

Тарасовская Н.Е., Жумадилов Б.З.*

Павлодарский государственный педагогический университет,
Казахстан, г. Павлодар, *e-mail: zhumadilov_bulat@mail.ru

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕМАТОД
OSWALDOCRUZIA FILIFORMIS ОТ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ
В СЕВЕРНЫХ РЕГИОНАХ КАЗАХСТАНА
КАК ИНДИКАТОР СОСТОЯНИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА**

Нематода *Oswaldocruzia filiformis*, паразитирующая у широкого круга наземных холоднокровных позвоночных, развивается с облигатными личиночными стадиями во внешней среде, нуждающихся в травянистой растительности, в этой связи может стать индикатором состояния околоводных биотопов и растительного покрова.

В бесснежный период 2005–2017 гг. в припойменных биотопах Павлодарской области было отловлено и подвергнуто гельминтологическому вскрытию 2084 экз. остромордой лягушки. Материал за 1984–1987 гг. включал 593 экз. остромордой лягушки.

Годовая динамика абсолютных размеров нематоды *O. filiformis* с 2005 по 2017 гг. показала почти двукратную разницу линейных размеров. Минимальные размеры в припойменных биотопах р. Иртыш зафиксированы летом 2005 г. (средняя длина самца – $5,7493 \pm 0,1477$, ширина – $0,1456 \pm 0,0042$; размеры самок – $8,3506 \pm 0,2556$ и $0,1851 \pm 0,0045$ мм, соответственно). Самки достигали максимальных размеров в 2015 г. (14,4915 ± 0,1431 длины и 0,21024 ± 0,00192 мм ширины). Максимальная средняя длина самцов – $7,77096 \pm 0,0975$ мм – наблюдалась в 2017 г., максимальные значения ширины самца отмечены в 2015–2016 гг. (0,1719 и 0,1715 мм). Наибольшие размеры самки освальдокрузии от остромордой лягушки отмечались в 2006 г. (20,6 мм длины и 0,3 мм ширины), при небольших средних размерах нематод. Наибольшая длина самца (12,35 мм) наблюдалась в 2013 г., максимальная ширина (0,25 мм) – в 2012 г.

В популяции крупных взрослых лягушек в 2004–2005 гг. на озере Биржанколь (Казахский Мелкосопочник) самки освальдокрузий достигали до 21 мм длины и 0,35 мм ширины, самцы – до 13,0 и 0,25 мм, соответственно. В низине возле дач «Яблонька» наблюдалась тугорослость молодых лягушек и сравнительно малая длина и значительная ширина *O. filiformis* (средняя длина самца – $6,25625 \pm 0,4257$, ширина – $0,1781 \pm 0,0074$; средняя длина самки – $8,83 \pm 0,2791$, ширина – $0,27 \pm 0,0255$ мм), что обусловлено органическим загрязнением, приводившим к угнетению как хозяев, так и гельминтов. Среди факторов формирования линейных размеров гельминтов можно назвать размеры хозяев, межвидовой и внутривидовой антагонизм гельминтов.

Ключевые слова: остромордая лягушка, нематода *Oswaldocruzia filiformis*, размеры тела, пойма, режим реки.

Tarasovskaya N.E., Zhumadilov B.Z.

Pavlodar State Pedagogical University,
Kazakhstan, Pavlodar, *e-mail: zhumadilov_bulat@mail.ru

**Morphological peculiarities of nematodes
Oswaldocruzia filiformis quantity in moor frog in Northern regions
of Kazakhstan as the indicator of herbal cover**

Nematode *Oswaldocruzia filiformis* occurring in wide circle of cold-blooded tetrapods develops with obligate larval stages in environment, needing grass plants, and in this connection this parasite may be the indicator of near-water areas and plant cover.

During snowless period of 2005–2017 years in flood-plain landscapes of Irtysh river in Pavlodar region 2084 exemplars of moor frog were caught and subjected to helminthological autopsy. Material from 1984–1987 years included 593 exemplars of moor frog.

Long-year dynamics of absolute sizes of nematodes *O. filiformis* from 2005 till 2017 years showed almost two-fold diversity of linear sizes. Minimal sizes in flood-plain landscapes of Irtysh river was fixed in summer 2005 (middle male length was $5,7493 \pm 0,1477$ mm, width $0,1456 \pm 0,0042$ mm; sizes of females was $8,3506 \pm 0,2556$ and $0,1851 \pm 0,0045$ mm correspondently). Nematode females reached

to maximal sizes in 2015 (14,4915 ± 0,1431 mm of length and 0,21024 ± 0,00192 mm of width). Maximal middle males' length 7,77096 ± 0,0975 mm was observed in 2017, maximal means of males' body width were recorded in 2015–2016 years (0,1719 and 0,1715 mm). Highest females' sizes of *O. filiformis* from moor frog was registered in 2006 (20,6 mm of length and 0,3 mm of width), with small middle nematodes sizes. Maximal male's length (12,35 mm) was observed in 2013, maximal width (0,25 mm) – in 2012.

In the population of large adult moor frogs from Birzhankol' lake in 2004–2005 years (Kazakh Melkosopochnik) *O. filiformis* females reached till 21 mm of length and 0,35 mm of width, males – till 13,0 and 0,25 mm correspondently. In the low ground near «Yablon'ka» garden the slow growth of young frogs and comparatively small length and large width of *O. filiformis* (medium male's length was 6,25625 ± 0,4257, width 0,1781 ± 0,0074 mm; medium female's length 8,83 ± 0,2791, width – 0,27 ± 0,0255 mm) were observed, which were caused by organic pollution leading to the depression as hosts as helminthes. Among the factors limiting the linear sizes of helminthes we can call hosts' sizes, interspecific and intraspecific competition between helminthes.

Key words: moor frog, nematode *Oswaldocruzia filiformis*, seasonal dynamics of infection indicators, flood plain, regime of river.

Тарасовская Н.Е., Жұмадилов Б.З.*

Павлодар мемлекеттік педагогикалық университеті,
Қазақстан, Павлодар қ., *e-mail: zhumadilov_bulat@mail.ru

**Қазақстанның солтүстік аймақтарындағы өсімдік жабындысының
көрсеткіші ретінде сүйіртұмсық бақа *Oswaldocruzia filiformis*
нематодасының морфологиялық ерекшеліктері**

Oswaldocruzia filiformis нематоды, суық қанды омыртқалылардың кең спектрінде паразиттенеді, шөптесін өсімдіктерді қажет ететін сыртқы ортада міндетті түрде личинкалық сатылармен дамиды, осыған байланысты ол жақын су биотоптары мен өсімдік жамылғысы күйлерінің көрсеткіші бола алады.

2005–2017 жылдардағы қарсыз кезеңде Павлодар облысының жайылмалы биотоптарында 2084 дана сүйіртұмсық бақалар ұсталып, гельминтологиялық ашылды. 1984–1987 жылдарға арналған материал сүйіртұмсықты бақалардың 593 данасынан тұрды.

2005 жылдан бастап 2017 жылға дейін *O. filiformis* нематодасының абсолюттік мөлшерінің жылдық динамикасы сызықтық өлшемдердің екі есе айырмашылығын көрсетті. 2005 жылдың жазында тіркелген Ертіс өзенінің биотоптарында ең аз мөлшері бекітілген (аталықтарының орташа ұзындығы 5.7493 ± 0.1477, ені 0.1456 ± 0.0042; аналықтары сәйкесінше 8.3506 ± 0.2556 және 0.1851 ± 0.0045 мм). 2015 жылы аналықтары ең үлкен мөлшеріне жетті (ұзындығы 14,4915 ± 0,1431 және ені 0,21024 ± 0,00192 мм). Аталықтардың орташа ұзындығы 7,77096 ± 0,0975 мм 2017 жылы, аталықтар енінің максималды мәні (0,1719 және 0,1715 мм) 2015–2016 жж. байқалды. Сүйіртұмсықты бақалардан алынған освалдокруций аналықтарының ең үлкен мөлшері 2006 жылы тіркелді (ұзындығы 20,6 мм және ені 0,3 мм). Ең ұзын аталықтарының ұзындығы (12,35 мм) 2013 жылы, ал максималды ені (0,25 мм) 2012 жылы байқалды.

2004–2005 жж. ірі ересек бақалар популяциясында Біржанкөл көлінде (Қазақтың Ұсақ Шоқысы) аналықтарының ұзындығы 21 мм-ге дейін және ені 0,35 мм-ге дейін, аталықтары сәйкесінше 13,0 және 0,25 мм-ге дейін жетті. "Яблонька" саяжайының маңында *O. filiformis* жас бақалардың бұдырлығы және салыстырмалы кіші ұзындығы мен едәуір ені (еркегінің орташа ұзындығы 6.25625 ± 0.4257, ені 0.1781 ± 0.0074; ұрғашысының орташа ұзындығы 8,83 ± 0,2791, ені 0,27 ± 0,0255 мм) байқалды, бұл иелердің де, гельминттердің де тежелуіне алып келген органикалық ластанумен байланысты. Гельминттердің сызықтық өлшемдерінің қалыптасу факторларының арасында гельминттердің тұраралық және түрішілік бәсекелестік өлшемдерін атауға болады.

Түйін сөздер: сүйіртұмсықты бақа, *Oswaldocruzia filiformis* нематодасы, дене мөлшері, өзеннің жайылуы, өзен режимі.

Введение

Oswaldocruzia filiformis (Goeze, 1782) Travassos, 1917 (Nematoda: Trichostrongylidae) широко распространена у наземных холоднокровных позвоночных в Палеарктике и является поли-

гостальным гельминтом: в республиках бывшего СССР в числе ее хозяев К.М. Рыжиков, В.П. Шарпило, Н.Н. Шевченко [1] называют 12 видов амфибий, а В.П. Шарпило [2] – 13 видов рептилий. Полигостальные виды паразитов, как правило, отличаются морфологической измен-

чивостью, сложной внутривидовой и внутривидовой структурой. Поэтому морфология и экологические особенности *O. filiformis* требует основательного изучения у разных видов хозяев в различных регионах, и предпочтительно, если есть возможность получить данные по размерам и численности гельминтов в многолетней динамике. Бесхвостые амфибии и их гельминты являются удобными модельными видами для изучения влияния биотических и абиотических факторов, связанных с сезоном, а также индикаторами благоприятных или неблагоприятных изменений в природных и антропогенных биотопах.

Находки *O. filiformis* на территории бывших советских республик и в Средней и Восточной Европе зафиксированы в Чехии у 14 видов амфибий (Prokopič, Křivanec [3]), травяной лягушки и 3 видов рептилий (Moravec, Vojtkova [4]), В.Н. Курановой [5] у остромордой лягушки в пойме Средней Оби, В.А. Однокурцевым и В.Т. Седалищевым [6] в Якутии у сибирской, остромордой и дальневосточной лягушек, В.И. Борисовой [7] у прудовой и остромордой лягушек, М.А. Кудиновой с соавт. [8] у травяной лягушки, К.Ф. Носовой с соавт. [9] у прудовой лягушки, Т.М. Будаловой с соавт. [10] у озерной и прудовой лягушек в Горьковской (ныне Нижегородской) области, М.В. Резванцевой [11, 12, 13] у озерной лягушки в окрестностях Тамбова, W. Hendrix [14] у обыкновенной жабы в Нидерландах, С. Griffin [15] у травяной лягушки в Ирландии.

Экологические особенности *O. filiformis* ранее исследовались в Западной Европе и России (Марков, Рогоза [16, 17]; Будалова и др. [10]; Кудинова и др. [8]; Носова [9]; Moravec, Vojtkova [4]; Hendrix, van Morpes [18], Hendrix [14]). В Северной Америке были изучены биологические особенности другого вида – *O. pipiens* от лягушек *Rana sylvatica* (Baker [19]).

Работ по морфологии половозрелых гельминтов были единицы. F. Moravec и L. Vojtkova [4] в Чехии изучили морфологию *O. filiformis* от разных видов хозяев на количественном и качественном уровне и провели ревизию европейских видов рода *Oswaldocruzia*. К.М. Рыжиков с соавт. в своей монографии по гельминтам амфибий [1] приводят данные по размерам освальдокруций от травяной лягушки с Украины.

В Казахстане Т.Н. Соболева [20] в середине 70-х гг. констатировала наличие *O. filiformis* у

озерной и травяной лягушек в западных и южных районах республики. В Павлодарской области В.Г. Ваккер [21] обнаружил этот вид у прыткой ящерицы, В.Г. Ваккер и Н.Е. Тарасовская [22, 23], Н.Е. Тарасовская [24] – у остромордой лягушки в пойменных ландшафтах, степных озерах, различных биотопах Казахского Мелкосопочника и водоемах антропогенного происхождения в окрестностях г. Павлодара.

В середине 80-х гг. изучение морфологии *O. filiformis* в Среднем Прииртышье проводилось В.Г. Ваккером [21] на основе материала от прыткой ящерицы и В.Г. Ваккером и Н.Е. Тарасовской [25] – в отношении нематод от остромордой лягушки. Исследования многолетней динамики размеров этой нематоды ранее не осуществлялось.

Мы располагали данными по гельминтам остромордой лягушки из припойменных биотопов р. Иртыш в Павлодарской области за 13 лет, с 2005 по 2017 гг., с ежемесячными отловами амфибий (по 100-200 экз. за бесснежный период) и измерением сотен экземпляров нематод.

Материал и методика

В бесснежный период 2005-2012 гг. в нескольких биотопах Павлодарской области было отловлено 1241 экз. остромордой лягушки, в том числе в 2005 г. – 170, 2006 г. – 250, 2007 г. – 200, 2008 г. – 152, 2009 г. – 201, 2010 г. – 116, 2011 г. – 142 экз., в 2012 г. – 136 экз., 2013 г. – 86, 2014 г. – 92, 2015 г. – 224, 2016 г. – 152, 2017 г. – 163 экз. Базовым биотопом, в которой проводились ежемесячные исследования, была пойма р. Усолка – небольшого правобережного притока р. Иртыш, протекающего в пределах ее поймы. В отдельные годы эпизодические отловы лягушек проводились в водоемах не пойменного происхождения в Павлодарской области и сопредельных регионах.

Кроме того, мы сопоставляли данные по размерам *O. filiformis* за последние 13 лет с данными за 80-е годы, ранее полученные автором и опубликованные (депонированные) (Ваккер, Тарасовская [25], Тарасовская [26]).

Материал за 1984-1987 гг. был собран в пойме р. Усолка (припойменный биотоп р. Иртыш), в таком же припойменном ландшафте, и включал результаты полных гельминтологических вскрытий остромордой лягушки общей численностью 593 экз. Сборы проводились в течение

беснежного периода ежемесячно, с интервалом в 20-30 дней; всего за каждый летний сезон было сделано 4-6 выборок.

Добытых амфибий подвергали полному гельминтологическому вскрытию по общепринятым методикам [27]. При установлении видового статуса гельминтов мы придерживались систематики и определительных ключей, изложенных в монографии К.М. Рыжикова с соавт. [1], К.И. Скрыбина с соавт. [28].

Половозрелые экземпляры нематод для морфологического анализа измеряли с помощью окуляр-микрометра с известной ценой деления на микроскопе МБС-10 (Лыткаринский завод оптического стекла, Московская область, РФ (ныне ОАО «ЛЗОС»), 1980 г., серия 090096). Измерялась общая длина, максимальная ширина, длина пищевода, у самок – длина хвоста и расстояние от заднего конца до вульвы, у самцов – длина спикулы. Количественные данные обрабатывали статистическими методами [29].

Данные по растительному покрову поймы р. Иртыш были отчасти получены путем собственных полевых наблюдений, а также взяты в материалах региональной статистической отчетности и ранее опубликованных эколого-географических исследованиях региона [30, 31, 32, 33, 34].

Результаты и их обсуждение

*Морфометрический анализ нематоды *Oswaldocruzia filiformis*.*

У короткоживущих гельминтов с быстрой сменой поколений (у *O. filiformis* мы ранее отмечали 2 генерации в год (Ваккер, Тарасовская [25]) с течением времени может происходить изменение генофонда популяций, что неизбежно отразится на количественных морфологических показателях. Мы располагали материалом от остромордой лягушки из Среднего Прииртышья за 13 лет, на основании которого можно проследить многолетнюю динамику размеров самцов и самок *O. filiformis* и хотя бы предположительно выявить определяющие ее факторы.

Ранее проведенный морфометрический анализ освальдокруций на основе собственных и литературных данных показал, что размеры *O. filiformis* от разных видов хозяев сильно варьируют. Выделить какой-либо определенный

фактор, однозначно влияющий на размеры гельминтов, не удастся. Возможно, определенную роль играют размеры амфибий и их образ жизни, биотоп, географическое положение и т.д. По данным В.Г. Ваккера и Н.Е. Тарасовской [25] за 1984-1988 гг., *O. filiformis* от остромордой лягушки имеют сравнительно мелкие размеры тела (таблица 1, 2). При этом длина спикулы освальдокруций от остромордой лягушки часто превышала размеры спикул от нематод из других видов хозяев и других регионов. Размеры самцов *O. filiformis* от остромордой лягушки, по данным В.Г. Ваккера и Н.Е. Тарасовской [25] за 80-е годы, наиболее сходны с размерами нематод от *Rana temporaria* и *Natrix natrix* (таблица 1). Размеры самок были близки к размерам освальдокруций от *Lacerta agilis* и *L. vivipara* (Moravec, Vojtkova [4]) (таблица 2).

При сопоставлении размеров освальдокруций от остромордой лягушки и прыткой ящерицы из тех же биотопов Среднего Прииртышья (по ранее полученным данным В.Г. Ваккера [21]), можно заметить, что длина самок *O. filiformis* от прыткой ящерицы (7,7-14,5 мм) несколько меньше, чем от остромордой лягушки. Обращает на себя внимание также большой размах вариации длины пищевода у *O. filiformis* от остромордой лягушки из Среднего Прииртышья.

По данным авторов за 2005 г. (таблицы 3-4), существенных различий длины и ширины самок освальдокруций из разных биотопов в окрестностях города не отмечалось; в низине возле дач «Яблонька» самцы были несколько крупнее, чем в других точках сбора. В окрестностях озера Биржанколь, где были отловлены преимущественно крупные лягушки старших возрастов, длина и ширина самок *O. filiformis* существенно и статистически достоверно отличались от промеров самок освальдокруций во всех точках окрестностей города. Более того, в мелких лягушках освальдокруции, и особенно самки, становились половозрелыми при гораздо более мелких размерах, нежели в Мелкосопочнике: при длине тела 4-7 мм многие нематоды в окрестностях Павлодара уже активно продуцировали яйца, тогда как в окрестностях озера Биржанколь самки *O. filiformis* 8-11 мм длины были еще довольно молодыми, без зрелых яиц (большое количество зрелых яиц мы обычно находили в самках 13-20 мм длиной).

Таблица 1 – Размеры самцов *Oswaldocruzia filiformis* от разных хозяев

Морфометрические признаки	Размеры нематод (мм)				
	По Моравеку и Войтковой, 1975				В.Г. Ваккер, Н.Е. Тарасовская, 1988
	<i>Rana temporaria</i>	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Lacerta vivipara</i>	<i>Natrix natrix</i>	<i>Rana arvalis</i>
Длина тела	5,47-11,78	8,30-8,75	7,32-8,64	7,68-11,29	6,00-10,36
Средняя длина тела	8,9	8,5	8,1	9,8	--
Ширина тела	0,109-0,231	0,136-0,163	0,109-0,177	0,177-0,218	0,14-0,26
Общая длина везикулы	0,060-0,117	0,090-0,096	0,066-0,084	0,060-0,111	0,040-0,112
Длина передней части везикулы	0,033-0,039	0,033-0,039	0,030-0,036	0,018-0,039	0,036-0,048
Ширина везикулы	--	--	--	--	0,040-0,060
Расстояние от переднего конца тела до:					
нервного кольца	0,216-0,285	0,258-0,276	0,233-0,255	0,272-0,286	--
эксреторной поры	0,285-0,480	0,354	0,285-0,339	0,314-0,449	--
цервикальных папилл	0,357-0,516	0,367-0,408	0,315-0,360	0,435-0,490	--
Длина пищевода	0,420-0,598	0,422-0,449	0,435-0,490	0,422-0,558	0,22-0,52
Ширина цервикальных крыльев	0,009-0,015	0,009-0,012	0,015-0,021	0,003-0,018	--
Длина спикулы	0,201-0,240	0,225-0,228	0,168-0,228	0,210-0,231	0,184-0,232

Таблица 2 – Размеры самок *Oswaldocruzia filiformis* от разных хозяев

Морфометрические признаки	Размеры нематод (мм)			
	По Моравеку и Войтковой, 1975			Ваккер, Н.Е. Тарасовская, 1988
	<i>Rana temporaria</i>	<i>Lacerta agilis</i>	<i>Lacerta vivipara</i>	<i>Rana arvalis</i>
Длина тела	9,75-24,20	8,95-15,76	10,61-15,64	8,38-15,92
Средняя длина тела	17,9	13,5	13,7	--
Ширина тела	0,177-0,408	0,122-0,258	0,136-0,245	0,16-0,36
Общая длина везикулы	0,090-0,105	0,084-0,117	0,075-0,090	0,040-0,116
Длина передней части везикулы	0,033-0,045	0,036-0,045	0,030-0,039	0,032-0,060
Ширина везикулы	--	--	--	0,048-0,064
Расстояние от переднего конца тела до:				
нервного кольца	0,270-0,345	0,219-0,286	0,243-0,309	--
эксреторной поры	0,369-0,480	0,313-0,435	0,354-0,367	--
цервикальных папилл	0,490-0,558	0,340-0,462	0,354-0,394	--
Длина пищевода	0,516-0,612	0,435-0,517	0,462-0,544	0,32-0,54
Ширина цервикальных крыльев	0,012-0,018	0,006-0,012	0,018-0,021	--
Длина хвоста	0,267-0,367	0,258-0,299	0,225	0,14-0,32
Расстояние от вульвы до терминуса	3,47-8,50	3,40-5,85	4,28-6,19	3,36-6,52
Размеры яиц	0,096-0,117* *0,057-0,060	0,087-0,108* *0,054-0,060	0,090-0,096* *0,051-0,057	0,068-0,100* *0,036-0,056

Длина пищевода у самцов и самок в окрестностях озера Биржанколь и окрестностях города Павлодара существенно не различались; самки освальдокруций в Мелкосопочнике имели несколько большую абсолютную длину хвоста.

Длина спикеры у самцов нематод в разных точках существенно не отличалась, хотя несколько более крупные спикеры имели место в окрестностях озера Биржанколь (но они там были достаточно тонкие) и в пойме р. Иртыш.

Таблица 3 – Размеры самок нематоды *Oswaldocruzia filiformis* в различных биотопах Павлодарской области в 2005 г.

Популяция лягушек, время сбора	Морфологические параметры нематоды	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение	Дисперсия
Усолка, начало июля 2005 г.	Длина тела	4,25	13,9	8,4646±0,3392	4,717575
	Максимальная ширина	0,1	0,275	0,1944±0,0061	0,0015394
	Длина пищевода	0,224	0,91	0,4819±0,0202	0,0168027
	Длина хвоста	0,07	0,275	0,1931±0,00745	0,0022771
	Расстояние от вульвы до заднего конца	1,15	8,45	3,0956±0,2136	1,8712855
	Длина яиц	0,014	0,112	0,0599±0,0040	0,000615
	Ширина яиц	0,014	0,056	0,0322±0,0021	0,0001656
Усолка, конец июля 2005 г.	Длина тела	4,7	11,6	8,42±1,33955	8,972
	Максимальная ширина	0,125	0,2	0,1552±0,0145	0,0010477
	Длина пищевода	0,392	0,6	0,4568±0,0412	0,0084992
	Длина хвоста	0,07	0,3	0,199±0,0411	0,0084425
	Расстояние от вульвы до заднего конца	1,904	4,6	3,3208±0,4559	1,0391635
	Длина яиц	0,07	0,098	0,084±0,0057	0,0001306
	Ширина яиц	0,035	0,042	0,04025±0,0017	0,0000122
Усолка, август 2005 г.	Длина тела	4,2	13,5	8,1985±0,4092	5,5250781
	Максимальная ширина	0,125	0,275	0,1781±0,0068	0,001529
	Длина пищевода	0,1	0,65	0,3964±0,0219	0,0157668
	Длина хвоста	0,098	0,58	0,1809±0,0141	0,006579
	Расстояние от вульвы до заднего конца	1,2	5,0	2,9564±0,1878	1,1287409
	Длина яиц	0,021	0,084	0,05725±0,0044	0,0005421
	Ширина яиц	0,014	0,056	0,0335±0,00205	0,0001183
Усолка в целом	Длина тела	4,2	13,9	8,3506±0,2556	5,1627884
	Максимальная ширина	0,1	0,275	0,1851±0,0045	0,0015945
	Длина пищевода	0,1	0,91	0,4446±0,0148	0,0172464
	Длина хвоста	0,07	0,58	0,1884±0,0074	0,0043424
	Расстояние от вульвы до заднего конца	1,15	8,45	3,0529±0,1382	1,4900081
	Длина яиц	0,014	0,112	0,0602±0,0029	0,000584
	Ширина яиц	0,014	0,056	0,03319±0,0014	0,000139

Популяция лягушек, время сбора	Морфологические параметры нематоды	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение	Дисперсия
Пойма Иртыша	Длина тела	5,1	11,3	8,7537±0,0552	0,0578166
	Максимальная ширина	0,1	0,252	0,1943±0,0054	0,000551
	Длина пищевода	0,35	0,7	0,4956±0,0221	0,009247
	Длина хвоста	0,098	0,43	0,1912±0,0178	0,0060386
	Расстояние от вульвы до заднего конца	1,806	4,35	3,09505±0,1871	0,6649877
	Длина яиц	0,028	0,112	0,061±0,00702	0,000937
	Ширина яиц	0,021	0,05	0,03305±0,0026	0,0001291
Низина возле дач «Яблонька»	Длина тела	8,3	9,75	8,83±0,2791	0,3895
	Максимальная ширина	0,2	0,35	0,27±0,0255	0,00325
	Длина пищевода	0,35	0,85	0,65±0,0962	0,04625
	Длина хвоста	0,25	0,45	0,31±0,0367	0,00675
	Расстояние от вульвы до заднего конца	2,25	5,5	4,07±0,6202	1,92325
	Длина яиц	0,036	0,084	0,0564±0,0094	0,0004448
	Ширина яиц	0,014	0,021	0,0182±0,0017	0,0000147
Окрестности озера Биржанколь	Длина тела	4,25	21,0	10,8386±0,2434	5,2154482
	Максимальная ширина	0,15	0,35	0,2254±0,0042	0,001552
	Длина пищевода	0,265	0,98	0,4746±0,0090	0,0071191
	Длина хвоста	0,11	0,39	0,2109±0,0055	0,0026854
	Расстояние от вульвы до заднего конца	0,9	6,8	4,1912±0,1343	1,5881344
	Длина яиц	0,021	0,126	0,0715±0,0024	0,000433
	Ширина яиц	0,014	0,070	0,0466±0,0056	0,0022973

Таблица 4 – Размеры самцов нематоды *Oswaldocruzia filiformis* в различных биотопах Павлодарской области в 2005 г.

Популяция лягушек, время сбора	Морфологические параметры нематоды	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение	Дисперсия
Усолка, начало июля 2005 г.	Длина тела	3,5	9,1	5,9286±0,1867	1,46417
	Максимальная ширина	0,084	0,27	0,1539±0,0052	0,001123
	Длина пищевода	0,21	0,588	0,3991±0,0124	0,0065178
	Длина спикулы	0,126	0,252	0,1956±0,0042	0,0007491
Усолка, конец июля 2005 г.	Длина тела	3,8	8,4	5,9±0,3821	1,606
	Максимальная ширина	0,09	0,15	0,1089±0,0057	0,0003627
	Длина пищевода	0,336	0,5	0,4087±0,0156	0,0026788
	Длина спикулы	0,168	0,224	0,2062±0,0080	0,0007091
Усолка, август 2005 г.	Длина тела	2,9	9,2	5,35±0,2915	1,954547
	Максимальная ширина	0,079	0,275	0,1481±0,0083	0,0015877
	Длина пищевода	0,252	0,47	0,3603±0,0136	0,0042435
	Длина спикулы	0,112	0,294	0,2085±0,0091	0,0018959

Популяция лягушек, время сбора	Морфологические параметры нематоды	Минимальное значение	Максимальное значение	Среднее значение	Дисперсия
Усолка в целом	Длина тела	2,9	9,2	5,7493±0,1477	1,6581
	Максимальная ширина	0,079	0,275	0,1456±0,0042	0,0013658
	Длина пищевода	0,21	0,588	0,3887±0,0085	0,0055324
	Длина спиккулы	0,112	0,294	0,20104±0,0038	0,0010975
Пойма р. Иртыш	Длина тела	4,1	8,05	5,3727±0,6571	4,750182
	Максимальная ширина	0,112	0,25	0,1449±0,0190	0,0039667
	Длина пищевода	0,252	0,475	0,36845±0,0397	0,017333
	Длина спиккулы	0,14	0,252	0,21±0,0105	0,001215
Низина возле дач «Яблонька»	Длина тела	4,3	7,8	6,25625±0,4257	1,4495985
	Максимальная ширина	0,15	0,2	0,1781±0,0074	0,0004352
	Длина пищевода	0,35	0,6	0,4844±0,0254	0,0051674
	Длина спиккулы	0,168	0,225	0,2056±0,0095	0,0007294
Окрестности озера Биржанколь	Длина тела	4,55	13,0	6,8084±0,2153	3,848099
	Максимальная ширина	0,1	0,25	0,1699±0,0048	0,001941
	Длина пищевода	0,22	0,5	0,3888±0,0112	0,0103626
	Длина спиккулы	0,112	0,266	0,2114±0,0040	0,0013101

С позиций целесообразности расходования гемипопуляциями гельминтов трофических ресурсов организма хозяина результаты морфометрического анализа показывают, что даже при достаточном ресурсе увеличение размеров самцов, видимо, нецелесообразно. Увеличение размеров самок, отмеченное у крупных лягушек на озере Биржанколь, приводит к увеличению потенциальной плодовитости. При возрастании размеров самок происходит увеличение не пищевода и хвостового конца, а средней части тела нематоды (где расположены матки с яйцами), то есть органы, ответственные за жизнеобеспечение нематоды, увеличиваются в каких-то определенных пределах, а максимум доступного вещества и энергии идет на функционирование репродуктивных структур.

Обращает на себя внимание варьирующее положение вульвы у самок освальдокруций. В литературе указано, что обычно отверстие вульвы находится на границе задней трети тела. По нашим результатам морфометрического анализа, вульва часто находилась в середине длины тела или чуть позади нее, в некоторых случаях – ближе к заднему концу, к границе средней и задней трети тела. Освальдокруция – амфидельфная нематода, у нее развиты обе матки, причем, по нашим наблюдениям, задняя по размерам и вме-

стимости яиц не меньше, чем передняя, и нередко продукция яиц у молодых самок начиналась в задней матке. Возможно, именно этим фактором (а также генетическими особенностями) обусловлено смещение отверстия вульвы ближе к середине длины тела.

Хотелось бы отметить, что в низине возле дач «Яблонька» в условиях органического загрязнения мелких стоячих водоемов, где наблюдалось отставание в росте молодых лягушек и значительное угнетение кишечных трематод *Opisthioglyphe ranae*, освальдокруции обоего пола (особенно самки) несколько отставали от пойменных в длину, но выигрывали в ширине. Можно предположить, что компактное строение тела в неблагоприятных условиях является адаптивным, уменьшая относительную площадь поверхности.

Минимальных размеров как самцы, так и самки освальдокруций в пойменных биотопах р. Иртыш достигали летом 2005 г. Анализ динамики размеров нематод *O. filiformis* с 2006 по 2012 гг. показал, что размеры самцов и самок изменялись синхронно (таблицы 5, 6). Причем, наряду с длиной тела, пропорционально уменьшались и другие параметры (ширина, длина пищевода и хвоста, расстояние от вульвы до хвостового конца у самок).

Таблица 5 – Динамика линейных размеров самок нематод *Oswaldocruzia filiformis* в припойменных биотопах р. Иртыш в 2006-2017 г.

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2006 г.; n = 493	Длина	9,1913±0,1036	5,2796087	4,0	20,6
	Ширина	0,1825±0,0016	0,00133344	0,1	0,3
	Длина пищевода	0,4335±0,0030	0,0045737	0,275	0,65
	Длина хвоста	0,1458±0,0015	0,001203	0,075	0,35
	Расстояние до вульвы	3,5406±0,0414	0,84410039	1,4	8,0
	Длина яйца	0,0863±0,0006	0,000237	0,042	0,140
	Ширина яйца	0,0515±0,0003	0,00090677	0,028	0,084
Окрестности г. Павлодара в целом в 2007 г., n = 301	Длина	9,8351±0,1448	6,3097053	4,6	18,0
	Ширина	0,2068±0,0019	0,00115346	0,125	0,3
	Длина пищевода	0,4679±0,0039	0,0044863	0,3	0,75
	Длина хвоста	0,1470±0,0013	0,000531	0,1	0,25
	Расстояние до вульвы	3,8751±0,0534	0,85912708	2,0	8,2
	Длина яйца	0,08507±0,00071	0,000162	0,056	0,112
	Ширина яйца	0,050±0,00045	0,00007364	0,028	0,07
Пойма реки Усолка в 2007 г., n = 232	Длина	9,6176±0,1582	5,8078422	4,6	18,0
	Ширина	0,2060±0,0021	0,00108897	0,125	0,3
	Длина пищевода	0,4745±0,0045	0,0047264	0,35	0,75
	Длина хвоста	0,1481±0,0014	0,000484	0,1	0,25
	Расстояние до вульвы	3,8101±0,0591	0,81133635	2,25	8,2
	Длина яйца	0,0849±0,00084	0,000166329	0,056	0,112
	Ширина яйца	0,05006±0,00055	0,000075456	0,028	0,07
Карьер на окраине г. Павлодара в 2007 г., n = 69	Длина	10,5667±0,3275	7,4028431	5,8	16,8
	Ширина	0,2094±0,0045	0,00138054	0,125	0,3
	Длина пищевода	0,4456±0,0067	0,0030874	0,3	0,55
	Длина хвоста	0,1431±0,0031	0,000678	0,1	0,25
	Расстояние до вульвы	4,0935±0,1186	0,97131714	2,0	6,0
	Длина яйца	0,0856±0,00145	0,000147209	0,07	0,112
	Ширина яйца	0,0498±0,00095	0,000068508	0,035	0,07
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2008 г.; n = 134	Длина	10,0608±0,1679	3,7511038	6,0	15,1
	Ширина	0,2196±0,0025	0,00082107	0,15	0,3
	Длина пищевода	0,4948±0,0044	0,0026323	0,375	0,6
	Длина хвоста	0,1474±0,0021	0,000604	0,1	0,225
	Расстояние до вульвы	3,7901±0,0602	0,48263175	2,4	5,55
	Длина яйца	0,09403±0,0014	0,000272962	0,056	0,140
	Ширина яйца	0,05035±0,0008	0,000094668	0,028	0,07
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2009 г.; n = 219	Длина	9,6245±0,1364	4,0579441	5,5	15,45
	Ширина	0,2041±0,0022	0,00089473	0,125	0,275
	Длина пищевода	0,4709±0,0037	0,0029245	0,35	0,625
	Длина хвоста	0,1455±0,0021	0,000958	0,1	0,25
	Расстояние до вульвы	3,6903±0,0548	0,65446104	1,95	6,9
	Длина яйца	0,0924±0,0008	0,000147844	0,07	0,126
	Ширина яйца	0,0459±0,00045	0,000055302	0,035	0,07

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2010 г.; n = 118	Длина	9,7288±0,2113	5,2242054	6,2	16,9
	Ширина	0,2064±0,0025	0,00076054	0,15	0,275
	Длина пищевода	0,4866±0,0061	0,0043235	0,375	0,675
	Длина хвоста	0,1339±0,0023	0,000604	0,075	0,2
	Расстояние до вульвы	3,4907±0,08205	0,7876474	2,4	5,8
	Длина яйца	0,0985±0,0013	0,000187397	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,0452±0,00077	0,000072574	0,028	0,07
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2011 г.; n = 192	Длина	9,99932±0,15603	4,6500063	6,2	15,5
	Ширина	0,2017±0,0022	0,00095589	0,125	0,25
	Длина пищевода	0,4965±0,0043	0,0034987	0,375	0,65
	Длина хвоста	0,13099±0,0016	0,000494	0,1	0,2
	Расстояние до вульвы	3,7172±0,0566	0,61179728	2,4	5,9
	Длина яйца	0,099±0,001	0,000200209	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,0454±0,00045	0,000048731	0,035	0,07
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2012 г.; n = 218	Длина	11,26399±0,1727	6,4695845	6,4	17,3
	Ширина	0,2209±0,0024	0,00125504	0,126	0,325
	Длина пищевода	0,5045±0,0034	0,0025634	0,4	0,65
	Длина хвоста	0,14599±0,0014	0,000436	0,1	0,2
	Расстояние до вульвы	3,9687±0,0602	0,7860113	2,2	6,1
	Длина яйца	0,10545±0,001	0,000231474	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,04576±0,00055	0,000068692	0,035	0,07
Пойменные биотопы (Усолка) в 2013 г., n = 109	Длина	11,8294±0,2236	5,3990838	7,9	19,7
	Ширина	0,2142±0,0030	0,00098804	0,125	0,30
	Длина пищевода	0,5087±0,0043	0,0019604	0,4	0,625
	Длина хвоста	0,1619±0,0036	0,001431	0,1	0,3
	Расстояние до вульвы	4,2642±0,0862	0,80264314	2,6	7,25
	Длина яйца	0,10994±0,00146	0,000231664	0,084	0,140
	Ширина яйца	0,04579±0,000775	0,000064909	0,035	0,070
Усолка, 2014 г., n = 119	Длина	10,6097±0,1895	4,2383168	7,3	18,2
	Ширина	0,2036±0,0028	0,00095642	0,125	0,25
	Длина пищевода	0,4588±0,0041	0,0020083	0,375	0,575
	Длина хвоста	0,1326±0,0017	0,000355	0,075	0,2
	Расстояние до вульвы	3,6529±0,06203	0,45399551	2,45	6,2
	Длина яйца	0,10365±0,00136	0,000216993	0,056	0,140
	Ширина яйца	0,04371±0,00062	0,00004565	0,035	0,056
Усолка, 2015, n = 283	Длина	14,4915±0,1431	5,7713453	8,0	18,8
	Ширина	0,21024±0,00192	0,0010337	0,15	0,275
	Длина пищевода	0,46201±0,00238	0,0015927	0,375	0,6
	Длина хвоста	0,12721±0,001005	0,000285	0,1	0,175
	Расстояние до вульвы	3,8703±0,0476	0,63835344	2,7	6,3
	Длина яйца	0,10512±0,00093	0,000243768	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,04381±0,00042	0,000050072	0,035	0,07

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
Усолка, 2016, n = 143	Длина	12,3143±0,2041	5,9149163	8,0	18,8
	Ширина	0,2147±0,0029	0,00117367	0,125	0,325
	Длина пищевода	0,48601±0,0029	0,0012203	0,4	0,6
	Длина хвоста	0,1409±0,0017	0,000401	0,1	0,2
	Расстояние до вульвы	4,1416±0,0687	0,66957697	2,65	6,3
	Длина яйца	0,10573±0,00118	0,000208915	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,04313±0,00045	0,00041167	0,028	0,056
Усолка, 1917 г.; n = 188	Длина	11,8729±0,1503	4,2260516	8,1	18,5
	Ширина	0,2029±0,002302	0,00100075	0,15	0,3
	Длина пищевода	0,4637±0,00212	0,0008441	0,4	0,55
	Длина хвоста	0,1622±0,00141	0,000384	0,125	0,225
	Расстояние до вульвы	3,99096±0,05045	0,47598731	2,7	6,2
	Длина яйца	0,09964±0,00089	0,000158713	0,07	0,140
	Ширина яйца	0,04293±0,00032	0,000033979	0,035	0,056

Как видно из таблиц 5 и 6, минимальные размеры нематод обоего пола наблюдались в 2006 г., затем в 2007 и 2008 гг. шел прогрессивный подъем размеров, в 2009 г. отмечен некоторый спад (до уровня 2007 года). В 2010 г. произошло небольшое увеличение всех линейных размеров у самок, тогда как у самцов количественные параметры оставались на уровне 2009 года. В 2011 г. отмечался дальнейший подъем размеров у самок и значительное увеличение – у самцов. В итоге в бесснежный период 2011 г. у нематод обоего пола размеры тела достигли уровня 2008 г. (когда отмечался максимум по сравнению с 2005-2006 годами).

Возможно, одной из причин такой динамики линейных размеров освальдокруций на указанном временном промежутке стала динамика возрастного состава лягушек. Со второй половины лета 2007 и по 2009 гг. отмечалась массовая инвазия пойменных популяций остромордой лягушки легочной трематодой *Haplometra cylindracea* – крупным, достаточно патогенным гельминтом-гематофагом. Гаплометра поражала в основном сеголеток и годовиков – видимо, за счет использования головастиков и лягушат сначала в качестве вторых промежуточных, затем – дефинитивных хозяев (как это известно для другой трематоды семейства *Plagiorchiidae* – *Opisthioglyphe ranae* (Grabda-Kazubska [35])). В итоге молодые лягушки были заражены десятками экземпляров трематод (до 50 в обоих легких), отставали в росте, не накапливали необходимого

жирового запаса, и, видимо, не переживали зиму. В течение 2007-2009 гг. численность лягушек самых младших возрастных групп сократилась, за счет чего в 2010-2011 г. отлавливались преимущественно взрослые крупные особи-мигранты.

В 2012 г. *O. filiformis* от остромордой лягушки из припойменных биотопов имели наибольшую длину и ширину по сравнению с другими годами исследования. Возможно, это было связано с особенностями экологии и состава популяции хозяина в этот летний сезон. Весной 2012 г. на р. Иртыш не было ни естественного паводка, ни компенсаторного попуска воды, пойменные биотопы были сухими, до июня лягушек не отмечалось. Подавляющее большинство отловленных лягушек были крупными половозрелыми экземплярами, и, видимо, мигрантами. Возможно, значительное пространство в кишечнике крупных амфибий, а также большое количество потребляемой ими пищи (как трофический ресурс для гастроинтестинальных гельминтов) позволило нематодам достичь значительной величины. Не исключено также и то, что популяция гельминтов в лягушках-мигрантах могла отличаться генотипически и фенотипически от тех освальдокруций, которые паразитировали в постоянно обитающих на Усолке лягушках. В пользу второго предположения свидетельствует в первую очередь тот факт, что в 2012 г. в незрелых (и, соответственно, более мелких по размеру лягушках) как самцы, так и самки освальдокруций достигали более крупных размеров, чем

в крупных лягушках старше 3-4 лет.

В окрестностях заброшенного песчаного карьера на восточной окраине г. Павлодара уже много лет существует малочисленная популяция остромордой лягушки. Сделать выборку из нее удается далеко не ежегодно (как это удалось в 2007 г.). Вероятная причина малочисленности – солоноватая вода в карьерах. Поэтому в данном биотопе преобладают крупные взрослые амфибии, а головастики могут выжить не каждый год (и то лишь благодаря снижению солености весенней воды). У крупных взрослых лягушек в кишечнике находились сравнительно

крупные нематоды (такая же ситуация наблюдалась в 2004-2005 гг. в Мелкосопочнике, где в сборах были исключительно взрослые большие лягушки).

Следует отметить, что дисперсия линейных размеров тела нематод обоего пола в пойменных биотопах не испытывала в разные годы существенных колебаний. В то же время она была значительной у освальдокруций в озера Биржанколь и песчаного карьера, и минимальной – в низине возле дач (где, видимо, все особи гельминтов, как и хозяев, были одинаково угнетены неблагоприятными условиями существования).

Таблица 6 – Годовая динамика линейных размеров самцов нематод *Oswaldocruzia filiformis* в припойменных биотопах р. Иртыш в 2006-2017 г.

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2006 г.; n = 446	Длина	6,07405±0,0621	1,7165117	2,85	10,5
	Ширина	0,1449±0,0015	0,00102348	0,098	0,225
	Длина пищевода	0,3766±0,0026	0,002957	0,2	0,575
	Длина спикулы	0,2052±0,0006	0,000208	0,140	0,252
Окрестности г. Павлодара в целом в 2007 г., n = 260	Длина	6,3680±0,0744	1,4406431	4,1	10,0
	Ширина	0,1711±0,0016	0,00067697	0,075	0,25
	Длина пищевода	0,4211±0,0029	0,002239	0,3	0,525
	Длина спикулы	0,2062±0,00095	0,000258	0,154	0,256
Пойма реки Усолка в 2007 г., n = 210	Длина	6,1889±0,0736	1,132643	4,1	9,1
	Ширина	0,1690±0,0016	0,00058641	0,075	0,225
	Длина пищевода	0,4199±0,0033	0,0022494	0,3	0,525
	Длина спикулы	0,2057±0,0011	0,00026865	0,154	0,256
Карьер на окраине г. Павлодара в 2007 г., n = 50	Длина	7,12±0,2034	2,0692857	4,4	10,0
	Ширина	0,1795±0,0044	0,00098699	0,125	0,25
	Длина пищевода	0,4265±0,0067	0,002243	0,35	0,525
	Длина спикулы	0,20804±0,0021	0,000216	0,182	0,238
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2008 г.; n = 136	Длина	6,4721±0,0927	1,1598802	4,25	9,8
	Ширина	0,1733±0,0018	0,00046484	0,125	0,225
	Длина пищевода	0,4395±0,0037	0,0018755	0,375	0,55
	Длина спикулы	0,2034±0,0013	0,00023793	0,168	0,252
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2009 г.; n = 173	Длина	6,2656±0,0942	1,5253945	3,75	10,2
	Ширина	0,16604±0,0018	0,00058786	0,125	0,225
	Длина пищевода	0,4267±0,0035	0,0021191	0,3	0,575
	Длина спикулы	0,2061±0,0009	0,00016259	0,168	0,238
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2010 г.; n = 90	Длина	6,2044±0,1354	1,6323958	4,2	9,0
	Ширина	0,1692±0,0023	0,00049228	0,125	0,225
	Длина пищевода	0,445±0,0069	0,0043006	0,325	0,65
	Длина спикулы	0,1929±0,0014	0,00019282	0,168	0,224

Продолжение таблицы 6

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2011 г.; n = 151	Длина	6,4685±0,0862	1,1155205	4,55	9,15
	Ширина	0,1694±0,0022	0,00070977	0,1	0,225
	Длина пищевода	0,4419±0,0033	0,0016212	0,35	0,6
	Длина спикулы	0,2072±0,0011	0,00020128	0,182	0,252
Пойменные биотопы Павлодарской области в 2012 г.; n = 189	Длина	7,3132±0,0983	1,818122	4,8	11,2
	Ширина	0,1705±0,0019	0,00066451	0,1	0,25
	Длина пищевода	0,4516±0,003	0,0016996	0,375	0,55
	Длина спикулы	0,19133±0,0011	0,000243957	0,14	0,224
Пойменные биотопы (Усолка) 2013 г.; n = 90	Длина	7,5017±0,1552	2,1427781	4,85	12,35
	Ширина	0,1661±0,0029	0,00073471	0,1	0,225
	Длина пищевода	0,45805±0,0043	0,0016549	0,35	0,575
	Длина спикулы	0,2013±0,0013	0,000143489	0,168	0,224
Усолка; 2014 г.; n = 71	Длина	7,1366±0,1421	1,4144256	5,1	10,0
	Ширина	0,1574±0,0026	0,00048919	0,1	0,2
	Длина пищевода	0,4183±0,0037	0,0009814	0,35	0,5
	Длина спикулы	0,1968±0,00141	0,000139369	0,168	0,224
Иртышский район; 2014 г.; n = 24	Длина	6,9125±0,1695	0,6611413	5,0	8,4
	Ширина	0,17604±0,0047	0,00051517	0,125	0,2
	Длина пищевода	0,4219±0,0056	0,0007235	0,375	0,475
	Длина спикулы	0,1983±0,00222	0,000113623	0,182	0,224
Остромордая лягушка, Усолка, 2015 год в целом; n = 255	Длина	7,6661±0,0764	1,4840121	5,25	11,0
	Ширина	0,17186±0,00162	0,00066433	0,1	0,25
	Длина пищевода	0,422745±0,002185	0,0012129	0,35	0,525
	Длина спикулы	0,20013±0,000736	0,000137573	0,168	0,224
Усолка, 2016 г.; n = 107	Длина	7,6631±0,1184	1,4853932	5,0	10,6
	Ширина	0,1715±0,0024	0,00063029	0,1	0,225
	Длина пищевода	0,44135±0,0029	0,0008856	0,375	0,525
	Длина спикулы	0,2015±0,00095	0,000102649	0,182	0,224
Усолка, 2017 г.; n = 136	Длина	7,77096±0,0975	1,2836502	5,35	10,85
	Ширина	0,16596±0,0021	0,00059649	0,07	0,225
	Длина пищевода	0,4243±0,0026	0,0009346	0,35	0,5
	Длина спикулы	0,19911±0,00089	0,000113244	0,154	0,210

В 2013 г. самки освальдокруций увеличили свою длину и снизили ширину тела, у самцов произошло уменьшение всех линейных размеров. Летом 2014 г. размеры нематод обоего пола снизились, а в 2015 г. длина значительно увеличилась (у самок – до максимальных величин за все годы наблюдений). Размеры самцов *O. filiformis* (длина тела и пищевода) в 2016 и особенно в 2017 гг. продолжали увеличиваться (лишь несколько снизив свою ширину летом

2017 г.). У самок с 2014 по 2017 гг. происходило постепенное пропорциональное уменьшение всех размеров тела. Но все же в период с 2012 по 2017 гг. размеры нематод обоего пола были достоверно выше, чем в 2006–2011 гг.

Среди причин отмеченной динамики линейных размеров мы можем выдвинуть несколько равновероятных и не противоречащих друг другу гипотез. Во-первых, размеры хозяина, обеспечивающие трофический ресурс и пространство

для локализации гельминта, являются наиболее существенным фактором, предопределяющим величину нематод. В пользу этого предположения свидетельствуют значительные размеры нематод из биотопов, где были отловлены исключительно взрослые лягушки крупных размеров. В пойменной популяции в 2005-2006 гг. лягушки были представлены в основном незрелыми особями, со значительной долей сеголеток. Затем с 2007 по 2011 г. прогрессивно увеличивалась доля амфибий старше 3 лет (и особенно – крупных, старых лягушек, в связи с отмеченной гибелью молодняка от патогенной легочной трематоды *Naplometra cylindracea*). С 2012 по 2017 гг. большинство отловленных в припойменных биотопах лягушек были крупными, зрелыми особями – видимо, в связи с миграцией, обусловленной нестабильным гидрологическим режимом.

Во-вторых, можно не без оснований предположить, что размеры тела фоновых видов паразитов могут отражать трофо-энергетическое благополучие популяции хозяина. После снижения численности лягушек (в результате гибели молодняка от патогенной легочной трематоды или нарушения размножения в связи с изменениями гидрологического режима р. Иртыш) неизбежно освобождается трофический ресурс, потребляемый оставшимися особями, а также мигрантами. Достаточное питание лягушек может привести к увеличению линейных размеров гельминтов, особенно гастроинтестинальных, напрямую зависящих от питания и энергетического обмена хозяина.

В-третьих, определенную роль может играть межвидовой и внутривидовой антагонизм гельминтов. В частности, в 2005-2006 и 2009 гг. была высокой зараженность лягушек кишечной трематодой *Opisthiolepis ranae*, которая могла быть трофическим и пространственным конкурентом освальдокруции. Значительный уровень зараженности лягушек освальдокруцией в 2009 г. (особенно интенсивности инвазии) также мог оказать негативное влияние на размеры гельминтов. В наших ранее опубликованных работах мы неоднократно использовали линейные размеры гельминтов остромордой лягушки как показатели межвидового и внутривидового антагонизма [36, 37, 38].

В-четвертых, норма реакции размеров нематод могла быть детерминирована генетически, и ее динамика может быть обусловлена как кумуляцией определенных генов и генотипов внутри популяции, так и потоком генов или эффектом гетерозиса в популяциях нематод, связанным с

миграциями самих хозяев. В пользу этого свидетельствуют факты существенного изменения размеров и пропорций тела нематод после снижения численности пойменной популяции лягушек и притока особей-мигрантов.

Размеры нематод Oswaldocruzia filiformis как индикатор увлажнения поймы и растительного покрова

С учетом того, что *O. filiformis* для развития свободноживущих личиночных стадий и инвазии хозяев нуждается, с одной стороны, в достаточных сухих площадях, с другой – в травянистой растительности, эта нематода может служить индикатором оптимального гидрологического режима поймы и растительного покрова.

Для подтверждения этой гипотезы мы сопоставили уровень весенних паводков (компенсаторных попусков) на р. Иртыш со средними размерами нематод.

Существенные нарушения гидрологического режима в пойме р. Иртыш наблюдаются с 2012 г. Весной 2012 г. на р. Иртыш не было ни паводка, ни компенсаторного попуска воды, межень наступил рано, со значительным падением уровня воды в реке. При отсутствии разлива наблюдалась значительная доля ксероморфных растений.

Быстрый – ранний и кратковременный – паводок 2014 г. привел к нарушению размножения остромордой лягушки – вследствие того, что вода сошла раньше сроков икротетания. Пойма была достаточно сухой, с преобладанием на многих возвышенных участках ксероморфных растений. Период с 2015 по 2017 гг. отличался летними техногенными попусками воды в р. Иртыш, причем высокий уровень воды чаще всего неблагоприятно сказывался на состоянии пойменной растительности.

Сопоставляя имеющиеся данные по увлажненности и растительному покрову поймы р. Иртыш с динамикой линейного роста и показателей зараженности остромордой лягушки *O. filiformis*, можно отметить, что годы нарушения гидрологического режима реки не всегда приводили к снижению показателей инвазии лягушек, а размеры нематод в неблагоприятные периоды даже статистически достоверно возрастали. Начало и середина 80-х гг. характеризовались, как указывалось выше, относительной сухостью поймы и недостаточностью природоохранных компенсаторных попусков. Но все же в этот период зараженность лягушек была достаточно высокой – не ниже, чем в 2005-2017 гг. Сравнительно мелкие размеры нематод были обусловлены

преобладанием в популяции лягушек мелких незрелых экземпляров, со сравнительно малым пространством в желудочно-кишечном тракте и небольшим объемом потребляемой пищи. В достаточно многоводные 2005-2006 гг. основу по-

пуляции *Rana arvalis* также составляли мелкие лягушки (сеголетки, годовики, реже – двухлетние экземпляры), что обуславливало высокие показатели инвазии и мелкие размеры гельминтов (таблица 7).

Таблица 7 – Гидрологическая характеристика паводков (компенсаторных попусков) на р. Иртыш в 2001-2017 гг. и ее взаимосвязь с размерами и показателями зараженности остромордой лягушки нематодой *Oswaldocruzia filiformis*

Год	Продолжительность основной фазы, сутки	Средние размеры нематод				Площадь затопления поймы	
		Длина тела самцов	Ширина самцов	Длина тела самок	Ширина самок	тыс.га	%
2005	19	5,7493±0,1477	0,1456±0,0042	8,3506±0,2556	0,1851±0,0045	255,1	75,3
2006	19	6,0741±0,0621	0,1449±0,0015	9,1913±0,1036	0,1825±0,0016	261,1	77,1
2007	18	6,3680±0,0744	0,1690±0,0016	9,6176±0,1582	0,2060±0,0021	262,8	77,65
2008	16	6,4721±0,0927	0,1733±0,0018	10,0608±0,1679	0,2196±0,0025	213,2	62,9
2009	16	6,2656±0,0942	0,16604±0,0018	9,6245±0,1364	0,2041±0,0022	195,6	57,7
2010	21	6,2044±0,1354	0,1692±0,0023	9,7288±0,2113	0,2064±0,0025	298,8	88,2
2011	17	6,4685±0,0862	0,1694±0,0022	9,9993±0,15603	0,2017±0,0022	263,5	77,8
2012	13	7,3132±0,0983	0,1705±0,0019	11,264±0,1727	0,2209±0,0024	17,8	5
2013	17	7,5017±0,1552	0,1661±0,0029	11,8294±0,2236	0,2142±0,0030	303,4	89,6
2014	19	7,1366±0,1421	0,1574±0,0026	10,6097±0,1895	0,2036±0,0028	274,6	81,1
2015	21	7,6661±0,0764	0,17186±0,00162	14,4915±0,1431	0,21024±0,00192	305,3	90,1
2016	27	7,6631±0,1184	0,1715±0,0024	12,3143±0,2041	0,2147±0,0029	282,8	83,5
2017	24	7,771±0,0975	0,16596±0,0021	11,8729±0,1503	0,2029±0,002302	307,2	90,7

В 2007-2009 гг. снижение численности остромордой лягушки, особенно молодых экземпляров, наступило не по причине неблагоприятных условий, а за счет патогенного воздействия многочисленной легочной трематоды *H.cylindracea*. В 2010 г. в пойменных биотопах отлавливались преимущественно крупные половозрелые лягушки, по-видимому, мигранты. Но при этом показатели зараженности лягушек освальдокруцией и абсолютные размеры нематод существенно не изменились, поскольку биотопические условия для развития личиночных стадий *O.filiformis* оставались удовлетворительными.

С 2012 по 2017 гг. при грубых нарушениях гидрологического режима р. Иртыш (отсутствие компенсаторного попуска в 2012 г., нарушение сроков паводка, избыточные техногенные попуски воды летом и осенью) показатели зараженности лягушек *O.filiformis* снизились, тогда как размеры нематод, напротив, увеличились. В сборах за эти годы увеличилось количество

лягушек старше 2-3 лет, в кишечнике которых обычно находились крупные нематоды. Но эти амфибии, вероятно, были мигрантами, которые приходили уже инвазированными освальдокруцией, тогда как для развития личиночных стадий в пойменных биотопах складывались неблагоприятные условия. К числу таких неблагоприятных условий можно причислить: сухую почву, длительное затопление больших участков поймы, бедную растительность (причиной которой были как сухость при отсутствии попуска или кратковременном паводке, так и длительный залив лугов, приводящий к гибели растений).

Следует отметить, что по нашим ранее полученным данным, освальдокруция практически отсутствовала у лягушек в ряде водоемов не пойменного (техногенного) происхождения, вокруг которых не было травянистой растительности или растительный покров был слишком беден [24, 25, 26]. Однако слишком высокая и грубая трава на отдельных возвышенных участ-

ках поймы в годы ее длительного залива также неблагоприятна для развития личиночных стадий *O. filiformis* и возможности их попадания в кишечник лягушек.

Заключение

Сопоставление годовой динамики абсолютных размеров нематоды *O. filiformis* с 2005 по 2017 гг. показало почти двукратную разницу линейных размеров нематод, особенно самок. Минимальные размеры у нематод обоего пола в припойменных биотопах р. Иртыш зафиксированы летом 2005 г. (средняя длина самца $5,7493 \pm 0,1477$, ширина $0,1456 \pm 0,0042$; размеры самок – $8,3506 \pm 0,2556$ и $0,1851 \pm 0,0045$ мм соответственно). Самки достигали максимальных размеров в 2015 г. ($14,4915 \pm 0,1431$ длины и $0,21024 \pm 0,00192$ мм ширины). Максимальная длина средняя самцов $7,77096 \pm 0,0975$ мм – наблюдалась в 2017 г., тогда как максимальные значения ширины самца отмечены в 2015-2016 гг. ($0,1719$ и $0,1715$ мм). Наибольшие размеры самки освальдокруции от остромордой лягушки отмечались в 2006 г. ($20,6$ мм длины и $0,3$ мм ширины), хотя в этом году средние размеры нематод были небольшими – при значительном размахе вариации линейных размеров. Максимальная длина самки свыше 18 мм отмечалась во многие годы исследований. Наибольшая длина самца ($12,35$ мм) наблюдалась в 2013 г., максимальная ширина ($0,25$ мм) – в 2012 г.

Минимальных размеров как самцы, так и самки освальдокруций в пойменных биотопах р. Иртыш достигали летом 2005-2006 гг., затем в 2007 и 2008 гг. шел прогрессивный подъем размеров, в 2009 г. отмечен некоторый спад (до уровня 2007 года). В 2010 г. произошло небольшое увеличение всех линейных размеров у самок, тогда как у самцов количественные параметры оставались на уровне 2009 года. В 2011 г. отмечался дальнейший подъем размеров у самок и значительное увеличение – у самцов. В 2012 г. *O. filiformis* от остромордой лягушки из припойменных биотопов имели наибольшую длину и ширину по сравнению с другими годами исследования. В 2013 г. самки освальдокруций увеличили свою длину и снизили ширину тела, у самцов произошло уменьшение всех линейных размеров. Летом 2014 г. размеры нематод обоего пола снизились, а в 2015 г. длина значительно увеличилась (у самок – до мак-

симальных величин за все годы наблюдений). Размеры самцов *O. filiformis* (длина тела и пищевода) в 2016 и особенно в 2017 гг. продолжали увеличиваться (лишь несколько снизив свою ширину летом 2017 г.). У самок с 2014 по 2017 гг. происходило постепенное пропорциональное уменьшение всех размеров тела. Но все же в период с 2012 по 2017 гг. размеры нематод обоего пола были достоверно выше, чем в 2006-2011 гг.

В окрестностях заброшенного песчаного карьера с солоноватой водой на восточной окраине г. Павлодара уже много лет существует малочисленная популяция остромордой лягушки, представленная в основном взрослыми особями. У крупных взрослых лягушек в кишечнике находились сравнительно крупные нематоды (самки $10,5667 \pm 0,3275$ длины и $0,2094 \pm 0,0045$ ширины, самцы размерами $7,12 \pm 0,2034$ и $0,1795 \pm 0,0044$ мм соответственно). Такая же ситуация наблюдалась в 2004-2005 гг. на озере Биржанколь (Казахский Мелкосопочник), где в сборах были исключительно взрослые большие лягушки, а самки освальдокруций достигали до 21 мм длины и $0,35$ мм ширины, самцы – до $13,0$ и $0,25$ мм соответственно. В низине возле дач «Яблонька» наблюдалась тугорослость молодых лягушек и сравнительно малая длина, но значительная ширина *O. filiformis* (средняя длина самца $6,25625 \pm 0,4257$, ширина $0,1781 \pm 0,0074$; средняя длина самки $8,83 \pm 0,2791$, ширина $0,27 \pm 0,0255$ мм), что, видимо, было обусловлено органическим загрязнением мелких водоемов, приводивших к угнетению как хозяев, так и гельминтов, а компактная форма червей может рассматриваться как адаптация к неблагоприятным условиям (уменьшая относительную площадь поверхности тела).

Среди факторов формирования линейных размеров гельминтов можно назвать размеры самих хозяев, определяющие трофический ресурс и пространство обитания. Размеры фоновых видов паразитов могут отражать энергетическое благополучие хозяина и увеличиваться при освобождении трофического ресурса для лягушек (например, при снижении численности популяции), а также зависеть от внутривидового антагонизма, прямой или косвенной конкуренции с другими видами гельминтов (особенно с одинаковой локализацией). В 2005-2006 и 2009 гг. была высокой зараженность лягушек кишечной трематодой *Opisthioglyphe ranae*, которая могла быть трофическим и пространственным кон-

курентом освальдокрузии. Значительный уровень зараженности лягушек освальдокрузией в 2009 г. (особенно интенсивности инвазии) также мог оказать негативное влияние на размеры гельминтов.

Конфликт интересов. Все авторы прочитали и ознакомлены с содержанием статьи и не имеют конфликта интересов.

Работа носила инициативно-поисковый характер.

Литература

- 1 Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
- 2 Шарпило В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР: систематика, хронология, биология. – Киев: Наукова думка, 1976. – 287 с.: ил.
- 3 Prokopič J., Křivanec K. Helminths of amphibians, their interaction and host-parasite relationship //Prirodověd. pr. Ustavu CSAV Brne'. – 1975 – 9, № 3. – P.48.
- 4 Moravec F., Vojtkova L. Variabilität von zwei Nematodenarten: *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) und *Oxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) gemeinsamen Parasiten der Europäischen Amphibien und Reptilien. – Scripta fac. Nat. Sci. UJEP, Brun., Biologia, 1975, № 5. – S.61-76.
- 5 Куранова В.Н. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика //В сб.: Вопросы экологии беспозвоночных, – Томск, 1988. – С. 134-154.
- 6 Однокурцев В.А., Седалищев В.Т. К гельминтофауне бурых лягушек Якутии (предварительное сообщение) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке. Материалы II межрегиональной научной конференции, Новосибирск, 15-20 сентября 2005 г. – Новосибирск, 2005. – С. 151-152.
- 7 Борисова В.И. Исследование географического распределения гельминтов у амфибий //Паразитология. – 1988. – 22, № 6. – С. 471-475.
- 8 Кудинова М.А., Жерихова Г.В., Петрова О.Е. Гельминтофауна лягушки травяной Южной Карелии. – В сб.: Гельминты и их промежуточные хозяева, Петрозаводск, 1985. – С. 24-27.
- 9 Носова К.Ф. Изучение влияния происхождения озер и зональности на гельминтофауну прудовой лягушки. – В сб.: Гельминты и их промежуточные хозяева, Петрозаводск, 1985. – С. 42-45.
- 10 Будалова Т.М., Радченко Н.М., Марков Г.С. Влияние антропогенных факторов на состав гельминтоценоза и зараженность озерной и прудовой лягушек гельминтами. – Фауна и экология амфибий и рептилий. Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1984. – С. 74-84.
- 11 Rezvantseva M.V., Chikhlyayev I.V. On Helminthes of Green Frogs in Tambov Region // Urgent Problems of Herpetology and Toxinology: Coll. of Scient. Works. Tolyatti, 2005. Iss. 8. P. 164–168.
- 12 Резванцева М.В. Материалы по гельминтофауне озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестник ТГУ, 2008, т. 13, вып. 28. – С. 330-332.
- 13 Резванцева М.В. Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова //Вестник ТГУ, 2008, т. 14, вып. 2. – С. 389-393.
- 14 Hendrix W.M.L. Epidemiological Aspects the Infection with *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) Travassos, 1917 (Nematoda: Trichostrongylidae) in the Common Toad (*Bufo bufo* L., 1785) in the Netherlands. – Netherlands Journal of Zoology, 1983, 33 (2). – 99-124.
- 15 Griffin C. *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae) in frogs (*Rana temporaria*) from three locations in Ireland //J. Helminthol. – 1989 – 63, № 1. – P.53-62.
- 16 Марков Г.С., Рогоза М.Л. Сезонные и микроразличия в паразитофауне травяной лягушки. – Доклады Академии Наук СССР, 1953а, т. ХСІ, № 1.
- 17 Марков Г.С., Рогоза М.Л. Возрастная динамика паразитофауны травяной лягушки. – Доклады Академии Наук СССР, 1953б, т. ХСІІ, № 3.
- 18 Hendrix W.M.L., van Moppes M.C. *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae): Morphology of Developmental Stages, Parasitic Development and Some Pathological Aspects of the Infection in Amphibians. – Z. Parasitenkd., 1983, 69. – S. 523-537.
- 19 Baker M.R. Development and transmission of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians. – Parasitology, 1978, 4.
- 20 Соболева Т.Н. К гельминтофауне водных амфибий и рептилий Казахстана. – В сб.: Экология паразитов водных животных. – Алма-Ата, 1975. – С. 186-192.
- 21 Ваккер В.Г. Популяционные особенности гельминтов прыткой ящерицы в Среднем Прииртышье. – Тез. докл. 8 Всесоюз. сов. зоологов пединститутов, Витебск, 1984. – С. 56-58.
- 22 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. 1993 а. Зараженность гельминтами остромордой лягушки *Rana arvalis* в Казахском Мелкосопочнике. – Деп. в КазгосИНТИ 12.08.93 г., № 3971-Ка93.
- 23 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. 1993 б. Гельминты амфибий в степной и лесостепной зонах Казахстана. – Деп. в КазгосИНТИ 12.08.93 г., № 3969-Ка93.
- 24 Тарасовская Н.Е. Гельминтофауна остромордой лягушки в естественных и антропогенных биоценозах Павлодарского Прииртышья //Материалы международной научно-практической конференции «Паразитология: современное состояние

изученности, актуальные проблемы и пути решения», Семипалатинск, 16-17 ноября 2006 г. – Семипалатинск, 2006. – С. 77-81.

25 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Oswaldocruzia filiformis* в Среднем Прииртышье. - Деп. в ВИНТИ, 1988 а, № 4147-В88. - 27 с.

26 Тарасовская Н.Е. Популяционная экология гельминтов теплокровных и холоднокровных позвоночных в экосистемах и агроценозах некоторых регионов Казахстана. Дис. ... докт. биол. наук: 03.00.19. – Алматы: НИВИ АО «КазАгроИнновация», 2007. – 281 с.

27 Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: Колос, 1983. – 208 с.

28 Беклемишев В.Н. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. - М.: Наука, 1970. – 502 с.

29 Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Шульц Р.С., Попова Т.И., Боев С.Н., Делямуре С.Л. Стронгиляты. - Определитель паразитических нематод. Т. III. - М.: изд-во АН СССР, 1952. – 890 с.

30 Лакин Г.Ф. Биометрия [Учеб. пособие для биол. спец. вузов]. - М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.

31 Схема комплексного использования и охраны водных ресурсов бассейна реки Иртыш на территории Республики Казахстан: в 5 т. / Казгипроводхоз. – Алматы, 2011. – Т. 3. – 300 с.

32 Бейсембаева М.А., Мазбаев О.Б., Базарбеков К.У. Проблемы качества воды реки Иртыш в пределах Казахстана // Современные проблемы географии и геологии: матер. III междунар. науч.-практ. конф. с элементами школы-семинара для студентов, аспирантов и молодых ученых. – Томск, 2014. – С. 513-518.

33 Бейсембаева М.А., Базарбеков К.У. Влияние природоохранных попусков на гидрологический режим реки Иртыш в пределах территории Павлодарской области Республики Казахстан // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17, №4(5). – С. 781-787.

34 Beisembayeva M.A., Kamkin V., Mazbayev O., Bazarbekov K. Effect of environmental water release on the state of flora and vegetation of the steppe plain segment of the Irtysh river floodplain // Thomson Reuters. Oxidation Communications. – Sofia, 2016. – Vol. 39, №1. – P. 357-367.

35 Zemtsov V.A., Kamkin V.A., Bazarbekov K.U. Dynamics of the Irtysh River Floodplain Hydrology and Vegetation in the Pavlodar Region of the Republic of Kazakhstan // In: Riparian Zones: Characteristics, Management Practices and Ecological Impacts. – New York: NOVA SCIENCE PUBLISHERS INC, 2016. – Ch. 9. – P. 211-230.

36 Grabda-Kazubka B. Studies of abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O.rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae). – Acta Parasitol. Pol., 1968-1969, 16. – P. 20-27.

37 Tarassovskaja N.E. The using of measurement analysis in the study of interspecific interactions between the helminthes of moor frog (*Rana arvalis*) in Pavlodar region //Kazakhstan biological sciences. – Pavlodar: Pavlodar State Pedagogical Institute [Biogogicheskije nauki Kazakhstana. Pavlodar: Pavlodarskiy gosudarstvennyj pedagogicheskij institute], Pavlodar, 2013. № 3: 49-66. (In English)

38 Tarassovskaya N.E., Zhumabekova B.K., Syzdykova G.K. Stages of interspecific and interspecific interactions between helminthes //Materials of XI European Multicolloquium of Parasitology. - Cluj-Napoca, Romania, 2012. – P. 464-465. (In English)

39 Тарасовская Н.Е. Межвидовые отношения гельминтов остромордой лягушки в Павлодарской области по данным морфометрического анализа //Материалы Международной научно-практической конференции «Роль ветеринарной науки и практики в эффективном развитии животноводства». – Алматы: ТОО «КазНИВИ», 2012. – С. 521-527.

40 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Rhabdias bufonis* в Среднем Прииртышье. - Деп. в ВИНТИ, 1988 б, № 4147-В88. - 17 с.

References

1 Baker M.R. (1978) Development and transmission of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians. – Parasitology, 4. (In English)

2 Beisembayeva M.A., Kamkin V., Mazbayev O., Bazarbekov K. (2016) Effect of environmental water release on the state of flora and vegetation of the steppe plain segment of the Irtysh river floodplain . Thomson Reuters. Oxidation Communications. – Sofia. – Vol. 39, №1. – P. 357-367. (In English)

3 Beisembayeva M.A., Mazbayev O., Bazarbekov K.U. (2014) Problems of water quality in Irtysh river within Kazakhstan . Modern problems of geography and geology: proceeding of III International scientific-practical conference with elements of seminar school for the students, postgraduate students and young scientists. [Problemy kachestva vody reki Irtysh v predelakh Kazakhstana . Sovremennyye problemy geographii i geologii: materialy III mezhdunarodnoi nuachno-prakticheskoi konferentsii s elementami shkoly-seminara dlja studentov, aspirantov i molodyh uchenykh] – Tomsk. – 513-518. (In Russian)

4 Beisembayeva M.A. Bazarbekov K.U. (2015) Influence of natural-preserving artificial spring-floods to hydrology regime of Irtysh river within territory of Pavlodar region of Kazakhstan Republic . Bulletin of Samara scientific center of Russian Academy of Science. 2015. V. 17, №4(5). – P.781-787. [Vlijanie prirodoohrannykh popuskov na gidrologicheskij rezhim peki Irtysh v predelakh Pavlodarskoj oblasti Respubliki Kazakhstan . Izvestija Samarskogo nauchnogo tsentra Rossijskoj Akademii Nauk. 2015. Tom 17, №4(5). – 781-787]. (In Russian)

5 Beklemishev V.N. (1970) Biocenological grounds of comparative parasitology. M.: Science. – 502 p. [Biotsenologicheskije osnovy sravnitel'noj parazitologii. – M.: Nauka. - 502]. (In Russian)

6 Borisova V.I. (1988) Study of geographical distribution of helminthes in amphibian . Parasitology, 22, № 6. – P. 471-475. [Issledovanije geograficheskogo raspredelenija gel'mintov u amfibij. – Parazitologija, 1988. 22, № 6. – P. 471-475]. (In Russian)

7 Budalova T.M., Radchenko N.M., Markov G.S. (1984) Influence of anthropogenic factors to the helminthes asso-

ciation composition and infection of lake and pond frogs by helminthes/ Fauna and ecology of amphibians and reptilians. Inter-university anthology of scientific works [Vlijanie antropogennyh factorov na sostav gelmintostenosa and zarazhennost' ozernoi i prudovoi l'jagushkek gelmintami /Fauna i ecologia amfibij i reptilij. Mezhvuzovskij sbornik nauchnyh trudov] Gorky: 74-84. (In Russian)

8 Grabda-Kazubska B. (1968-1969) Studies of abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O.rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchidae). – *Acta Parasitol. Pol.*, 16. – P. 20-27. (In English)

9 Griffin C. (1989) *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae) in frogs (*Rana temporaria*) from three locations in Ireland. *J.Helminthol.* 63, № 1. – P.53-62. (In English)

10 Hendrix W.M.L., van Moppes M.C. (1983) *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae): Morphology of Developmental Stages, Parasitic Development and Some Pathological Aspects of the Infection in Amphibians. – *Z. Parasitenkd.*, 69. – S. 523-537. (In English)

11 Hendrix W.M.L. (1983) Epidemiological Aspects the Infection with *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) Travassos, 1917 (Nematoda: Trichostrongylidae) in the Common Toad (*Bufo bufo* L., 1785) in the Netherlands. – *Netherlands Journal of Zoology*, 33 (2). – 99-124. (In English)

12 Kotelnikov G.A. (1983) Helminthological research of animals and environment. – Moscow: Spike. – 208 p. [Gelmintologicheskije issledovanija zhivotnykh i okruzhajushey sredy. – Moskva: Kolos]. M. – 208. (In Russian)

13 Kudinova M.A., Zherichova G.V., Petrova O.E. (1985) Helminthes fauna of grass frog in Southern Karelia. Helminthes and their intermediate hosts. [Gel'mintofauna l'jagushki travjanoi Juzhnoi Karelii. V sbornike: Gel'minty i ih promezhutochnyje hozjaeva] Petrozavodsk: 24-27. (In Russian)

14 Kuranova V.N. (1988) Helminthes fauna of anural amphibians of Middle Ob flood-land, it's sex, age and seasonal dynamics. Problems of invertebrate ecology [Gel'mintofauna beshvostykh anfibij poimy Srednei Obi, ee polovozrastnaja i sezonnaja dinamica. V sbornike: Voprosy ekologii bespozvonochnyh]. – Tomsk: 134-154. (In Russian)

15 Lakin G.F. (1980) Biometry [Educative text-book for biological specialties of higher school]. – Moscow: Higher School. – 293 p. [Biometrija. Uchebnoje posobije dlja biologicheskikh special'nostey vuzov. Moskva: Vysshaja shkola]. M.: 293. (In Russian)

16 Markov G.S., Rogoza M.L. (1953a) Seasonal and-micro-zonal diversities in parasites fauna of grass frog. Report of USSR Academy of Sciences. [Sesonnyje i mikrozonal'nyje razlichija v parazitofaune travjanoi l'jagushki. Doklady Akademii Nauk SSSR]. V. XCI, № 1. (In Russian)

17 Markov G.S., Rogoza M.L. (1953b) Age dynamics of parasites fauna of grass frog. Report of USSR Academy of Sciences. [Doklady Akademii Nauk SSSR]. V. XCIII, № 3. (In Russian)

18 Moravec F., Vojtkova L. (1975) Variabilität von zwei Nematodenarten: *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) und *Oxy-somatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) gemeinsamen Parasiten der Europäischen Amphibien und Reptilien. – *Scripta fac. Nat. Sci. UJEP, Brun., Biologia*, № 5. – S.61-76. (In German)

19 Nosova K.F. Study on influence of lakes' origin and zonal position to the helminthes fauna of pod frog /In anthology: Helminthes and their intermediate hosts. [Izuchenije proishozhdenija ozer i zonal'nosti na gel'mintofaunu prudovoi l'jagushki. V sbornike: Gel'minty i ih promezhutochnyje hozjaeva] Petrozavodsk, 1985: 42-45. (In Russian)

20 Odnokurtsev V.A., Sedalischev V.T. (2005) To the helminthes fauna of brown frogs of Yakut (preliminary report). Parasitological studies in Siberia and Far East. Proceeding of II Interregional scientific conference, Novosibirsk, 15-20 of September 2005 [K gel'mintofaune buryh l'jagushkek Yakutii (predvaritel'noe soobschenie). Parazitologicheskije issledovanija v Sibiri i na Dal'nem Vostoke. Materialy II mezhregional'noi nauchnoi konferentsii, Novosibirsk, 15-20 sentjabrja 2005] Novosibirsk: 151-152. (In Russian)

21 Prokopič J., Křivanec K. (1975) Helminths of amphibians, their interaction and host-parasite relationship. *Prirodověd. pr. Ustavu CSAV Brne'*. 9, № 3. – P.48. (In English)

22 Rezvantseva M.V. (2008) Materials on helminthes fauna of lake frog (*Rana ridibunda*) in the neighborhoods of Tambov. *TSU Bulletin*, vol. 14, issue 28: 330-332 [Materialy po hel'mintofaune ozernoi l'jagushki (*Rana ridibunda*) v okrestnostjakh Tambova. *Vestnik TGU*, t. 14, vyp. 28: 330-332]. (In Russian)

23 Rezvantseva M.V. (2008) Seasonal and long-year dynamics of helminthes' quantity in lake frog (*Rana ridibunda*) in the neighborhoods of Tambov. *TSU Bulletin*, vol. 14, issue 2: 389-393 [Materialy po hel'mintofaune ozernoi l'jagushki (*Rana ridibunda*) v okrestnostjakh Tambova. *Vestnik TGU*, t. 14, vyp. 2: 389-393]. (In Russian)

24 Rezvantseva M.V., Chikhlyaev I.V. (2005) On Helminthes of Green Frogs in Tambov Region. *Urgent Problems of Herpetology and Toxinology: Coll. of Scient. Works. Tolyatti. Iss. 8. P. 164–168.* (In English)

25 Ryzhykov K.M., Sharpilo V.P., Shevchenko N.N. (1980) Helminthes of amphibian of USSR fauna. – Moscow: Science, 1980. – 279 p. [Gel'minty amfibij fauny SSSR. M.: Nauka]. M. – 279. (In Russian)

26 Skrjabin K.I., Schikhobalova N.P., Schulz R.S., Popova T.I., Bojev S.N., Delamure S.L. (1952) *Strongylata*. – Reference book on parasitic nematodes. V. III [Strongylaty. Opredelitel' paraziticheskikh nematode. T. III]. Moskva: izdatelstvo AN SSSR. – 890. (In Russian)

27 Soboleva T.N. (1975) To the helminthes fauna of water amphibians and reptilians of Kazakhstan /Ecology of parasites of water animals. [K gel'mintofaune vodnyh amfibij i reptilij Kazakhstana /V sbornike: Ekologija parazitov vodnyh zhivotnyh] Alma-Ata: 186-192. (In Russian)

28 Scheme of complex using and preservation of water resources of Irtysh river basin on the territory of Kazakhstan Republic: in 5 vol. (2011) /Kazgiprovodhoz [Shema kompleksnogo ispolzovanija i ohrany volnyh resursos basseina reki Irtysh na territorii Respubliki Kazakhstan: v 5 t. /Kazgiprovodhoz] Almaty. V. 3: 300. (In Russian)

29 Tarassovskaya N.E. (2006) Helminthes fauna of moor frog in the natural and anthropogenic ecosystems of Pavlodar Irtysh

basin . Proceeding of International scientific-practice conference «Parasitocoenology: today research status, actual problems and ways of solution, Semipalatinsk, 16-17 of November 2006 [Gel'nimtofauna ostromordoi l'jagushki v estestvennyh i antropogenykh biocenozah Pavlodarskogo Priirtyshja / Materialy II mezhregional'noi nauchno-prakticheskoi konferentsii «Pasazitosenologia: sovremennoje sostojanije izuchennosti, aktualnyje problem i puti reshenija», Semipalatinsk, 16-17 nojabrja 2006] Semipalatinsk: 77-81. (In Russian)

30 Tarassovskaya N.E. (2007) Population ecology of helminthes in warm-blooded and cold-blooded vertebrates in ecosystems and agrocoenosis of several regions of Kazakhstan. Thesis ... doctor of biological sciences: 03.00.19 [Populatsionnaja ekologija gel'mintov teplokrovnyh i holodnokrovnyh pozvonochnyh v ekosistemah i agrotsenozah nekotoryh regionov Kazakhstana. Dis. ... dokt.biol.nauk: 03.00.19] Almaty: NIVI (Kazakh Research scientific Veterinary Institute) AO (Joint-stock company) «KazAgroInnovation»: 281. (In Russian)

31 Tarassovskaya N.E. (2012) Interspecific interactions of helminthes in moor frog in Pavlodar region on morphological measurement data . Proceeding of International scientific practical conference «Role of veterinary science and practice in effective stock-breeding development». – Almaty: TOO (Association with limited responsibility) «KazNIVI» (Kazakh Research scientific Veterinary Institute). – P. 521-527. (In Russian)

32 Sharpilo V.P. (1976) Parasitic worms of reptilians of USSR fauna: systematics, chronology, biology [Parasiticheskije chervil presmykajuschihca fauny SSSR: sistematica, chronologija, biologija] Kiev: Naukova dumka: 287. (In Russian)

33 Tarassovskaja N.E. (2013) The using of measurement analysis in the study of interspecific interactions between the helminthes of moor frog (*Rana arvalis*) in Pavlodar region . Kazakhstan biological sciences. – Pavlodar: Pavlodar State Pedagogical Institute [Biogigicheskije nauki Kazakhstana. Pavlodar: Pavlodarskiy gosudarstvennyj pedagogicheskij institut], Pavlodar. № 3: 49-66. (In English)

34 Tarassovskaya N.E., Zhumabekova B.K., Syzdykova G.K. (2012) Stages of interspecific and interspecific interactions between helminthes . Materials of XI European Multicolloquium of Parasitology. - Cluj-Napoca, Romania. – P. 464-465. (In English)

35 Vakker V.G. (1984) Population peculiarities of sand lizard helminthes in Middle Irtysh basin. Thesis of reports of 8 Soviet Union Conference of zoologist of pedagogical Institutes [Populatsionnye osobennosti gel'mintov prytkoi jascheritsy v Srednem Priirtyshje. Tezisy dokladov 8 Vsesojuznogo soveschanija zoologov pedinstitutov] Vitebsk: 56-58. (In Russian)

36 Vakker V.G., Tarassovskaya N.E. (1988a) Biology of *Oswaldocruzia filiformis* in Middle Irtysh basin. Deponent in VINITI (Soviet Union Institute of Scientific and Technical Information) [Biologija *Oswaldocruzia filiformis* v Srednem Priirtyshje. Dep. v VINITI, № 4147-B88]: 27. (In Russian)

37 Vakker V.G., Tarassovskaya N.E. (1988b) Biology of *Rhabdias bufonis* in Middle Irtysh basin. Deponent in VINITI (Soviet Union Institute of Scientific and Technical Information) [Biologija *Rhabdias bufonis* v Srednem Priirtyshje. Dep. v VINITI, № 4147-B88]: 17. (In Russian)

38 Vakker V.G., Tarassovskaya N.E. (1993a) Infection of moor frog *Rana arvalis* by helminthes in Kazakh Melkosopochnik Deponent in KazGosINITI (Kazakhstan State Institute of Scientific and Technical Information) [Zarazhennost' gel'mintami ostromordoi l'jagushki *Rana arvalis* v Kazakhkom Melkosopochnike Dep. v KazGosINITI 12.08.93, №3971-Ka93]. (In Russian)

39 Vakker V.G., Tarassovskaya N.E. (1993b) Helminthes of amphibians in steppe and forest-steppe zones of Kazakhstan. Deponent in KazGosINITI (Kazakhstan State Institute of Scientific and Technical Information) [Gelminty amfibij v stepnoi i lesostepnoi zonah Kazakhstana. Dep. v KazGosINITI, 12.08.93, №3969-Ka93]. (In Russian)

40 Zemtsov V.A., Kamkin V.A., Bazarbekov K.U. (2016) Dynamics of the Irtysh River Floodplain Hydrology and Vegetation in the Pavlodar Region of the Republic of Kazakhstan . In: Riparian Zones: Characteristics, Management Practices and Ecological Impacts. – New York: NOVA SCIENCE PUBLISHERS INC. – Ch. 9. – P. 211-230. (In English)