

УДК 576.895

Н.Е. Тарасовская

Павлодарский государственный педагогический институт, Казахстан, г. Павлодар

E-mail: oaigerim@inbox.ru

Сезонная динамика зараженности остромордой лягушки нематодой *Rhabdias bufonis* в припойменных биотопах реки Иртыш

Проведено исследование сезонной и годовой динамики показателей зараженности остромордой лягушки (*Rana arvalis*) легочной нематодой *Rhabdias bufonis* в припойменных биотопах реки Иртыш с 2005 по 2012 гг. Отмечен ежегодный спад показателей зараженности лягушек *R. bufonis*, обусловленный массовым выходом лягушат-сеголеток, инвазия которых нематодой происходит уже на суше. *R. bufonis*, видимо, формирует два поколения половозрелых гельминтов за бесснежный период, о чем свидетельствуют два подъема численности – весной и осенью. Нематоды зимуют в хозяевах, чтобы избежать гибели инвазионных элементов зимой и во время весеннего паводка. Снижение экстенсивности инвазии и индекса обилия *R. bufonis* в отдельные годы обусловлено снижением численности лягушек (связанным с сухостью биотопа при кратковременном паводке), а также конкурентными отношениями с легочной трематодой *Haplometra cylindracea*, численность которой возросла с 2007 по 2009 гг. При этом трематода обычно паразитировала у сеголеток и годовиков, нематода – у крупных взрослых лягушек с высокой интенсивностью инвазии.

Ключевые слова: остромордая лягушка, нематода *Rhabdias bufonis*, трематода *Haplometra cylindracea*, сезонная динамика, пойменные биотопы, показатели зараженности, экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии, индекс обилия, популяция гельминтов, популяция хозяев.

N.E. Tarasovskaya

Seasonal dynamics of infection of moor frog by nematodes *Rhabdias bufonis* from flood-land landscapes of Irtysh river

The exploration on seasonal and age dynamics of indicators of infection of moor frog (*Rana arvalis*) by lung nematodes *Rhabdias bufonis* in the flood-land landscapes of Irtysh river from 2005 till 2012 years was conducted. Every-year decreasing of indicators of frogs' infection by *R. bufonis* caused by the mass metamorphoses of young first-year frogs which may be infected by nematodes only on the land was registered. Probably *R. bufonis* forming 2 generations of adult worms during the snowless period, in favour of which 2 worms' quantity risings – in spring and in autumn – testify. Nematodes spend a winter in the hosts so as to be saved of their infection elements in winter and in the period of spring floods.

The decreasing of extensity of infection and abundance index of *R. bufonis* in the several years may be caused the decreasing of frogs' quantity (connected with the drought of landscape with short-time or absent floods) and also the competition interactions with the lung trematode *Haplometra cylindracea*, whose quantity increased from 2007 till 2009 years. Besides the trematode in the first year and one-year-old frogs, and the nematode – in the large adult frogs with high intensity of infection usually parasitized.

Key words: moor frog (*Rana arvalis*), *Rhabdias bufonis* nematodes, *Haplometra cylindracea* trematodes, seasonal dynamics, flood-land landscapes, indicators of infection, extensity of infection, intensity of infection, abundance index, population of helminthes, population of hosts

Н.Е. Тарасовская

Ертіс өзені алқабына жақын биотоптарда сүйіртүмсық бақадағы *Rhabdias bufonis* жұмыр құрттарының санының маусымдық динамикасы

2005-2012 жж. Ертіс өзені алқабына жақын биотоптардағы сүйіртүмсық бақаның *Rhabdias bufonis* өкпе жұмыр құрттарының зарарлану көрсеткіштерінің маусымдық және жылдық динамикасына зерттеулер жүргізілді. Бірінші жылды бақаларының кесілерінің құрлықта жұмыр құрттарымен зарарлануына байланысты, бақаның зарарлану көрсеткіштерінің жыл сайын құлдырауына әкеліп соқтырады. *R. bufonis*, қарсыз кезде екі тұқымды белгілі нысанға келтіреді, осыған орай, екі санының өрлеуі – көктемде және күзде байқалады. Қыста және

көктемде су көтерілген кезде зарарлану элементтерді сақтау үшін, жұмыр құрттар иелерде қыстайды. *R. bufonis*тің зарарлану таратылуы және молшылық әріп саны төмендеген еді, осыған бақалардың саны төмендеуі, (биотоптың құрғақтығы су өткіншіне байланысты), және *Haplometra cylindracea* – өкпенің жалпақ құрттарымен (олардың саны 2007 жылдан 2009 жылға дейін биік еді) бәсекелік қатынастарда тұруы себеп болды. Бұл ретте жалпақ құрттар жиенін бірінші жылды және бір жылды бақаларды зарарландырған, жұмыр құрттарересек бақаларды зарарландырған.

Түйін сөздер: сүйіртұмсық бақа (*Rana arvalis*), *Rhabdias bufonis* жұмыр құрттары, *Haplometra cylindracea* жалпақ құрттары, маусым динамикасы, алқаба жақын биотоптар, зарарлану көрсеткіштері, зарарлану тарауы, зарарлану қарқындылығы, молшылық саны, ішқұрттар популяциясы, иелер популяциясы.

Rhabdias bufonis является широко распространенным паразитом амфибий с широким кругом хозяев. Цикл развития *R. bufonis* был изучен в 1931 г. М. Шааке [1], который экспериментально показал чередование поколений, перкутанное заражение амфибий этим гельминтом и на основании качественного морфологического анализа выявил формирование у этой нематоды двух генераций в год. В 70-е годы в Германии экологию и морфологию рабдиасов изучал G. Hartwich [2], который предложил выделить мелких рабдиасов в самостоятельный вид (что вряд ли является обоснованным).

В республиках бывшего СССР факт наличия *R. bufonis* в гельминтофауне амфибий и отдельные детали его экологии были изучены Г.С. Марковым и М.Л. Рогозой [3, 4] у *Rana temporaria* в Ленинградской области, Т.М. Будаковой с соавт. [5] у озерной и прудовой лягушек в Костромской области, М.А. Кудиновой и др. [6] – у травяной лягушки в Южной Карелии. Н.А. Щепина [7] изучала распространенность *Rhabdias bufonis* у трех видов амфибий Забайкалья: монгольская жаба (*Bufo raddei*), сибирская лягушка (*Rana amurensis*) и сибирский углозуб (*Salamandrella keiserlingii*). В.Н. Куранова [8] в своих работах по гельминтофауне бесхвостых амфибий поймы средней Оби отмечает наличие рабдиасов у остромордой лягушки и серой жабы. В.А. Однокурцев и В.Т. Седалищев [9] выявили *Rhabdias bufonis* у сибирской лягушки в Якутии, но не обнаружили этого вида нематод у дальневосточной и остромордой лягушки. А.А. Лебединский с соавт. [10] отметили *R. bufonis*, наряду с другими видами гельминтов, у травяной и остромордой лягушек в Горьковской (ныне Нижегородской) области. Однако данные исследователи не занимались изучением морфологии рабдиасов, в том числе на количественном уровне.

В Казахстане *R. bufonis* отмечен Т.Н. Соболевой [11] у травяной и озерной лягушек в западных и южных районах республики. Эколого-морфологические особенности гельминта в этих регионах детально не исследовались.

В.Г. Ваккер и Н.Е. Тарасовская [12] провели достаточно обширное исследование особенностей экологии *R. bufonis* в нескольких биотопах Павлодарской области, а также дали собственное описание нематоды с сопоставительным анализом ее размеров из Павлодарского Прииртышья и Средней Европы и провели анализ сезонной и половозрастной динамики показателей зараженности остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш в течение пяти лет – с 1984 по 1988 гг.

Материалы и методы

В бесснежный период 2005-2012 гг. в нескольких биотопах Павлодарской области было отловлено 1196 экз. остромордой лягушки, в том числе в 2005 г. – 87, 2006 г. – 190, 2007 г. – 179, 2008 г. – 145, 2009 г. – 201, 2010 г. – 116, 2011 г. – 142 экз., в 2012 г. – 136 экз. Базовой популяцией, в которой проводились исследования, была пойма р. Усолка – небольшого правобережного притока р. Иртыш, протекающего в пределах ее поймы.

Добытых амфибий подвергали полному гельминтологическому вскрытию по общепринятым методикам [13]. Видовой статус гельминтов устанавливали по описаниям и ключам, опубликованным в монографии К.М. Рыжикова с соавт. [14]. Из показателей зараженности лягушек гельминтами использовали экстенсивность инвазии (доля зараженных особей в определенный год или сезон), индекс обилия (среднее число гельминтов на одного хозяина данной выборки) и интенсивность инвазии (среднее число гельминтов на одного зараженного хозяина). Ко-

личественные данные обрабатывали статистическими методами [15].

Результаты и их обсуждение

Итоги восьмилетних наблюдений за сезонной динамикой показателей зараженности остромордой лягушки нематодой *R. bufonis* свидетельствуют о том, что уровни показателей и характер их изменений в отдельные годы имеет определенные общие черты, но все же испытывали более значительные изменения, чем по данным пятилетних исследований в 80-е годы [12].

По 2005 году данные имелись не за весь бесснежный период. В конце июля по сравнению с началом месяца произошло резкое снижение показателей инвазии, что связано с массовым метаморфозом головастиков и выходом еще не зараженных сеголеток. Однако в августе 2005 г. повышение показателей зараженности произошло не очень большое, без восстановления численности нематоды до исходного уровня.

В летний сезон 2006 г. и в первой половине лета 2007 г. показатели инвазии рабдиасом, особенно интенсивность, были значительными. Во второй половине лета 2007 г. произошло резкое падение численности и распространенности нематоды, и в течение бесснежных периодов 2008 и 2009 гг. показатели зараженности лягушек *R. bufonis*, особенно экстенсивность инвазии, оставались крайне низкими. Восстановление экстенсивности и интенсивности инвазии и индекса обилия нематоды у лягушек в припойменной популяции произошло в 2010 г. (примерно до уровня 2006 года). В течение бесснежных периодов 2011 и 2012 гг. показатели численности и распространенности рабдиасов оставались достаточно высокими.

Ежегодные ощутимые спады показателей зараженности лягушек *R. bufonis* обусловлены выходом сеголеток, инвазия которых нематодами может произойти только на суше и требует определенного промежутка времени.

Зимовка *R. bufonis* происходит в организме амфибий, о чем свидетельствуют высокие показатели зараженности лягушек этой нематодой весной и осенью. В легких отдельных экземпляров лягушек, случайно добытых в ноябре и начале апреля (в том числе выкопанных из земли), находилось значительное количество рабдиасов. Эти зимующие нематоды были молодыми, с не-

значительным числом яиц, и нередко с довольно уплощенным телом. Не исключено, что гельминты адаптируются к зимнему покою амфибий (практически состоянию анабиоза хозяина) путем снижения интенсивности жизненных процессов и частичной дегидратации организма. Аналогичное явление ранее отметили В.Г. Ваккер и Н.Е. Тарасовская [16] в отношении кишечной нематоды *Oswaldocruzia filiformis* у остромордой лягушки. Роль частичного обезвоживания тела гельминтов во время зимовки может заключаться, во-первых, в замедлении биохимических процессов, во-вторых, в определенной страховке тканей от замерзания и деструкции (за счет снижения тургора и увеличения концентрации веществ в цитоплазме).

Даже с учетом того, что рабдиас развивается с облигатной гетерогонией с наличием свободноживущего раздельнополого поколения в почве, зимовка нематод или их инвазионных элементов во внешней среде представляется маловероятной – их может погубить весенний подъем воды (который имеет место не только в припойменных биотопах).

Но при этом обращает на себя внимание тот факт, что показатели зараженности лягушек в конце мая или начале июня, как правило, выше, чем в сентябрьских выборках. А в некоторые годы в осенних выборках лягушек, отловленных в сентябре, экстенсивность инвазии и индекс обилия *R. bufonis* оказывались ниже, чем в августе. Этому могут быть два равновероятных объяснения, не противоречащих друг другу. Во-первых, распространение нематоды в конце весны, как только лягушки выйдут на сушу, происходит очень быстро (особенно при коротком весеннем паводке, а, по сути, кратковременном компенсаторном попуске воды, который в последние несколько лет имеет место в пойме Иртыша). В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что у лягушек, отловленных в конце мая – начале июня, в легких присутствуют как молодые, так и старые нематоды. К тому же поздней весной и в начале лета достаточно велика численность недоразвитых экземпляров *R. bufonis*, которые в процессе миграции не достигли легких и вышли в полость тела. Второй такой подъем численности «полостных» рабдиасов наблюдается во второй половине лета, но к сентябрю такие нематоды уже погибают.

Зимовка незрелых экземпляров с внелегочной локализацией нами никогда не наблюдалась, а в литературе имеются указания, что «полостные» рабдиасы вообще имеют очень короткий срок жизни [1].

Во-вторых, в сентябре, и особенно в его второй половине (когда в теплую осень удается сделать позднюю выборку лягушек), отлавливаются в основном или исключительно мелкие лягушата – сеголетки и годовики, которые не нагуляли жир на зиму и используют любые возможности питания в теплые осенние дни. Крупные и хорошо упитанные лягушки обычно залегают в спячку раньше молодняка. А молодые лягушки, по нашим настоящим и ранее опубликованным данным [12], имеют более низкую зараженность рабдиасами ввиду небольшого трофического ресурса организма, малого пространства в легких, а также узких периферических сосудов, из-за которых именно у мелких молодых амфибий рабдиасы часто выходят в полость тела и не достигают легких.

На основании ранее опубликованных данных за 80-е гг. мы утверждали, что *R. bufonis* формирует две генерации в год: первая заражает лягушек весной, вторая – во второй половине

лета, на зиму. Этим паразитическим поколениям нематод соответствуют два пика показателей зараженности лягушек. Вместе с тем эти генерации не всегда имеют четкую выраженность. В частности, в середине лета, после выхода сеголеток, интенсивность инвазии рабдиасами взрослых лягушек чаще всего не испытывает снижения (или же это снижение незначительно). По-видимому, в середине лета происходит отмирание зимовавшего поколения нематод, а молодые и средневозрастные гельминты, заразившие лягушек весной и в начале лета, интенсивно продуцируют яйца. Во внешней среде увеличивается количество нематод свободноживущего поколения, так что число инвазионных филяриевидных личинок возрастает ко времени массового метаморфоза молодых лягушат. К августу-сентябрю происходит заражение значительной части сеголеток, а в организме зимовавших лягушек старое поколение отмирает, и на его место приходят молодые нематоды. И именно в конце июля – начале августа в легких старших лягушек обнаруживаются как молодые, так и старые нематоды (частично деструктурированные, с ослабленным кожно-мышечным мешком, потерей тургора).

Таблица – Сезонная динамика показателей зараженности остромордой лягушки нематодой *Rhabdias bufonis* в припойменных биотопах

Дата сбора	Объем вы-борки	Число заражен-ных лягу-шек	Доля зараженных лягушек (%)	Число гель-минтов	Индекс обилия	Интенсив-ность инва-зии	Дисперсия
2005 г.							
Начало июля	31	11	35,48±8,59	41	1,32±0,37	5,125	4,36
30 июля	26	1	3,85±3,77	2	0,08±0,08	2,0	0,154
Август 2005 г.	27	3	11,11±6,05	8	0,30±0,20	2,67	1,06
2005 г. в целом	87	16	18,39±4,15	58	0,67±0,17	3,625	2,667
2006 г.							
1.06.06	26	15	57,69±9,69	112	4,31±1,68	7,47	73,581
3-11.07.06	33	13	39,39±8,51	51	1,54±0,50	3,92	8,193
28-30.07.06	25	8	32,0±9,33	20	0,8±0,29	2,5	2,167
18.08.06	27	10	37,04±9,29	34	1,26±0,39	3,4	4,1225
3.09.06	39	23	58,97±7,88	70	1,79±0,503	3,14	9,8515
17-30.09.06	40	23	57,5±7,82	102	2,55±1,15	4,43	53,2282

Продолжение таблицы

2006 г. в целом	190	92	48,42±3,62	389	2,05±0,37	4,23	26,0348
2007 г.							
2.06.07	33	22	66,67±8,21	117	3,545±0,97	5,32	31,0057
20.06.07	21	0	0	0	0	0	0
6.07.07	28	0	0	0	0	0	0
4-5.08.07	34	1	2,94±2,90	11	0,32±0,32	11,0	3,5588
24.08-1.09.07	39	4	10,26±4,86	8	0,205±0,098	2,0	0,3779
18.09.07	24	2	8,33±5,64	2	0,083±0,058	1,0	0,0797
2007 г. в целом	179	29	16,20±2,75	138	0,77±0,21	4,76	8,0877
2008 г.							
28.05.08	34	10	29,41±7,81	69	2,03±1,21	6,9	48,5580
16-20.06.08	25	1	4,0±3,92	5	0,20±0,20	5,0	0,96
17.07.08	27	0	0	0	0	0	0
15.08.08	30	6	20,0±7,43	14	0,47±0,21	2,33	1,2489
30.08-17.09.08	29	9	31,03±8,59	54	1,86±1,25	6,0	4,3636
2008 г. в целом	145	26	17,93±3,19	142	0,98±0,38	5,46	21,2892
2009 г.							
21.05-3.06.09	32	18	56,25±8,77	32	1,0±0,23	1,78	1,625
21-24.06.09	30	7	23,33±7,72	19	0,63±0,24	2,71	1,6989
17.07.09	32	2	6,25±4,28	3	0,094±0,069	1,5	0,1475
8.08.09	28	2	7,14±4,87	2	0,071±0,0496	1,0	0,0663
18.08.09	30	7	23,33±7,72	18	0,60±0,26	2,57	1,9067
6.09-17.10.09	49	9	18,37±5,53	37	0,755±0,35	4,1111	5,7359
2009 г. в целом	201	45	22,39±2,94	111	0,55±0,11	2,4667	2,3368
2010 г.							
Апрель-май 2010	31	15	48,39±8,98	97	3,13±1,09	6,4667	35,8543
22-27.06.10	30	11	36,67±8,80	81	2,70±1,22	7,3636	43,1433
19-20.07.10	24	6	25,0±8,84	11	0,46±0,21	1,8333	0,9983
Август-сентябрь 2010	31	12	38,71±8,75	23	0,74±0,22	1,9167	1,4818
2010 г. в целом	116	44	37,93±4,505	212	1,83±0,44	4,8182	22,6944
2011 г.							
22-25.05.11	24	12	50,0±10,21	62	2,58±0,93	5,1667	20,0764
20.06.11	37	8	21,62±6,77	49	1,32±0,55	6,125	11,0299
20.07.11	24	11	45,83±10,17	20	0,83±0,23	1,8182	1,2222
12-21.08.11	29	12	41,38±9,15	51	1,76±0,72	4,25	14,5279

Продолжение таблицы

4.09.11	28	7	25,0±8,18	18	0,64±0,305	2,5714	2,5153
2011 г. в целом	142	50	35,21±4,01	200	1,41±0,27	4,0	10,3684
2012 г.							
2.06.12 г.	30	7	23,33±7,72	34	1,13±0,59	4,8571	10,2155
27.06.12	33	16	48,48±8,70	55	1,67±0,45	3,4375	6,5252
21.07.12	26	14	53,85±9,78	75	2,88±1,27	5,3571	40,4867
12-13.08.12	27	21	77,78±8,00	80	2,96±0,62	3,8095	9,9616
Сентябрь 2012 г.	20	11	55,0±11,12	35	1,75±0,51	3,1818	4,8875
2012 г. в целом	136	69	50,735±4,29	279	2,05±0,33	4,0435	14,8062

Колебания численности и распространенности рабдиасов по годам связано как с колебаниями численности и миграциями хозяев, так и с тем фактом, что в период наблюдений произошел резкий подъем зараженности лягушек легочной трематодой *Haplometra cylindracea* – крупным и довольно патогенным гельминтом-гематофагом. Массовая инвазия лягушек гаплометрой началась со второй половины лета 2007 г., интенсивность инвазии достигала десятков экземпляров, максимум – 50 экз. у одной лягушки. При этом легочной трематодой были заражены в основном или исключительно мелкие лягушки в возрасте 1-2 лет и сеголетки, а рабдиасы встречались у крупных старых лягушек. Преимущественная зараженность гаплометрой именно младших возрастных групп лягушек обусловлена их участием в цикле трематоды в качестве вторых промежуточных хозяев: по нашим наблюдениям, у мелких молодых лягушек в конце июня – начале июля под кожей локализовалось много цист, а по мере уменьшения числа личинок в тканях в августе и начале сентября увеличивалось число молодых *H.cylindracea* в легких. Ранее нам не приходилось встречать в литературе данных об амфиксии *H.cylindracea* с участием амфибий в качестве дополнительных и дефинитивных хозяев; проверить это экспериментально также не представилось возможным, так что ограничили динамикой полевых наблюдений. Однако в отношении другого вида лягушачьих трематод семейства Plagiorchidae – *Opisthioglyphe ranae* B.Grabda-Kazubska [17] экспериментально подтвердила возможность инцистирования метациркареев в головастиках и лягушатах (под ко-

жей, в лапках) с последующей миграцией в желудочно-кишечный тракт и формированием там зрелой мариты. В 2008-2009 гг. зараженность лягушек гаплометрой оставалась высокой, а после 2010 г. сократилась до обычного для пойменных биотопов уровня.

При этом следует отметить, что в 2007-2009 гг. снизилась экстенсивность инвазии и индекс обилия *R.bufo*, но не интенсивность инвазии. Крупные старые лягушки были практически свободны от гаплометры, а достаточное пространство и развитая кровеносная сеть в легких позволяли паразитировать значительному числу нематод.

Летом 2010 г. после снижения показателей зараженности гаплометрой увеличились экстенсивность инвазии и индекс обилия рабдиасов. Кроме того, в 2010 г. в сборах было много крупных половозрелых лягушек с достаточным трофическим ресурсом для паразитов и пространством в легких. Не исключено, что часть этих взрослых лягушек были мигрантами, пришедшими на освободившееся место при сокращении численности исследуемой припойменной популяции *Rana arvalis*. Но все же общее сокращение численности популяции хозяина в 2010-2011 г. в определенной мере сдерживало резкий подъем численности рабдиасов после снижения численности паразита-конкурента с одинаковой локализацией и субстратом питания. К тому же в 2011 г. имело место омоложение популяции лягушек – с возрастанием доли сеголеток и мелких незрелых амфибий 1-2 лет.

Весной 2012 г. на р. Иртыш не было ни естественного паводка, ни компенсаторного попу-

воды, пойменные луга были очень сухими, бедными на растительность, и до июня лягушек не отмечалось. Подавляющее большинство отловленных с июня по август лягушек были крупными половозрелыми экземплярами, и, видимо, мигрантами. Сеголетки и годовики оказались лишь в осенней выборке, сделанной в самом начале сентября. Увеличение численности рабдиасов могло быть связано с трофическими возможностями крупных взрослых лягушек. Но вместе с тем гельминтофауна и показатели зараженности паразитами особей-мигрантов вряд ли будут точно отражать состояние пойменной популяции *Rana arvalis*, хотя миграция хозяев представляет возможности для обмена инвазионными элементами и увеличения генотипического и фенотипического полиморфизма популяций паразитов. Лягушки-мигранты могут стать источником инвазионных элементов для местной пойменной популяции лягушек, тем более, что рабдиасы, по нашим наблюдениям, из всех видов гельминтов наименее требовательны к биотопическим условиям [12].

Не исключено, что на показатели зараженности лягушек *R. bufonis* могла повлиять и динамика численности самих хозяев – независимо от вызвавших ее причин. Ведь численность паразита обязательно снизится вслед за падением численности хозяина, как и хищника – вслед за жертвой.

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 то же время в 2008-2009 г. сократилась численность сеголеток и годовиков, о чем можно судить по встречаемости этой возрастной группы лягушек и ее представленности в сборах, при которых проводился неизбирательный в размерном и возрастном

отношении отлов амфибий. Не исключено, что причиной избирательной элиминации лягушек младших возрастных групп стало увеличение численности и распространенности со второй половины лета 2007 г. легочной трематоды *Haplometra cylindracea* – крупного гельминта-гематофага. Интенсивно зараженные лягушки проигрывали в линейном росте и упитанности, и, вероятно, значительная их часть не могла пережить зиму.

Увеличение численности и плотности популяции остромордой лягушки в исследованном биотопе в 2010 г. произошло в основном за счет мигрирующих особей, в 2011 г. – за счет выхода и удовлетворительной выживаемости молодняка, в 2012 г. – опять за счет особей-мигрантов. Так или иначе, динамика показателей зараженности лягушек *R. bufonis* повторяла динамику численности самих хозяев.

Таким образом, в числе факторов, детерминирующих показатели зараженности лягушек нематодой *R. bufonis*, можно назвать:

1) численность и плотность популяции хозяев, предопределяемая различными факторами (периодическое старение и омоложение популяции, различная выживаемость разных генераций лягушек, миграции, биотопические условия, повышение численности патогенных паразитов);

2) возрастная динамика популяции хозяина, поскольку возраст предопределяет размеры амфибий, пространство и развитие сосудистой сети в легких, общий трофический ресурс организма; диаметр магистральных и капиллярных сосудов как путей миграции инвазионных личинок;

3) численность конкурирующего вида паразитов с одинаковой локализацией и субстратом питания – трематоды *Haplometra cylindracea*, которая может быть как непосредственным антагонистом нематоды *R. bufonis*, так и причиной сокращения численности лягушек в периоды высокой зараженности.

Литература

- 1 Schaake M. Infektionsmodus und Infektionsweg der *Rhabdias bufonis* Schrank (*Angiostomum nigrovenosum*) und die Metamorphose des Genitalapparaten der Hermafroditischen Generation. – *Z. Parasitenkd.*, 1931, 3B. – P. 518-545.
- 2 Hartwich G. Über *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788) und die Abtrennung von *Rhabdias dossei* nov. spec. (Nematoda: Rhabdiasidae). – *Mitt. Zool. Mus.* – Berlin, 1972, Bd 48, Heft 2. – P. 401-414.
- 3 Марков Г.С., Рогоза М.Л. Сезонные и микрорональные различия в паразитофауне травяной лягушки // Доклады Академии Наук СССР. – 1953. – Т. ХСІ, № 1. – С. 33-41
- 4 Марков Г.С., Рогоза М.Л. Возрастная динамика паразитофауны травяной лягушки // Доклады Академии Наук СССР. – 1953. – Т. ХСІІІ, № 3.
- 5 Будалова Т.М., Радченко Н.М., Марков Г.С. Влияние антропогенных факторов на состав гельминтоценоза и заражен-

ность озерной и прудовой лягушек гельминтами. – В сб.: Фауна и экология амфибий и рептилий: Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1984. – С. 74-84.

6 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.

7 Щепина Н.А. Зараженность амфибий Забайкалья паразитами легких нематодами *Rhabdias bufonis* Schrank, 1788. – В сб.: Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы II межрегиональной научной конференции. – Новосибирск, 2005. – С. 237-238.

8 Куранова В.Н. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика. – В сб.: Вопросы экологии беспозвоночных, Томск, 1988. – С. 134-154.

9 Однокурцев В.А., Седалищев В.Т. К гельминтофауне бурых лягушек Якутии (предварительное сообщение). – В сб.: Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Материалы II межрегиональной научной конференции. – Новосибирск, 2005. – С. 151-152.

10 Лебединский А.А., Голубева Т.Б., Анисимов В.И. Некоторые особенности гельминтофауны бурых лягушек в условиях антропогенного воздействия // Фауна и экология беспозвоночных. Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1989. – С. 41-46.

11 Соболева Т.Н. К гельминтофауне водных амфибий и рептилий Казахстана. – В сб.: Экология паразитов водных животных. – Алма-Ата, 1975. – С. 186-192.

12 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Rhabdias bufonis* в Среднем Прииртышье. – Деп. в ВИНТИ, 1988 г., № 4146-В88. – 17 с.

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

14 Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – 279 с.

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

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

17 Grabda-Kazubska 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. – Vol. 16. – P. 20-27.

References

1 Schaake M. Infektionsmodus und Infektionsweg der *Rhabdias bufonis* Schrank (*Angiostomum nigrovenosum*) und die Metamorphose des Genitalapparaten der Hermafroditischen Generation. – Z.Parasitenkd., 1931, 3B. – P. 518-545.

2 Hartwich G. Über *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788) und die Abtrennung von *Rhabdias dossei* nov. spec. (Nematoda: Rhabdiasidae). – Mitt.Zool.Mus. – Berlin, 1972, Bd 48, Heft 2. – P. 401-414.

3 Markov G.S., Rogoza M.L. Sezonnye i mikrozonal'nye razlichija v parazitofaune travjanoj l'jagushki // Doklady Akademii Nauk SSSR. – 1953. – T. XCI, № 1. – P. 33-41

4 Markov G.S., Rogoza M.L. Vozrastnaja dinamika parazitofauny travjanoj l'jagushki // Doklady Akademii Nauk SSSR. – 1953. – T. XCIII, № 3.

5 Budalova T.M., Radchenko N.M., Markov G.S. Vlijanie antropogennyh faktorov na sostav gel'mintocenoza i zarazhennost' ozernoj i prudovoj l'jagushkek gel'mintami. – V sb.: Fauna i jekologija amfibij i reptilij : Mezhvuzovskij sbornik nauchnyh trudov. – Gor'kij, 1984. – P. 74-84.

6 Kudina M.A., Zherihova G.V., Petrova O.E. Gel'mintofauna l'jagushki travjanoj Juzhnoj Karelii. – V sb.: Gel'minty i ih promezhutochnye hozjaeva, Petrozavodsk, 1985. – P. 24-27.

7 Shhepina N.A. Zarazhennost' amfibij Zabajkal'ja parazitami legkih nematodami *Rhabdias bufonis* Schrank, 1788. – V sb.: Parazitologicheskie issledovanija v Sibiri i na Dal'nem Vostoke: Materialy II mezhregional'noj nauchnoj konferencii. – Novosibirsk, 2005. – P. 237--238.

8 Kuranova V.N. Gel'mintofauna beshvostykh amfibij pojmy Srednej Obi, ee polovozrastnaja i sezonnaja dinamika. – V sb.: Voprosy jekologii bespozvonochnyh, Tomsk, 1988. – S. 134-154.

9 Odnokurcev V.A., Sedalishhev V.T. K gel'mintofaune buryh l'jagushkek Jakutii (predvaritel'noe soobshhenie). – V sb.: Parazitologicheskie issledovanija v Sibiri i na Dal'nem Vostoke: Materialy II mezhregional'noj nauchnoj konferencii. – Novosibirsk, 2005. – P. 151-152.

10 Lebedinskij A.A., Golubeva T.B., Anisimov V.I. Nekotorye osobennosti gel'mintofauny buryh l'jagushkek v uslovijah antropogennogo vozdejstvija // Fauna i jekologija bespozvonochnyh. Mezhvuzovskij sbornik nauchnyh trudov. – Gor'kij, 1989. – P. 41-46.

11 Soboleva T.N. K gel'mintofaune vodnyh amfibij i reptilij Kazahstana. – V sb.: Jekologija parazitov vodnyh zhivotnyh. – Alma-Ata, 1975. – P. 186-192.

12 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Biologija *Rhabdias bufonis* v Srednem Priirtysh'e. – Dep. v VINITI, 1988 g., № 4146-V88. – 17 p.

13 Kotel'nikov G.A. Gel'mintologicheskie issledovanija zhivotnyh i okruzhajushhej sredy. – M.: Kolos, 1983. – 208 p.

14 Ryzhikov K.M., Sharpilo V.P., Shevchenko N.N. Gel'minty amfibij fauny SSSR. – M.: Nauka, 1980. – 279 p.

15 Lakin G.F. Biometrija [Ucheb. posobie dlja biol. spec. vuzov]. – M.: Vysshaja shkola, 1980. – 293 p.

16 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Biologija *Oswaldocruzia filiformis* v Srednem Priirtysh'e. – Dep. v VINITI, 1988 g., № 4147-V88. – 27 p.

17 Grabda-Kazubska 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. – Vol. 16. – P. 20-27.