 0.4(2-6)}$	$\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{0.6 \pm 0.2(1)}$	$\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{1.4 \pm 0.4(2-3)}$	$\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(1)}$	$\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$
4	12	$\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{1.1 \pm 0.5(2-6)}$	$\frac{33.3 \pm 14.2(4)}{0.3 \pm 0.1(1)}$	$\frac{91.7 \pm 8.3(11)}{2.6 \pm 0.4(1-4)}$	$\frac{50.0 \pm 15.1(6)}{0.5 \pm 0.2(1)}$	$\frac{41.7 \pm 14.9(5)}{0.8 \pm 0.3(1-3)}$	$\frac{16.7 \pm 11.3(2)}{0.2 \pm 0.1(1)}$
5	15	0	$\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.2 \pm 0.1(1-2)}$	$\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	$\frac{60.0 \pm 13.1(9)}{1.4 \pm 0.3(1-3)}$	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$	$\frac{80.0 \pm 10.7(12)}{1.9 \pm 0.4(1-4)}$	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$
7	15	0	0	0	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.4 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	$\frac{100(15)}{2.3 \pm 0.4(1-5)}$	$\frac{46.7 \pm 13.3(7)}{0.5 \pm 0.1(1)}$
9	12	0	0	0	0	0	$\frac{66.7 \pm 14.2(8)}{1.5 \pm 0.4(1-5)}$	$\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.1(1)}$
11	12	0	0	0	0	0	$\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$

Примечание. Здесь и в табл. 5: над чертой – количество зараженных паразитами сеголетков, %; в скобках – число сеголетков (экз.), в которых встречены нематоды; под чертой – индекс обилия гельминтов, в скобках – интенсивность инвазии сеголетков.

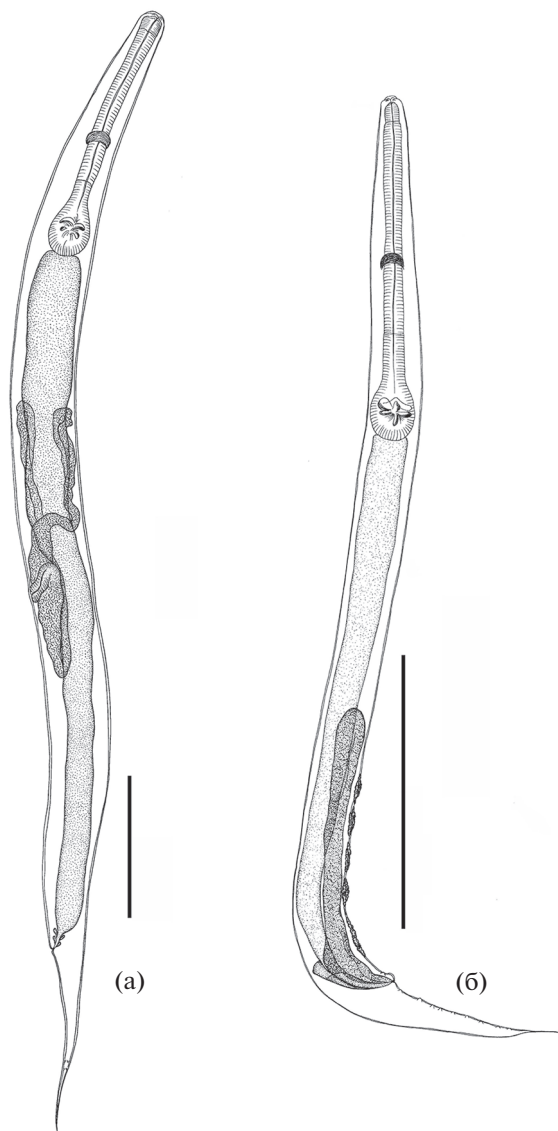


Рис. 5. Половозрелые *Cosmocerca ornata*, 5-е сут с момента заражения: а – самка, б – самец. Масштаб: 0,2 мм.

Описание половозрелых особей *C. ornata*²

Общая морфология (табл. 4). Вдоль всего тела кутикула с несколькими продольными рядами сосочков. Латеральные крылья начинаются несколько позади переднего конца, простираются вдоль всего тела и заканчиваются позади клоаки, не достигая кончика хвоста. Ротовое отверстие треугольное, рот с тремя губами. Глотка состоит из стомы и бульбуса. Позади бульбуса начинается кишечник. Экскреторное отверстие открывается на уровне или несколько впереди бульбуса. Нерв-

² Описание отдельных возрастных групп половозрелых нематод приведено в работе Кириллова, Кирилловой (2016b).

ное кольцо располагается примерно в средней части глотки.

Самец. Хвост всегда загнут вентрально, с игловидным отростком на конце. На вентральной и латеральной сторонах хвоста имеются сосочки. Впереди отверстия клоаки расположены в два продольных параллельных ряда 10 (по пять в каждом ряду) кутикулярных образований – бляшек, несколько смещенных по отношению друг к другу. От центра каждой бляшки кзади направлены шесть–восемь коротких выростов. Половая система самца представлена семенником, семяпроводом, семенным пузырьком, семяизвергательным каналом, рульком и спикулами. Рулек треугольной формы сильно склеротизирован; с расширенной проксимальной частью и конической дистальной. Спикулы рудиментарные, плохо просматриваются (рис. 5б).

Самка. Размеры тела больше, чем у самцов. Половая система продольная; включает парные яичник, яйцевод, семяприемник, матку и вагину с вульвой. Яичники располагаются в передней части тела, образуют несколько петель и извивов и не доходят до основания пищевода. Яйцеводы с округлыми семяприемниками, один из которых лежит в средней части тела, выше уровня вульвы; другой – в задней части. Передняя матка располагается на уровне вульвы и несколько выше нее; задняя матка простирается в заднюю часть тела позади уровня вульвы. В дистальной части обе матки сужаются и сливаются позади отверстия вульвы в короткий общий канал, который переходит в мышечную вагину. Вульва открывается примерно на уровне середины тела. Хвост шиловидно заостренный. На дистальной части хвоста имеются две пары рудиментарных шипиков (рис. 5а, рис. 6).

Развитие половозрелых особей *C. ornata*

К концу 5-х сут с момента заражения в последней трети кишечника (место постоянной локализации *C. ornata*) единично регистрировали половозрелых нематод I возрастной группы (самки и самцы) (табл. 5, рис. 5). Морфологически они отличаются от личинок последнего возраста наличием сформированных наружных половых органов (у самцов – спикул, у самок – вульвы) и развитой половой системой. Следует отметить, что самцы *C. ornata*, если они встречались в сеголетках, то только по одному в хозяине. Как и на III–IV личиночных стадиях – одновременно два и более самца нематод в одном сеголетке не были отмечены.

На 7–9-е сутки встречаемость половозрелых самок и самцов I возрастной группы в кишечнике лягушек возрастала (табл. 5, рис. 6а, 7а). На 11-е сут с момента заражения в кишечнике амфибий были отмечены половозрелые самки нематод

Таблица 4. Морфометрическая характеристика половозрелых самок и самцов *C. ornata*

Показатель, мм	Возраст самки				Возраст самца	
	I	II	III	IV	I	II
Длина тела	1.405–3.064	3.000–4.571	3.800–4.990	4.000–5.414	0.814–1.443	1.170–2.210
	2.157 ± 0.108	3.901 ± 0.085	4.385 ± 0.080	4.644 ± 0.102	1.077 ± 0.051	1.729 ± 0.071
Ширина тела	0.083–0.180	0.176–0.269	0.213–0.276	0.206–0.279	0.040–0.099	0.100–0.186
	0.127 ± 0.006	0.229 ± 0.005	0.247 ± 0.005	0.239 ± 0.005	0.072 ± 0.005	0.141 ± 0.005
Длина стомы	0.021–0.046	0.017–0.027	0.021–0.028	0.023–0.032	0.012–0.014	0.012–0.014
	0.032 ± 0.002	0.022 ± 0.001	0.031 ± 0.001	0.027 ± 0.001	0.0130 ± 0.0002	0.0130 ± 0.0002
Длина глотки	0.204–0.444	0.333–0.508	0.384–0.504	0.377–0.510	0.221–0.256	0.244–0.331
	0.313 ± 0.016	0.429 ± 0.009	0.443 ± 0.008	0.438 ± 0.010	0.240 ± 0.003	0.289 ± 0.006
Ширина глотки	0.022–0.049	0.031–0.047	0.039–0.051	0.041–0.056	0.013–0.016	0.016–0.021
	0.034 ± 0.002	0.040 ± 0.001	0.046 ± 0.001	0.049 ± 0.001	0.0150 ± 0.0003	0.0180 ± 0.0004
Длина бульбуса	0.070–0.153	0.104–0.148	0.135–0.177	0.132–0.179	0.077–0.100	0.089–0.115
	0.108 ± 0.005	0.134 ± 0.003	0.155 ± 0.003	0.154 ± 0.003	0.087 ± 0.002	0.092 ± 0.006
Ширина бульбуса	0.047–0.102	0.074–0.112	0.079–0.104	0.092–0.124	0.031–0.048	0.050–0.063
	0.072 ± 0.004	0.096 ± 0.002	0.108 ± 0.002	0.104 ± 0.002	0.039 ± 0.001	0.057 ± 0.001
Длина вагины	0.040–0.054	0.083–0.127	0.144–0.189	0.178–0.241	–	–
	0.044 ± 0.001	0.108 ± 0.002	0.166 ± 0.003	0.206 ± 0.005		
Длина матки	0.142–0.388	0.600–0.914	1.218–1.599	1.316–1.781	–	–
	0.267 ± 0.015	0.775 ± 0.018	1.406 ± 0.026	1.528 ± 0.033		
Длина яичников	0.400–1.091	1.818–2.770	2.715–3.564	2.740–3.708	–	–
	0.752 ± 0.042	2.364 ± 0.051	3.132 ± 0.057	3.182 ± 0.070		
Длина яйцеводов	0.088–0.266	0.652–0.994	0.826–1.085	0.952–1.289	–	–
	0.182 ± 0.010	0.848 ± 0.019	0.954 ± 0.018	1.106 ± 0.024		
Длина семяприемников	0.038–0.089	0.204–0.311	0.258–0.339	0.238–0.322	–	–
	0.062 ± 0.003	0.264 ± 0.006	0.298 ± 0.006	0.279 ± 0.006		
Ширина семяприемников	0.017–0.040	0.091–0.138	0.110–0.144	0.080–0.107	–	–
	0.027 ± 0.001	0.117 ± 0.003	0.127 ± 0.002	0.093 ± 0.002		
Расстояние от вульвы до ануса	0.468–1.021	0.923–1.406	1.545–2.028	1.695–2.294	–	–
	0.719 ± 0.036	1.201 ± 0.026	1.786 ± 0.033	1.968 ± 0.043		
Длина яиц	–	–	0.098–0.130	–	–	–
			0.114 ± 0.002			
Ширина яиц	–	–	0.063–0.084	–	–	–
			0.074 ± 0.001			
Длина рулька	–	–	–	–	0.063–0.079	0.075–0.086
					0.069 ± 0.001	0.081 ± 0.001
Длина спикул	–	–	–	–	0.051–0.062	0.055–0.069
					0.057 ± 0.001	0.061 ± 0.001
Длина хвоста	0.227–0.494	0.352–0.537	0.302–0.396	0.339–0.459	0.129–0.148	0.151–0.202
	0.350 ± 0.018	0.454 ± 0.011	0.337 ± 0.014	0.394 ± 0.009	0.138 ± 0.002	0.182 ± 0.003

Примечание. Число исследованных особей нематод каждой возрастной группы – 25 экз.



Рис. 6. Самки *Cosmocerca ornata* разного возраста (по: Кириллов, Кириллова, 2016): а – I возрастная группа, б – II возрастная группа, в – III возрастная группа, г – IV возрастная группа. Масштаб: 1.0 мм.

только I возрастной группы. Их встречаемость достигла 100%, среди самцов *C. ornata* появились особи II возрастной группы (табл. 5, рис. 7б).

На 14-е сут встречаемость самок I возрастной группы в лягушках оставалась максимальной. С этого времени появились самки нематод, в матке которых формировались яйца (II возрастная группа); количество самцов II возрастной группы увеличилось (табл. 5, рис. 6б, рис. 7б).

С 17-х по 20-е сут эксперимента все обнаруженные в сеголетках самцы *C. ornata* относились к II возрастной группе; самки нематод представлены I и II возрастными группами.

С 17-х сут общая численность самцов в амфибиях снижалась, было отмечено их появление в воде (табл. 5).

На 23-и сут в кишечнике лягушек впервые была обнаружена самка *C. ornata* III возрастной группы, в яйцах матки отмечено формирование личинок (рис. 6в). Встречаемость самок II группы достигала 100%, самки I возрастной группы и самцы отсутствовали (табл. 5).

С этого времени и до 33-х сут в сеголетках возрастала встречаемость самок III возрастной группы с одновременным понижением доли самок II группы. На 33-и сут в кишечнике амфибий впервые зафиксированы самки с пустой растянутой маткой (IV возрастная группа) (табл. 5, рис. 6г), в воде, содержащей сеголетков, отмечены личинки *C. ornata*.

На 36-е сут в сеголетках отсутствовали самки II возрастной группы; встречаемость самок III

Таблица 5. Распределение самок и самцов *Cosmocerca ornata* отдельных возрастных групп в сеголетках озерных лягушек

Время заражения, сут	N	Возраст самки				Возраст самца	
		I	II	III	IV	I	II
5	15	$\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	0	0	0	$\frac{6.7 \pm 6.7(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	0
7	15	$\frac{53.3 \pm 13.3(8)}{0.9 \pm 0.2(1-2)}$	0	0	0	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$	0
9	12	$\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.8 \pm 0.4(1-5)}$	0	0	0	$\frac{75.0 \pm 13.1(9)}{0.8 \pm 0.2(1)}$	0
11	12	$\frac{100.0(12)}{2.8 \pm 0.3(1-4)}$	0	0	0	$\frac{66.7 \pm 14.2(8)}{0.7 \pm 0.2(1)}$	$\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.3 \pm 0.1(1)}$
14	15	$\frac{100.0(15)}{2.5 \pm 0.3(1-5)}$	$\frac{20.0 \pm 10.7(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$	0	0	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$	$\frac{53.3 \pm 13.3(8)}{0.5 \pm 0.2(1)}$
17	15	$\frac{66.7 \pm 12.6(10)}{1.5 \pm 0.3(1-4)}$	$\frac{4.6.7 \pm 13.3(7)}{1.1 \pm 0.4(1-4)}$	0	0	0	$\frac{66.7 \pm 12.6(10)}{0.7 \pm 0.2(1)}$
20	15	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.6 \pm 0.3(1-3)}$	$\frac{73.3 \pm 11.8(11)}{1.9 \pm 0.5(1-6)}$	0	0	0	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.3 \pm 0.1(1)}$
23	12	0	$\frac{100.0(12)}{2.8 \pm 0.4(1-5)}$	$\frac{8.3 \pm 8.3(1)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	0	0	0
26	12	0	$\frac{91.7 \pm 8.3(11)}{2.6 \pm 0.4(1-5)}$	$\frac{25.0 \pm 13.1(3)}{0.4 \pm 0.2(1-2)}$	0	0	0
29	12	0	$\frac{58.3 \pm 14.9(7)}{1.2 \pm 0.4(1-3)}$	$\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.4 \pm 0.3(1-3)}$	0	0	0
33	15	0	$\frac{26.7 \pm 11.8(3)}{0.3 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{100.0(15)}{1.9 \pm 0.2(1-3)}$	$\frac{13.3 \pm 9.1(2)}{0.1 \pm 0.1(1)}$	0	0
36	15	0	0	$\frac{100.0(15)}{1.5 \pm 0.1(1-2)}$	$\frac{40.0 \pm 13.1(6)}{0.7 \pm 0.2(1-2)}$	0	0
38	12	0	0	$\frac{50.0 \pm 15.1(6)}{0.7 \pm 0.2(1-2)}$	$\frac{83.3 \pm 11.3(10)}{1.4 \pm 0.3(1-4)}$	0	0
40	15	0	0	$\frac{20.0 \pm 10.7(3)}{0.2 \pm 0.1(1)}$	$\frac{60.9 \pm 13.1(7)}{0.9 \pm 0.2(1-2)}$	0	0
42	15	0	0	0	$\frac{33.3 \pm 12.6(5)}{0.5 \pm 0.2(1-2)}$	0	0
45	15	0	0	0	0	0	0

группы по-прежнему была 100%, доля самок IV возрастной группы увеличивалась (табл. 5).

На 38-е сут встречаемость в амфибиях самок *C. ornata* IV возрастной группы достигала максимума, доля самок III группы снизилась (табл. 5), появились сеголетки, свободные от паразитов.

На 40-е сут самки III возрастной группы в кишечнике лягушек встречались единично, а с 42-х сут уже не обнаруживались (табл. 5). В этот период встречаемость самок IV возрастной группы снизилась, число сеголетков, освободившихся от гельминтов, возросло.

На 45-е сут эксперимента нематоды *C. ornata* в лягушках отсутствовали (табл. 1, 5).

Влияние температуры окружающей среды на развитие нематод в амфибиях

При среднесуточной температуре воздуха лаборатории 27–29°C третья линька личинок нематод была на 2-е–3-и сут, четвертая линька – на 3-и–5-е сут (рис. 8а, 8б); период развития *C. ornata* в хозяине до половозрелого состояния и начала отрождения личинок самками нематод достигал 33–36 сут (рис. 8в–8е). При 24–26°C третью линьку личинок наблюдали на 3- и 5-е сут, четвертую – на 5–9-е (рис. 8а, 8б); период развития нематод в хозяине занимал 38–40 сут (рис. 8в–8е). При среднесуточной температуре 23°C на 4–5-е сут в глазах сеголетков еще встречались личинки III возраста, а третья линька отмечена только на 6–7-е сут. При этой температуре личинки четвертого возраста встречались в глазах лягушек на 9–10-е сут, четвертая линька наблюдалась на 12–13-е сут. Развитие нематод в сеголетках при 23°C продолжалось ~2 мес. Подобная тенденция была отмечена и для взрослых нематод в кишечнике сеголетков (рис. 8в–8е). Дальнейшее понижение температуры приводило к замедлению процессов развития личинок в глазах сеголетков и половозрелых паразитов в кишечнике лягушек.

При температуре $\leq 15^\circ\text{C}$ развитие личинок в глазах и взрослых нематод в кишечнике амфибий не происходило, как и проникновение инвазионных личинок в глаза амфибий из воды. Заражение сеголетков инвазионными личинками нематод начиналось при среднесуточной температуре лаборатории 16–18°C зарегистрированы единичные личинки в глазах амфибий (рис. 9). С повышением температуры поступление личинок в глаза лягушек увеличивалось. Для выявления роли температуры на процесс заражения амфибий инвазионными личинками *C. ornata* проведен статистический анализ инвазии лягушек личинками нематод при среднесуточной температуре от 15 до 29°C по критерию Краскела–Уоллиса, который показал рост поступления личинок в глаза сеголетков при повышении температуры ($H = 268.1, p < 0.001$).

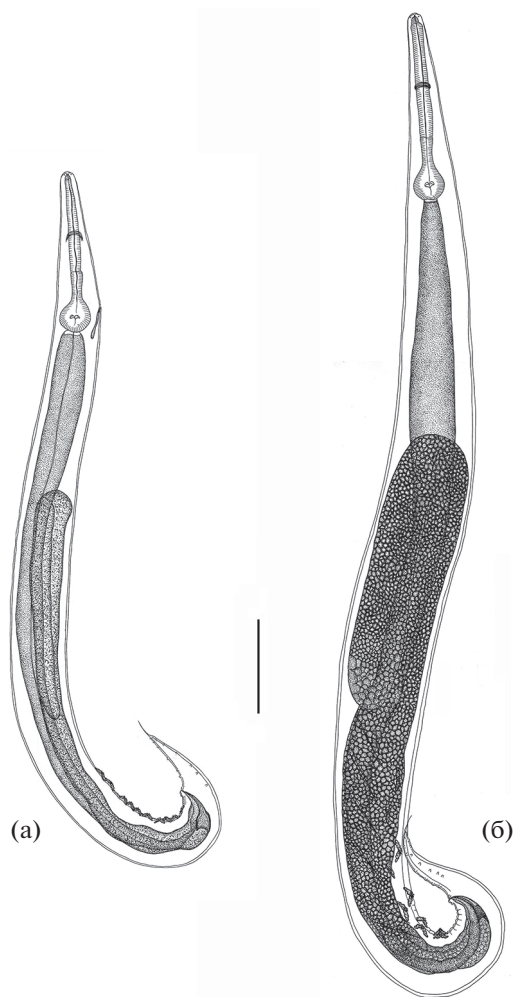


Рис. 7. Самцы *Cosmocerca ornata* разного возраста (по: Кириллов, Кириллова, 2016а): а – I возрастная группа, б – II возрастная группа. Масштаб: 0.2 мм.

Сравнение развития нематод и их личинок в сеголетках при разных среднесуточных температурах в лаборатории по критерию Краскела–Уоллиса также выявило зависимость сроков развития паразитов отдельных возрастных групп от температуры. Период развития личинок и половозрелых нематод в организме хозяина отрицательно коррелировал со среднесуточной температурой опыта лаборатории (рис. 8). Так, с повышением температуры воздуха в лаборатории отмечалось сокращение сроков наступления третьей ($H = 140.3, r_s = -0.862$) и четвертой ($H = 180.3, r_s = -0.809$) линек личинок *C. ornata* в глазах амфибий (рис. 8а, 8б). Чем выше была температура, тем раньше в кишечнике сеголетков появлялись половозрелые нематоды I ($H = 219.8, r_s = -0.755$) и II ($H = 101.0, r_s = -0.768$) возрастных групп (рис. 8в, 8г). Также с повышением температуры самки *C. ornata* в кишечнике

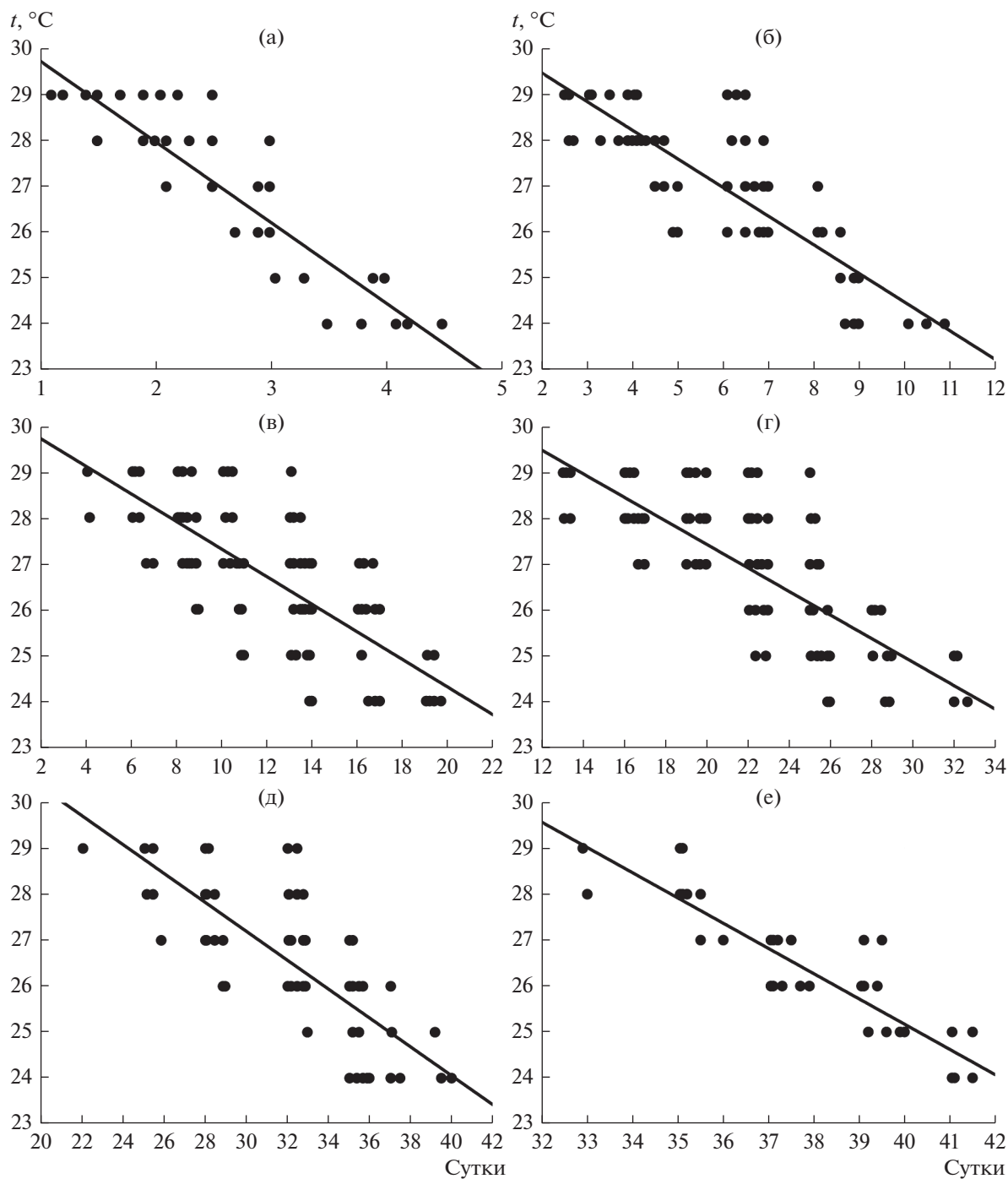


Рис. 8. Влияние среднесуточной температуры воздуха лаборатории на сроки развития отдельных стадий *Cosmocerca ornata* в амфибиях: а – Третья линька личинок нематод, б – Четвертая линька личинок нематод, в – I возрастная группа самок нематод, г – II возрастная группа самок нематод, д – III возрастная группы самок нематод, е – IV возрастная группа самок нематод.

амфибий быстрее достигали III и IV возрастов – $H = 90.7$, $r_s = -0.790$ и $H = 72.8$, $r_s = -0.911$ соответственно (рис. 8д, 8е). Различия в сроках развития нематод отдельных возрастных групп в сеголетках при разной температуре достоверны ($p < 0.001$).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты экспериментального заражения сеголетков озерных лягушек показали, что заражение амфибий *C. ornata* происходит в воде путем проникновения инвазионных личинок III воз-

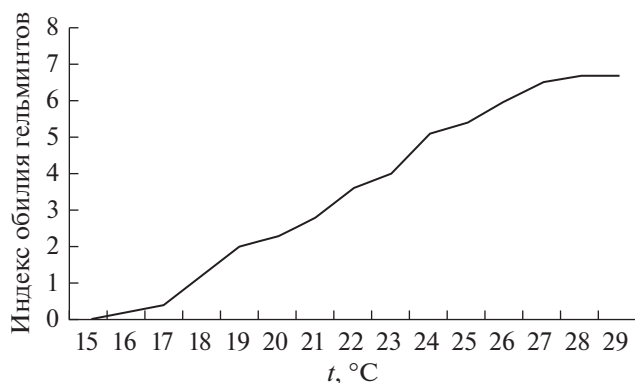


Рис. 9. Влияние среднесуточной температуры воздуха лаборатории на поступление инвазивных личинок *Cosmocerca ornata* в амфибий (за 1 ч).

раста через глаза на конъюнктиву под нижнее веко, где личинки в секрете Гардлеровой железы претерпевают третью и четвертую линьки. По-видимому, секрет служит своеобразным триггером, вызывающим начало линьки личинок. Подтверждением этого могут служить отрицательные результаты по приживаемости инвазивных личинок *C. ornata*, полученные при пероральном, перназальном и перанальном их введении в сеголетков. Личинки не претерпевали дальнейшего развития, а элиминировали из организма амфибий.

Проникновение личинок нематод через кожу амфибий не может происходить, что связано со строением ротового аппарата личинок *C. ornata*, который не приспособлен для перкутанного проникновения.

На стадии четвертой линьки паразиты мигрируют в ротоглоточную полость, вероятно, через носослезный канал и хоаны. Миграции личинок способствует способность глазных яблок амфибий вдвигаться внутрь ротовой полости при глотании пищи (Жданова, 2004). Линяющие личинки обнаруживаются в ротоглоточной полости и пищеводе амфибий и далее следуют к месту постоянной локализации (последней трети кишечника) по желудочно-кишечному тракту.

Войткова с соавт. (Vojtkova et al., 1972; Vojtkova, Moravec, 1973) при гельминтологическом исследовании амфибий Чехословакии обнаружили в соединительной ткани вокруг глаз личинок нематод, которых отнесли к виду *C. ornata*. Кроме того, авторы отнесли к данному виду личинок нематод, обнаруженных ими в легких, а также в цистах на поверхности пищеварительного тракта и почек у нескольких видов земноводных. В наших исследованиях (в экспериментальных и естественных условиях) личинки *C. ornata* кроме конъюнктивы глаз (личинки III–IV возраста), ротоглоточной полости и пищевода (личинки в стадии линьки IV–adult) нигде не были зарегистрированы.

В.С. Маруза (1973) и И.В. Чихляев (2004) обнаружили у амфибий в тканях вокруг глаз личинок *C. ornata*, которых ошибочно определили как *C. benyulensis* Chabaud et Campana-Rouget, 1955 и *Desmidocercella numidica* Seurat, 1920 соответственно.

Проведенное исследование позволило выявить сроки развития отдельных стадий и общую продолжительность жизни *C. ornata* в хозяине, оценить влияние температуры на эти процессы. Оптимальная температура для поступления паразита и его развития в хозяине — 24–29°C. Ранее было установлено, что поступление новых генераций *C. ornata* в амфибий весной в естественных условиях начинается, когда водоем прогревается до 16–17°C (как и отрождение личинок самками нематод). Показано достоверное влияние температуры воды на эти процессы. Максимальные показатели инвазии озерной лягушки нематодой *C. ornata* отмечены в летние месяцы, когда температура воды наиболее высока (Кириллов, Кириллова, 2016).

При оптимальной температуре (24–29°C) нематодам для достижения половой зрелости необходимо ~1 нед; для достижения состояния II возрастной группы самкам *C. ornata* — ~2 нед, самцам — <2 нед, для развития личинок в яйцах в матке самки и началу их отрождения — ~5 нед. Таким образом, продолжительность жизни самок *C. ornata* в организме хозяина достигает 45 сут, самцов нематод — 14–23 сут, что подтверждает полученные данные в естественных условиях. Так, анализ ежемесячной динамики возрастной структуры гемипопуляции самок *C. ornata* в водоеме показал, что продолжительность их жизни в озерных лягушках — >1 мес (Кириллов, Кириллова, 2016а, 2016б).

Ранее установлено, что свободноживущие личинки достигают инвазивности (III возраст) за пять–шесть суток при температуре 24–28°C (Кириллова, Кириллов, 2015). Следовательно, весь цикл развития *C. ornata*, включающий развитие личинок I–III возрастов в воде, и паразитов в организме хозяина (личинок III, IV возрастов и адултных нематод), проходит за ~50 сут. Проведенные лабораторные исследования показали, что продолжительность жизненного цикла зависит от температуры окружающей среды: при понижении температуры время нахождения нематод в хозяине увеличивается, при повышении — уменьшается.

Анализ численности личинок, поступивших в амфибий и достигших половозрелости нематод, выявил, что не все паразиты приживаются в лягушках (достигают места постоянной локализации). Часть мигрирующих личинок на стадии четвертой линьки элиминировали из организма хозяина (табл. 1). По-видимому, это связано со случайным вымыванием личинок нематод в воде (в процессе питания) при их миграции через ротоглоточную полость в пищевод. На 1–2-е сут эксперимента

индекс обилия составлял 6.8 (табл. 1). Начиная с 4-х сут, когда начиналась миграция личинок через ротоглоточную полость, индекс обилия снижался до 5.8. На 14-е сут (индекс обилия 3.6) все нематоды достигли задней трети кишечника — места постоянной локализации в хозяине (табл. 1). Таким образом, места постоянной локализации достигли ~50% нематод.

Снижение индекса обилия с 14-х сут было обусловлено началом элиминации самцов *S. ornata*, которая продолжалась до 23-х сут, когда самцы нематод уже не обнаруживались в сеголетках. Снижение индекса обилия с 29—33-х сут было связано с элиминацией самок IV возраста, которая продолжалась до 45-х сут (нематоды уже не регистрировались в амфибиях) (табл. 1, 5).

Полученные экспериментальные данные подтверждают сделанное ранее предположение, что для *S. ornata* характерна только одна копуляция, после которой самец и самка больше не встречаются (Кириллов, Кириллова, 2016). В лабораторном эксперименте самцы *S. ornata* встречаются в сеголетках озерных лягушек во время присутствия самок I и II возрастов. После оплодотворения самок самцы элиминируют. Причем, самцы нематод, если и присутствуют в хозяине, то только по одному, как и в озерных лягушках из естественных условий (Кириллов, Кириллова, 2016а, 2016б).

Выводы. Результаты ранее проведенного и настоящего экспериментальных исследований по заражению озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* инвазионными личинками нематод позволили изучить все стадии и общую продолжительность жизненного цикла *S. ornata*. Развитие личинок паразита I—III возрастов и заражение амфибий инвазионными личинками (III возраст) происходит в водной среде. Личинки *S. ornata* в приповерхностном слое воды проникают в глаза амфибий (на конъюнктиву нижнего века), где претерпевают третью и четвертую линьки. На стадии четвертой линьки нематоды мигрируют в ротоглоточную полость и далее по пищеварительному тракту к месту постоянной локализации в последней трети кишечника. Места постоянной локализации достигает только ~50% нематод, поступивших в хозяев. Выявлена зависимость поступления личинок в амфибий, продолжительности развития нематод во внешней среде и в организме хозяина от температуры окружающей среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую признательность А.А. Добровольскому (Санкт-Петербургский государственный университет), курировавшему весь цикл исследований по *Cosmocerca ornata*. Без его поддержки и ценных советов эта работа не состоялась бы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование проведено в рамках государственного задания по тематике Института экологии Волжского бассейна РАН “Экологические закономерности устойчивого функционирования экосистем и ресурсный потенциал Волжского бассейна” АААА-А17-117112040039-7.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Экспериментальное исследование проведено с соблюдением современных рекомендуемых стандартах Директивы Европейского парламента и Совета Европейского Союза от 22 сентября 2010 г. “О защите животных, используемых в научных целях” (EU Directive 2010/63/EU).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Жданова Т.Д. 2004. Особенности строения и поведения земноводных. Москва: Мир.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2015. Роль головастиков озерных лягушек в реализации жизненного цикла *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) // Паразитология. Т. 49. Вып. 1. С. 49.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016а. Влияние зимовки озерной лягушки на репродуктивную структуру гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda, Cosmocercidae) // Паразитология. Т. 50. Вып. 1. С. 21.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016б. Анализ репродуктивной структуры гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста // Биол. внутр. вод. № 3 С. 93. <https://doi.org/10.1134/S199508291603007X>
- Магуза В.С. 1973. Гельминты амфибий Полесья Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев.
- Чихляев И.В. 2004. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. 1970. Основы общей гельминтологии. Т. 1. Москва: Наука.
- Anderson R.C. 2000. Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission. Wallingford: CABI Publishing.
- Dusen S., Ugurtas I.H., Aydogdu A. 2010. Nematode parasites of the two limbless lizards: Turkish worm lizards, *Blanus strauchi* (Bedriaga, 1884) (Squamata: Amphisbaenidae), and slow worm, *Anguis fragilis* Linnaeus, 1758 (Squamata: Anguillidae), from Turkey // Helminthologia. V. 47. P. 158.
- Vojtkova L., Moravec F., Krivanec K. 1972. Príspevek k poznání larvalních stadií hlistic (Nematoda) z oboživelníku v CSSR // Folia Fac. Sci. Nat. UJEP Brunensis. Biol. 36. Op. 7. Helminthol. sb. № 1. P. 79.
- Vojtkova L., Moravec F. 1973. Die nematodenlarven (Nematoda) aus den amphibian in der Tschechoslowakei // Scripta Fac. Sci. Nat. UJEP Brunensis. Biol. 2(3). P. 81.

Yildirimhan H.S., Burse C.R., Goldberg S.R. 2009. Helminth parasites of the Caucasian parsley frog, *Pelodytes caucasi-*

cus, from Turkey // Comp. Parasitol. V. 76(2). P. 247. <https://doi.org/10.1654/4376.1>

The Life Cycle of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) – a Parasite of Amphibians

N. Yu. Kirillova¹ and A. A. Kirillov^{1, *}

¹*Samara Federal Research Scientific Center of Russian Academy of Sciences, Institute of Ecology of Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti, Russia*

*e-mail: parasitolog@yandex.ru

The life cycle of the nematode *Cosmocerca ornata* – a parasite of amphibians has been studied for the first time. Experimental infection of yearlings of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* with infecting larvae of *C. ornata* has been conducted. The development stages of parasites in the host have been studied. It has been established that infection of amphibians with III stage juveniles occurs in the water surface layer by the penetration of parasites through the eyes onto the conjunctiva under the lower eyelid, where the larvae undergo the third and the fourth moltings. Then the parasites migrate into the oropharyngeal cavity and along the digestive tract to the place of constant localization – the posterior part of the intestine. Morphological descriptions and original drawings of III and IV stage juveniles, molting juveniles and adults of *C. ornata* are presented. The stages of development of the juveniles are diagnosed by the body size, location of the genital primordium, and forming copulative structure. The sex of the nematodes can be identified at the third molt stage. Mature nematodes differ from juveniles by the presence of copulative organs – vulva in an adult female and spicules in an adult male. The time of the development stages of *C. ornata* and the total life span of the parasite in the host was determined. The influence of ambient temperature on the period of development of nematodes in amphibians was established.

Keywords: *Cosmocerca ornata*, life cycle, larval stages, adult nematodes, yearlings of marsh frogs, *Pelophylax ridibundus*, experimental infestation