

УДК 576.895

Н.Е. Тарасовская

Павлодарский государственный педагогический институт, Казахстан, г. Павлодар

E-mail: oaigerim@inbox.ru

Сезонная динамика численности нематоды *Oswaldocruzia filiformis* у остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш

Проведено исследование сезонной и годовой динамики численности и распространенности нематоды *Oswaldocruzia filiformis*, паразитирующей в тонком кишечнике остромордой лягушки (*Rana arvalis*) в припойменных биотопах реки Иртыш с 2005 по 2012 гг. Ежегодный спад показателей зараженности лягушек *O. filiformis* обусловлен массовым выходом незараженных лягушат-сеголеток, инвазия которых нематодами возможна только на суше. Распространение гельминта происходит все лето, с подъемами численности весной и осенью. Заражение лягушек на зиму происходит в конце августа, нематоды зимуют в хозяевах, чтобы избежать гибели во время весеннего паводка. Снижение экстенсивности инвазии и индекса обилия *O. filiformis* в отдельные годы обусловлено либо снижением численности лягушек, либо сухостью пойменного биотопа, связанного с кратковременным паводком или его отсутствием. Снижение численности лягушек с 2007 по 2009 гг. обусловлено паразитированием в легких крупной и патогенной трематоды *Haplometra cylindracea*.

Ключевые слова: остромордая лягушка, нематода *Oswaldocruzia filiformis*, сезонная динамика, пойменные биотопы, показатели зараженности, экстенсивность инвазии, интенсивность инвазии, индекс обилия, популяция гельминтов, популяция хозяев.

N.E. Tarasovskaya

Seasonal dynamics of *Oswaldocruzia filiformis* nematode's quantity in moor frog from flood-land landscapes of Irtysh river

The exploration of seasonal and age dynamics of quantity and widespread of *Oswaldocruzia filiformis* nematodes, parasitizing in the small intestine of moor frog (*Rana arvalis*) in the flood-land landscapes of Irtysh river from 2005 till 2012 years was conducted. Every-year decreasing of indicators of frogs' infection by *O. filiformis* was caused by the mass metamorphose of non-infected first-year frogs which may be infected by nematodes only on the land. The distribution of the worm takes place all the summer with the rising of their quantity in spring and autumn. The infection of frogs on winter occurs at the end of August, nematodes spend the winter in the hosts so as to be saved in the period of spring floods. Decreasing of extensity of infection and abundance index of *O. filiformis* in the several years may be caused as the decreasing of frogs' quantity, as the drought of landscape connected with short-time or absent floods. Decreasing of the frogs' quantity from 2007 till 2009 years was caused by the parasitizing in the frogs' lung of the large and pathogenic trematode *Haplometra cylindracea*.

Key words: moor frog, *Oswaldocruzia filiformis* round worm, 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 сүйіртұмсық бақандағы *Oswaldocruzia filiformis* нематодасы санының маусымдық динамикасы

2005-2012 жж. Ертіс өзені алқабына жақын биотоптардағы сүйіртұмсық бақаның аш ішегінде паразиттік тіршілік ететін *Oswaldocruzia filiformis* нематодасының саны мен таралуының маусымдық және жылдық динамикасына зерттеулер жүргізілді. Бақалардың *O. filiformis* нематодасымен зарарлану көрсеткіштерінің жыл сайынға төмендеуі нематодалармен зарарлануы тек қана құрлықта өтуі мүмкін болатын зарарсыз жас бақалардың жаппай шығуына байланысты болады. Гельминттің таралуы жаз бойы жүреді, санының жоғарылауы көктемде және күзде болады. Бақалардың қысқы кезде зарарлануы тамыз айының соңында жүреді, көктемгі су тасуы кезінде жойылып кетпеуі үшін нематодалар иелерінде қыстап шығады. Кей жылдары *O. filiformis* нематодасының инвазия экстенсивтілігі мен молшылық индексінің төмендеуі бақалар санының азаюына, сонымен қатар аз уақыттық

су тасқыны немесе судың мүлдем болмауына байланысты алқапқа жақын биотоптардың құрғақшылығына тәуелді болады. 2007-2009 жж. аралығында бақалар санының азаюы өкпеде ірі және патогенді *Haplometra cylindracea* трематодасының паразиттік тіршілік етуіне байланысты.

Түйін сөздер: сүйіртұмсық бақа, *Oswaldocruzia filiformis* жұмыр құрттары, маусым динамикасы, алқапқа жақын биотоптар, зарарлану көрсеткіштері, зарарлану таратуы, зарарлану қарқындылығы, молшылық саны, ішкүрттар популяциясы, иелер популяциясы.

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.

В пойме р. Иртыш и пойменных водоемах различного происхождения фоновым видом бесхвостых амфибий является остромордая лягушка (*Rana arvalis*). Исследование ее гельминтофауны и экологии отдельных видов гельминтов проводилось еще в середине 80-х гг. XX века [1, 2, 3, 4, 5].

Из 5 видов половозрелых гельминтов, обнаруженных у остромордой лягушки во многих (особенно пойменных и припойменных) станциях Павлодарской области, два вида (трематода *Haplometra cylindracea* и нематода *Rhabdias bufonis*) локализуются в легких; два (трематода *Opisthoglyphe ranae* и нематода *Oswaldocruzia filiformis*) – в кишечном тракте, и один (трематода *Pleurogenes intermedius*) – в мочевом пузыре, полости тела, соединительных тканях, нижней части толстого кишечника.

Объектом нашего исследования сезонной динамики стала нематода *Oswaldocruzia filiformis*, паразитирующая в тонком кишечнике лягушек. Это один из фоновых видов паразитов, интенсивность инвазии которым лягушек достаточно высока. Кроме того, освальдокруция может служить экологическим индикатором как образа жизни хозяина (популяции *R.arvalis* в целом или отдельных биотопических и половозрастных группировок лягушек), так и отдельных биотических и абиотических факторов пойменных биотопов. Как и все представители семейства Trichostrongylidae, *O.filiformis* отличается активными личиночными стадиями, претерпевающими линьки во внешней среде, и миграцией инвазионных ЛЗ вверх по травянистым растениям для увеличения вероятности заражения

хозяина. Кроме того, по нашим наблюдениям, насекомые и их личиночные формы принимают активное участие в циркуляции *O.filiformis* среди амфибий [6].

В желудках лягушек, особенно крупных, мы часто находили остатки растительной пищи насекомых, в том числе гусениц, пищеварительный тракт которых был заполнен свежей и частично переваренной зеленью. Нередко после переваривания в желудке лягушки внешней оболочки гусеницы в кишечник попадала большая масса травы (что даже создавалось впечатление, что эта трава съедена самой лягушкой). В этой растительной массе, попадающей в кишечник лягушки через гусениц, в некоторых случаях находились инвазионные личинки освальдокруций.

С учетом того, что гусеницы и другие растительные насекомые могут потреблять не только личинок *O.filiformis*, но и ларвальные стадии других нематод, в том числе стронгилят копытных, то последние при попадании с насекомыми в желудок лягушки элиминируются в неспецифическом хозяине. И в трофической цепи: трава – гусеницы – лягушки отложен механизм диссеминации *O.filiformis*, но в то же время может происходить частичная элиминация инвазионных личинок пастбищных стронгилят скота. Это позволяет предполагать, что питание лягушек является одним из многих биотических факторов оздоровления пастбищ от гельминтов.

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 [7]. Видовой статус гельминтов устанавливали по описаниям и ключам, опубликованным в монографии К.М. Рыжикова с соавт. [8]. 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). Количественные данные обрабатывали статистическими методами [9].

Результаты и их обсуждение

Сопоставление сезонной динамики показателей зараженности остромордой лягушки нематодой *O. filiformis* в течение нескольких лет свидетельствует о том, что распространение гельминта происходит практически в течение всего бесснежного периода. Но все же наиболее интенсивное заражение лягушек происходит весной, после выхода из состояния зимнего покоя, а также во второй половине лета и осенью, перед уходом на зимовку. Широкому распространению инвазии во второй половине лета способствует массовый выход лягушат-сеголеток, еще не зараженных нематодами. Инвазия лягушек на зиму целесообразна по причине зимовки нематод в хозяевах, которая в пойме целесообразна как способ пережить весенний паводок (а он явно был бы губителен для личиночных стадий по ряду причин).

Безусловно, сезонные изменения температуры воздуха и режима водоемов играют ведущую роль в формировании цирканнуальных ритмов как гельминтов, так и хозяев. И с учетом того, что речь идет о холоднокровных позвоночных, впадающих в длительное состояние покоя (близкого к анабиозу), то имеет смысл рассматривать динамику численности паразитов лишь в бесснежный период, когда лягушки активны. Сами гельминты (как по нашим, так и по литературным данным) переживают неблагоприятный зимний период в организме хозяина, что экологически рационально по ряду причин. Во-первых, нахождение во внутренней среде организма хозяина предохраняет их от перемерза-

ния, от которого не застрахованы яйца и личинки во внешней среде. Во-вторых, взрослые гельминты у всех видов холоднокровных и теплокровных позвоночных имеют сформированные адаптации к зимовке в хозяине, направленные на экономию вещества и энергии и перестройку своего метаболизма в соответствии с изменением метаболизма хозяина; в частности, у нематод лягушек отмечено уплощение тела и уменьшение содержания влаги. В-третьих, при весеннем подъеме уровня воды в водоемах (особенно поймах крупных рек) обычные местообитания лягушек на достаточно длительное время затопляются водой, что неблагоприятно и даже губительно для нематод.

Массовое пополнение популяции лягушек сеголетками происходит в конце июня – начале июля (хотя поздние сеголетки продолжают выходить до середины месяца). Это период, с одной стороны, «разбавления» популяции перезимовавших лягушек новыми, незараженными особями, с другой – наиболее благоприятный период для диссеминации инвазионного начала нематод за счет высокой плотности популяции, частого прямого и косвенного контакта особей, увеличения доли молодняка с меньшей резистентностью организма, преимущественного обитания лягушек на суше. Именно в это время идет массовое заражение нематодами (возможное только на суше), так что уже в августе показатели инвазии после июльского спада вновь испытывают подъем. В пользу того, что во второй половине лета формируется новая генерация *Oswaldocruzia filiformis*, свидетельствует и факт одновременного нахождения молодых и старых нематод у перезимовавших лягушек. Первая генерация формируется в конце весны – начале лета, вскоре, после паводка, заражает перезимовавших лягушек, частично или полностью сменяя к середине лета перезимовавшее поколение паразитов. Вторая генерация нематод, более растянутая во времени, заражает лягушек со второй половины июля по сентябрь (при теплой осени – почти до конца месяца), постепенно вытесняя весеннюю генерацию. Такая растянутость второй генерации во времени может быть связана с благоприятными условиями существования летом личиночных стадий.

Уровень показателей инвазии освальдокру-

циями во все годы исследования был достаточно высоким, особенно экстенсивность инвазии. Снижение численности и распространенности *O. filiformis* в середине лета обусловлен массовым метаморфозом головастиков и появлением незараженных сеголеток, для которых контакт с инвазионными стадиями нематод возможен только на суше. Колебания численности (показателями которой являются интенсивность инвазии и индекс обилия) по отдельным годам могут быть обусловлены как изменениями абиотических условий в пойменных биотопах, так и изменением экологии самих хозяев (динамикой половозрастного состава, большими или малыми миграциями).

Ход сезонной динамики численности и распространенности освальдокруции в пойменной популяции остромордой лягушки в 2005-2012 гг. во многом повторяет таковой в середине и конце 80-х гг. [4] – лишь с определенными различиями в уровне зараженности и его изменений по отдельным месяцам.

Так, в 2005 г. (данные имелись лишь с начала июля) показатели зараженности лягушек *O. filiformis* испытывали снижение в конце июля, когда в выборке оказались в основном лягушата-сеголетки (ранние и поздние). В конце августа произошел новый подъем инвазии лягушек нематодой – за счет массового заражения сеголеток. В 2005 г. была высокой экстенсивность инвазии – при сравнительно небольших значениях интенсивности инвазии и индекса обилия – то есть численных показателей зараженности нематодой.

В 2006 г. в первых числах июня уже был достигнут высокий уровень зараженности лягушек освальдокруциями, значительное снижение показателей произошло в начале июля, когда популяция пополнилась сеголетками. Постепенный подъем экстенсивности инвазии и индекса обилия происходил с конца июля по 3 сентября. Однако в выборке лягушек, добытой во второй половине сентября (что оказалось возможным в теплую осень), распространенность и особенно показатели численности нематоды снизились. Это могло быть обусловлено как отмиранием старых нематод перед уходом лягушек на зимовку, так и тем, что в поздней осенней выборке оказались в основном лягушата-сеголетки. Дело

в том, что любые возможности питания осенью используют мелкие незрелые лягушки с неразвитым жировым телом, особенно малорослые поздние сеголетки. А у них зараженность освальдокруциями могла оказаться ниже, особенно интенсивность инвазии, ввиду небольшого пространства в кишечнике и недостаточных трофических ресурсах организма. Возможно, по этой причине почти во все годы исследования интенсивность инвазии и индекс обилия освальдокруции в конце мая – начале июня обычно не ниже, чем в сентябрьских выборках. Кроме того, данный факт может свидетельствовать о том, что значительная часть освальдокруций в хозяевах благополучно переживает зиму, а распространение нематоды весной и в начале лета происходит очень быстро, особенно при коротком паводке или компенсаторном попуске воды на пойме.

Летом 2007 года лягушата сеголетки вышли рано (уже 19-20 июня), и в районе пойменных водоемов в это время отлавливались исключительно сеголетки, свободные от нематод. Экстенсивность инвазии лягушек освальдокруцией колебалась примерно в тех же пределах, что и в 2006 г., но с более резким снижением во время массового метаморфоза сеголеток. Интенсивность инвазии в 2006 и 2007 гг. существенно не различалась, однако индекс обилия (среднее число нематод на одну лягушку данной выборки) снизился почти вдвое. В 2008 г. испытали снижение как экстенсивность инвазии, так и показатели численности освальдокруций. В 2009 г. показатели зараженности лягушек *O. filiformis* продолжали снижаться, оставаясь примерно на таком же уровне в летний сезон 2010 года. Однако интенсивность инвазии в отдельные месяцы была значительной – в основном за счет высокой численности нематоды у крупных старых лягушек. В 2011 и 2012 г. как экстенсивность инвазии, так и индекс обилия *O. filiformis* возросли – примерно до уровня 2007-2008 гг.

Снижение индекса обилия *O. filiformis* в середине лета, связанное с «разбавлением» популяции лягушек незараженными сеголетками, не всегда сопровождается снижением интенсивности инвазии (а в отдельные годы, судя по данным таблицы, отмечается даже повышение этого показателя в июне-июле). Этот факт сви-

детельствует о том, что ранее отмеченные две волны зараженности нематодой, обусловленные формированием двух генераций паразита за бесснежный сезон, не имеют столь четкой выраженности. Распространение освальдокруции, видимо, происходит в течение всего летнего сезона, как это отмечал М.Бейкер [10] в отношении *Oswaldocruzia pipiens* у лягушек *Rana sylvatica* в Америке. Но все же данный автор указывал, что начало осенней инвазии приурочено к окончанию метаморфоза у амфибий: плотность популяции хозяина увеличивается, появляются наиболее благоприятные возможности для заражения лягушек на зиму.

По-видимому, отмеченное нами в отношении *R.arvalis* повышение зараженности старых лягушек освальдокруциями в июне-июле является концентрацией половозрелых гемипопуляций нематоды для диссеминации инвазионных элементов во внешнюю среду к моменту массового метаморфоза сеголеток. При этом к осени происходит также реинвазия взрослых лягушек молодыми *O.filiformis*, которые будут переживать в хозяине зиму. В пользу этого предположения свидетельствует тот факт, что в конце июля и начале августа в кишечниках зимовавших лягушек старше года обнаруживаются как молодые, так и старые нематоды. Однако уже к концу августа или началу сентября гемипопуляции гельминтов представлены в основном молодыми зрелыми особями, но самки накануне зимовки продуцируют мало яиц.

Годовая динамика численности освальдокруций может быть обусловлена колебаниями численности самих хозяев. В пойменных биотопах основным хозяином *O.filiformis* является остромордая лягушка, прыткая ящерица встречается редко (она чаще отлавливалась на надпойменных террасах и в степных биотопах). В этой связи очевидно, что данный полигостальный паразит эксплуатирует популяцию только одного вида хозяев, а значит, его численность будет зависеть от численности и плотности популяций остромордой лягушки в припойменных биотопах.

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 увеличи-

валась 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. В 2007 и первой половине лета 2008 г. гаплометра регистрировалась в основном у сеголеток и годовиков – в количестве до 50 экз. в одной особи. Интенсивно зараженные лягушки проигрывали в линейном росте и упитанности, и, вероятно, значительная их часть не могла пережить зиму. Преимущественная зараженность именно этих 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. Проведенное исследование межвидовых отношений паразитов лягушки не показало существенного антагонизма между освальдокруцией и гаплометрой. Однако в течение 2007-2009 гг. численность лягушек самых младших возрастных групп сократилась – не в последнюю очередь ввиду патогенного влияния гаплометры – крупного гельминта, питающегося в легких кровью.

В 2010 г. численность гаплометры несколько снизилась, как и в начале лета было заметно снижение общей численности и плотности популяции лягушек. Однако в середине лета 2010 г. в припойменных биотопах отмечалось большое количество крупных половозрелых амфибий. Не исключено, что часть этих взрослых лягушек были мигрантами, пришедшими на освобожденное место при сокращении численности исследуемой припойменной популяции *Rana arvalis*. Однако зараженность этих крупных лягушек была не выше, а порой даже ниже, чем обычно у

мелких годовиков и сеголеток в пойменной популяции. Логично предположить, что при миграции происходит снижение зараженности (за счет короткого жизненного цикла освальдокруции) и потеря значительного количества инвазионных элементов в неблагоприятных биотопах. Но вместе с тем при миграциях происходит обмен генами в популяциях паразитов, в пользу чего может свидетельствовать ситуация, сложившаяся в пойменных биотопах в летний сезон 2012 г.

Весной 2012 г. на р. Иртыш не было ни естественного паводка, ни компенсаторного попуска воды, пойменные биотопы были сухими, и до июня лягушек не отмечалось. Подавляющее большинство отловленных летом лягушек были крупными половозрелыми экземплярами, и, видимо, мигрантами. Сеголеток почти не было, что могло быть связано с неблагоприятными условиями для икрометания лягушек. Численные показатели инвазии отловленных лягушек освальдокруцией в течение летних месяцев менялись мало. Но именно в 2012 г. были достигнуты максимальные размеры *O. filiformis* – как самцов, так и самок (данные в печати).

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.

Предположение о миграциях лягушек в летний сезон 2010 и 2012 гг. косвенно подтверждается тремя фактами. Во-первых, именно в эти годы и именно у крупных взрослых лягушек регистрировались находки трематоды *Pleurogenes intermedius*, которая в 80-е годы отмечалась с небольшой частотой, была достаточно распространена в припойменном биотопе в 2006 г. и до 2010 г. не отмечалась ни разу даже при

многочисленных сборах амфибий. Во-вторых, в отдельные месяцы соотношение полов в выборках зрелых лягушек существенно менялось – либо это были преимущественно самцы, либо почти одни самки. В-третьих, в 2010 и 2012 гг. крупные взрослые амфибии, многочисленные с конца июля по начало или середину августа, затем исчезали, а в осенних сборах оказывались преимущественно сеголетки и годовики. Кроме того, в августе 2012 г. в пойме р. Иртыш в районе Южного водозабора отловлен единственный экземпляр годовалой озерной лягушки (*Rana ridibunda*), которая за все годы исследования не отлавливалась и не отмечалась в пойменных биотопах в окрестностях г. Павлодара.

Половозрастной состав популяции лягушек играет важную, но не всегда ведущую роль в формировании сезонной и годовой динамики численности. Очевидно, что сеголетки лягушек, недавно прошедшие метаморфоз, еще не заражены освальдокруциями, и инвазия этой возрастной группы происходит уже только к осени. Причиной этого является экология самих нематод, у которых распространение инвазионных элементов происходит только на суше и совершенно исключено – в водной среде.

С учетом того, что крупные лягушки старших возрастных групп обычно выше заражены *O. filiformis* по сравнению с мелкими неполовозрелыми амфибиями [4, 11], увеличение доли старых лягушек в отдельные периоды приводило к повышению интенсивности инвазии и индекса обилия. Приуроченность обилия освальдокруций к крупным лягушкам обусловлена, вероятно, как значительным пространством и трофическими ресурсами организма хозяина и органа локализации, так и тем, что, по нашим наблюдениям, крупные взрослые амфибии чаще держатся на участках с травянистой растительностью, где вероятность инвазии *O. filiformis* значительно выше. Однако в отдельные месяцы 2010 и 2012 гг. крупные зрелые лягушки-мигранты были не всегда интенсивно заражены нематодой. И, безусловно, такие события, как уменьшение или полное отсутствие паводка или компенсаторного попуска воды на пойменных лугах, вызывают существенные изменения в структуре и динамике популяций как самих амфибий, так и их паразитов.

Таблица – Сезонная динамика показателей зараженности остромордой лягушки нематодой *Oswaldocruzia fliformis* в припойменных биотопах

Дата сбора	Объем вы-борки	Число зара-женных лягу-шек	Доля зараженных лягушек (%)	Число гель-минтов	Индекс обилия	Интен-сивность инвазии	Дисперсия
2005 г.							
Начало июля	31	21	67,74±8,40	138	4,45±1,21	6,57	45,72
30 июля	26	12	46,15±9,78	63	2,42±0,71	5,25	12,97
Август 2005 г.	27	19	70,37±8,79	86	3,18±0,69	4,53	12,695
2005 г. в целом	87	53	60,92±5,23	288	3,31±0,53	5,43	24,589
2006 г.							
1.06.06	26	19	73,08±8,70	189	7,27±1,39	9,95	50,045
3-11.07.06	33	17	51,51±8,70	36	1,09±0,36	2,12	4,2102
28-30.07.06	25	19	76,0±8,54	79	3,16±0,53	4,16	7,057
18.08.06	27	24	88,89±6,05	212	7,85±1,16	8,83	36,439
3.09.06	39	38	97,44±2,53	390	10,0±1,40	10,26	76,368
17-30.09.06	40	32	80,0±6,32	249	6,225±0,92	7,78	34,1788
2006 г. в целом	190	149	78,42±2,98	1155	6,08±0,49	7,75	44,9408
2007 г.							
2.06.07	33	30	90,91±5,004	399	12,09±1,92	13,30	122,1477
20.06.07	21	0	0	0	0	0	0
6.07.07	28	4	14,29±6,61	6	0,21±0,11	1,50	0,32275
4-5.08.07	34	17	50,0±8,57	41	1,21±0,27	2,41	2,4715
24.08-1.09.07	39	28	71,79±7,21	121	3,103±0,67	4,32	17,3050
18.09.07	24	17	70,83±9,28	107	4,46±1,07	6,29	27,5634
2007 г. в целом	179	96	53,63±3,73	674	3,765±0,52	7,02	47,6413
2008 г.							
28.05.08	34	30	88,23±5,53	128	3,76±0,65	4,27	13,7682
16-20.06.08	25	0	0	0	0	0	0
17.07.08	27	19	70,37±8,79	66	2,44±0,55	3,47	8,0247
15.08.08	30	19	63,33±8,80	74	2,47±0,56	3,89	9,2489
30.08-17.09.08	29	26	89,65±5,66	216	7,45±1,54	8,31	66,5921
2008 г. в целом	145	94	64,83±3,96	484	3,34±0,42	5,15	25,60304
2009 г.							
21.05-3.06.09	32	26	81,25±6,90	167	5,22±1,18	6,42	43,0459
21-24.06.09	30	9	30,0±8,37	82	2,73±0,95	9,11	26,3289
17.07.09	32	14	43,75±8,77	32	1,0±0,24	2,29	1,8125

Продолжение таблицы

8.08.09	28	12	42,86±9,35	33	1,18±0,35	2,75	3,2895
18.08.09	30	19	63,33±8,80	81	2,70±0,53	4,26	8,21
6.09-17.10.09	49	32	65,31±6,80	112	2,29±0,38	3,5	7,0204
2009 г. в целом	201	112	55,72±3,504	507	2,52±0,285	4,53	16,2694
2010 г.							
Апрель-май 2010	31	20	64,52±8,59	71	2,29±0,45	3,55	6,1415
22-27.06.10	30	15	50,0±9,13	98	3,27±1,06	6,5333	32,6622
19-20.07.10	24	9	37,50±9,88	22	0,92±0,28	2,4444	1,8264
Август-сентябрь 2010	31	19	61,29±8,75	90	2,903±0,88	4,7368	23,1197
2010 г. в целом	116	63	54,31±4,625	281	2,42±0,39	4,4603	17,3647
2011 г.							
22-25.05.11	24	22	91,67±5,64	159	6,625±1,13	7,2273	29,65104
20.06.11	37	13	35,13±7,85	111	3,0±1,26	8,5385	57,3513
20.07.11	24	16	66,67±9,62	50	2,08±0,43	3,125	4,3264
12-21.08.11	29	17	58,62±9,15	64	2,21±0,53	3,7647	8,0262
4.09.11	28	18	64,29±9,05	64	2,29±0,53	3,5556	7,7041
2011 г. в целом	142	86	60,56±4,101	448	3,15±0,43	5,2093	26,4126
2012 г.							
2.06.12 г.	30	23	76,67±7,72	88	2,93±0,54	3,826	8,32889
27.06.12	33	26	78,79±7,12	97	2,94±0,504	3,7308	8,11754
21.07.12	26	18	69,23±9,05	106	4,08±1,12	5,8889	31,5325
12-13.08.12	27	21	77,78±8,001	90	3,33±0,74	4,2857	14,4444
Сентябрь 2012 г.	20	13	65,0±10,66	62	3,10±1,04	4,7692	20,69
2012 г. в целом	136	101	74,26±3,75	443	3,26±0,34	4,3861	15,9264

Сезонная и годовая динамика численности гельминтов с одинаковой локализацией свидетельствует в пользу того, что межвидовой антагонизм паразитов является одним из существенных факторов формирования сезонной динамики и приводит к такому распределению гельминтов, при котором достигается наиболее рациональная эксплуатация ими популяции лягушек. Так, в бесснежный сезон 2006 г. из паразитов пищеварительного тракта численность нематоды *O. filiformis* была высокой в начале лета, когда отсутствовала трематода *O. ranae*. Затем, после снижения показателей зараженности в начале июля (при пополнении популяции се-

голетками), численность освальдокруций увеличилась в конце июля, достигла весеннего уровня во второй половине августа, а пика – в начале сентября. Опиштиоглифе достигла значительных показателей численности и встречаемости во второй половине августа – начале сентября и еще более возросла во второй половине сентября, тогда как в выборках, сделанных с 17 по 30 сентября, численность освальдокруций снизилась. В 2005-2006 и 2009 гг. была высокой зараженность лягушек кишечной трематодой *Opisthioglyphe ranae*, которая могла быть трофическим и пространственным конкурентом освальдокруции.

Литература

- 1 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Зараженность гельминтами остромордой лягушки *Rana arvalis* в Казахском Мелкосопочнике. – Деп. в КазгосИНТИ 12.08.93 г., № 3971-Ка93.
- 2 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Гельминты амфибий в степной и лесостепной зонах Казахстана. – Деп. в КазгосИНТИ 12.08.93 г., № 3969-Ка93.
- 3 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Rhabdias bufonis* в Среднем Прииртышье. – Деп. в ВИНТИ, 1988 г., № 4146-В88. – 17 с.
- 4 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Oswaldocruzia filiformis* в Среднем Прииртышье. – Деп. в ВИНТИ, 1988 г., № 4147-В88. – 27 с.
- 5 Ваккер В.Г., Тарасовская Н.Е. Биология *Opisthioglyphe ranae* в Среднем Прииртышье. – Деп. в ВИНТИ, 1988 г., № 4148-В88. – 21 с.
- 6 Титов С.В., Тарасовская Н.Е. Роль растительноядных насекомых в инвазии лягушек трихостронгилидой *Oswaldocruzia filiformis* //Материалы Международной научно-практической конференции «Биологические, медицинские и психолого-педагогические проблемы адаптации», Павлодар, 22-23 января 2009 г. – Павлодар, 2009. – С. 103-106.
- 7 Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: Колос, 1983. – 208 с.
- 8 Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
- 9 Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
- 10 Baker M.R. Development and transmission of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians // Parasitology. – 1978. – V. 4.
- 11 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.

References

- 1 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Zarazhennost' gel'mintami ostromordoj l'jagushki *Rana arvalis* v Kazahskom Melkosopochnike. – Dep. v KazgosINTI 12.08.93 g., № 3971-Ka93.
- 2 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Gel'minty amfibij v stepnoj i lesostepnoj zonah Kazahstana. – Dep. v KazgosINTI 12.08.93 g., № 3969-Ka93.
- 3 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Biologija *Rhabdias bufonis* v Srednem Priirtysh'e. – Dep. v VINITI, 1988 g., № 4146-V88. – 17 p.
- 4 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Biologija *Oswaldocruzia filiformis* v Srednem Priirtysh'e. – Dep. v VINITI, 1988 g., № 4147-V88. – 27 p.
- 5 Vakker V.G., Tarasovskaja N.E. Biologija *Opisthioglyphe ranae* v Srednem Priirtysh'e. – Dep. v VINITI, 1988 g., № 4148-V88. – 21 p.
- 6 Titov S.V., Tarasovskaja N.E. Rol' rastitel'nojadnyh nasekomyh v invazii l'jagushhek trihostrongilidov *Oswaldocruzia filiformis* //Materialy Mezhdunarodnoj nauchno-prakticheskoj konferencii «Biologicheskie, medicinskie i psihologo-pedagogicheskie problemy adaptacii», Pavlodar, 22-23 janvarja 2009 g. – Pavlodar, 2009. – P. 103-106.
- 7 Kotel'nikov G.A. Gel'mintologicheskie issledovanija zhivotnyh i okruzhajushhej sredy. – M.: Kolos, 1983. – 208 p.
- 8 Ryzhikov K.M., Sharpilo V.P., Shevchenko N.N. Gel'minty amfibij fauny SSSR. – M.: Nauka, 1980. – 279 p.
- 9 Lakin G.F. Biometrija. – M.: Vysshaja shkola, 1980. – 293 p.
- 10 Baker M.R. Development and transmission of *Oswaldocruzia pipiens* Walton, 1929 (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibians // Parasitology. – 1978. – V. 4.
- 11 Tarasovskaja N.E. Populjacionnaja jekologija gel'mintov teplokovnyh i holodnokrovnyh pozvonochnyh v jekosistemah i agrocenozah nekotoryh regionov Kazahstana. Dis. ... dokt. biol. nauk: 03.00.19. – Almaty: NIVI AO «KazAgroInnovacija», 2007. – 281 p.