

Тарасовская Н.Е.

Павлодарский государственный педагогический институт, Казахстан, г. Павлодар

Межвидовые взаимодействия нематод *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis* у остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш

Tarassovskaya N.E.

Pavlodar state pedagogical institute, Kazakhstan, Pavlodar

Interspecific interaction between nematodes *Rhabdias bufonis* and *Oswaldocruzia filiformis* in moor frog from flood-land landscapes of Irtysh river

Тарасовская Н.Е.

Павлодар мемлекеттік педагогикалық институты, Қазақстан, Павлодар қ.

Ертіс өзені биотопының жағалауындағы үшкіртұмсық бақаның *Rhabdias bufonis* және *Oswaldocruzia filiformis* нематодаларының тұраралық арақатынастары

Межвидовые взаимодействия 2 видов нематод остромордой лягушки с разной локализацией – *Rhabdias bufonis* в легких и *Oswaldocruzia filiformis* в кишечнике – изучали по итогам сборов 2015 года методом морфометрического анализа. Кишечные нематоды *O. filiformis* в большей мере влияли на размеры легочных паразитов *R. bufonis*: последние заметно уменьшали размеры тела в присутствии значительного количества освальдокруций. Самцы *O. filiformis* практически не реагировали на число рабдиасов в одном хозяине, самки имели максимальные размеры при среднем количестве рабдиасов. Рабдиасы уменьшали размеры в присутствии большого числа кишечных нематод, однако имели максимальную длину и ширину в наиболее многочисленных гемипопуляциях. Сопоставление численности нематод остромордой лягушки *R. bufonis* из легких и *O. filiformis* из тонкого кишечника при совместном и раздельном паразитировании показало, что гастроинтестинальная нематода имеет значительную количественную приуроченность к присутствию легочной. Рабдиас индифферентно реагирует на присутствие освальдокруций. При отсутствии других видов гельминтов численность обоих нематод позитивно приурочена друг к другу. В присутствии других видов паразитов *O. filiformis* в еще большей мере тяготеет к *R. bufonis*.

Ключевые слова: остромордая лягушка, кишечные и легочные нематоды, межвидовые отношения, локализация гельминтов, морфометрический анализ, размеры тела, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*.

Interspecific interaction between 2 nematodes species – *Rhabdias bufonis* in lung and *Oswaldocruzia filiformis* in small intestine we studied by the results of 2015 year field data by morphological measurement. Intestinal nematodes *O. filiformis* influences to the measurements of lung parasites *R. bufonis* in more degree: last worms appreciably decreased their absolute sizes in presence of considerable quantity of *O. filiformis*. Males of *O. filiformis* almost non-reacted to the number of *R. bufonis*, females had maximal sizes with middle *R. bufonis* quantity. *R. bufonis* decreased their sizes in the presence of large quantity of intestinal nematodes, but lung nematodes had maximal length and width in most numerous semi-populations. Intestinal and lung helminthes are on the different trophic levels: the first consume a part of host's food, but the second are on the level of predator feeding the tissue (blood). Host's organism more difficulty restores the lost tissue than the food from gastro-intestinal tract consumed by parasites. Consequently intestinal helminthes which are on the lower trophic level usually significantly limited plastic and energetic requires of tissue parasites than the other way round. The comparison of moor frog nematodes quantity – *R. bufonis* in lung and *O. filiformis* in small intestine with separated and together presence in general selection showed that the intestinal nematode had considerable reliable quantitative arranging to the composition of lung parasites. *R. bufonis* is indifferent to the presence of *O. filiformis*. In absence of other worm species the quantity of both nematodes species positively arranged each to other. In presence of other parasites *O. filiformis* had the most gravitation to *R. bufonis*.

Key words: moor frog, intestinal and lung nematodes, interspecific interactions, helminthes' location, morphological measurement analysis, body sizes, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*.

Морфометриялық анализ әдісімен әртүрлі орналасқан үшкіртұмсық бақаның нематодасының 2 түрінің тұраралық арақатынасы – *Rhabdias bufonis* өкпесінде және *Oswaldocruzia filiformis* ішегінде – 2015 жылғы жинақтың қорытындысы бойынша зерттелді. *O. filiformis* ішек нематодалары *R. bufonis* өкпе нематодаларына үлкен әсер етті: соңғылары освальдокруцияның саны басым болған кезде денесінің абсолюттік көлемін кішірейтті. Бір иедегі *O. filiformis* аталықтары рабдиас санына жауап қайтарған жоқ, аналықтары рабдиастардың орта санында максималды көлемге ие болды. Рабдиастар ішек нематодаларының саны көп болған кезде өз көлемін кішірейтіп отырды, алайда көптеген гемипопуляцияның көп жағдайында ұзындығы мен ені максималды болды. Сонымен, әр түрдің гельминттерінің белгілі бір саны иесінің резистентігінің механизміне төтеп беруге және организм ресурстарына қол жеткізуге көмектескен деп айтуға болады. Үшкіртұмсықты бақалар *R. bufonis* өкпесінің және *O. filiformis* аш ішегінің нематодтар санының бірегей және жекелей паразиттену барысында жалпы салыстырмаларының талғауы, гастроинтестиналды нематода айтарлықтай статистикалық анық көлемді өкпенің қатысуымен болғанын көрсетті. Рабдиас освальдокруцияның болуына бейтарап жауап береді. Басқа гельминттер түрінің болмауынан екі түрлі нематодтар саны бір-біріне позитивті ұштастырылған. Басқа паразиттер қатысуынан *O. filiformis* *R. bufonis*-ке тартылады.

Түйін сөздер: үшкіртұмсық бақа, ішек және өкпе нематодалары, тұраралық қатынас, морфометриялық анализ, дене көлемі, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*.

**МЕЖВИДОВЫЕ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ
НЕМАТОД *RHABDIAS
BUFONIS* И
*OSWALDOCRUZIA
FILIFORMIS* У
ОСТРОМОРДОЙ
ЛЯГУШКИ
В ПРИПОЙМЕННЫХ
БИОТОПАХ РЕКИ
ИРТЫШ**

У остромордой лягушки в пойме р. Иртыш в Павлодарской области в массовом количестве встречаются 4 вида половозрелых гельминтов: нематода *Rhabdias bufonis* и трематода *Haplometra cylindracea* в легких, нематода *Oswaldocruzia filiformis* и трематода *Opisthioglyphe ranae* – в тонком кишечнике. Трематода *Pleurogenes intermedius*, локализуемая в мочевом пузыре, довольно редка и отмечается у лягушек не ежегодно.

В бесснежный период 2015 года зараженность лягушек нематодами была достаточно высока, причем отмечены многие десятки бинарных сочетаний *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis*, что позволило на полевых данных исследовать взаимодействия двух гельминтов одного класса с разной локализацией. Для этого был выбран метод морфометрического анализа, поскольку размеры тела являются непосредственным отражением удовлетворения пластических и энергетических потребностей паразитов в различных условиях и сочетаниях друг с другом. Ранее размеры тела гельминтов как индикатор межвидовых и внутривидовых отношений использовались разными авторами в отношении различных систем паразит-хозяин: цестод грызунов [1], аскарид, эзофагостом и трихоцефалов в кишечнике свиней [2], аскаридий и гетеракисов у домашней птицы [3], [4], [5]. Автором настоящей статьи морфометрический анализ неоднократно применялся при изучении взаимодействий различных видов гельминтов у остромордой лягушки [6], [7], [8], [9]. Н.Е. Тарасовская, Б.К. Жумабекова и Г.К. Сыздыкова [10], проанализировав динамику линейных размеров гельминтов при различных уровнях инвазии в нескольких разных системах паразит-хозяин, выявили несколько этапов взаимодействия паразитов одного или разных видов в освоении трофических ресурсов организма хозяина – с переходом от синергизма к антагонизму или наоборот, в зависимости от величины и доступности ресурсов.

Кроме того, взаимодействия двух нематод в нашем материале по остромордой лягушке изучались нами с помощью сопоставления их численности при совместном и раздельном паразитировании. Следует отметить, что данный подход к изучению межвидовых взаимодействий гельминтов – сопоставление

численности двух потенциальных видов-конкурентов при совместном и раздельном паразитировании, ранее практиковался Г.С. Марковым в отношении гельминтов бесхвостых амфибий [11] и воробьиных птиц [12], В.Г. Ваккером – применительно к гельминтам остромордой лягушки в нашем регионе [13], Э.В. Земляновой [14] при изучении взаимодействия гельминтов у крапчатого суслика. Н.Б. Ромашова с соавт. [15], проанализировав взаимные влияния цестоды *Catenotaenia cricetorum* и нематоды *Heligmosomoides glareoli* в кишечнике рыжей полевки, пришли к выводу о значительной роли межвидового антагонизма в ограничении численности гельминтов и существовании трех пороговых уровней взаимодействия с определенными величинами снижения интенсивности инвазии.

И, таким образом, этот метод, апробированный различными исследователями, является наиболее универсальным и корректным для полевых исследований. Именно его мы взяли за основу в нашей работе, а также произвели оценку частоты совместной встречаемости видов паразитов в одной особи хозяина и доли паразитов в каждом сочетании по предложенной нами методике.

Исследования межвидовых взаимодействий гельминтов в естественных экосистемах были и остаются актуальными – как в академическом, так и в прикладном аспекте. Во-первых, изучение и сопоставление взаимодействий симбионтов в различных системах паразит-хозяин даст возможность обширного анализа различных экофизиологических факторов, влияющих на систему, а в итоге – обеспечит появление обобщающих, концептуальных работ по межвидовым взаимодействиям паразитических и свободноживущих организмов. Во-вторых, экстраполяция полученных результатов на практически значимые виды хозяев позволит выявить роль взаимодействий паразитов и патогенов между собой в патофизиологических и компенсаторных реакциях организма хозяина. В-третьих, паразиты, и особенно фоновых видов диких животных, являются важнейшими биоиндикаторами экологических и техногенных влияний, поскольку они стоят на трофической лестнице выше своих хозяев и своим состоянием отражают физиологический баланс животного в определенных условиях существования. Остромордая лягушка является фоновым видом в пойменных биотопах реки Иртыш, а также других стациях Павлодарской области, и ее паразитоценоз представляет собой удобную

модель для изучения межвидовых отношений гельминтов в хозяине.

Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы было изучение межвидовых отношений двух видов нематод с различной локализацией у остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш по итогам полевых сборов 2015 года – с использованием различных методик, основанных на морфометрическом анализе, сопоставлении численности и встречаемости исследуемых видов паразитов.

Материалы и методы исследований

В бесснежный период (с конца апреля до начала октября) 2015 г. в пойме р. Усолка (небольшой правобережной протоки р. Иртыш в окрестностях г. Павлодара) были сделаны сборы остромордой лягушки общей численностью 224 экз.

Добытых амфибий подвергали полному гельминтологическому вскрытию по общепринятым методикам [16]. Для оценки межвидовых взаимодействий нематод их гемипопуляции группировали в зависимости от количества представителей каждого вида. У *O. filiformis* с помощью окуляр-микрометра микроскопа МБС-10 (Лыткаринский завод оптического стекла, Московская область, РФ (ныне ОАО «ЛЗОС»), 1980 г., серия 090096) с известной ценой деления измеряли следующие параметры: длина тела, максимальная ширина, длина пищевода, длина хвоста, расстояние до вульвы у самок, длина, ширина, длина пищевода и длина спиккулы у самцов. У нематод *R. bufonis*, представленных партеногенетическими самками, измеряли те же структуры, что и у самок освальдокруций. Количественные данные обрабатывали статистическими методами [17].

Для оценки межвидовых отношений гельминтов мы брали за основу методики Г.С. Маркова [11, 12] и В.Г. Ваккера [13], сопоставляя численность нематод в бинарном сочетании и при отсутствии другого вида гельминтов. При достаточно обширном материале за 2015 г. нам удалось провести сопоставление численности двух исследуемых видов нематод в моноинвазии и бинарном сочетании (без других видов гельминтов), а также при совместном и раздельном паразитировании в присутствии других видов червей. При определении зависимости численности червей от присутствия другого вида паразитов применяли критерий Пирсона « χ^2 » (хи-квадрат) [17].

Знак и степень отклонения теоретического обилия от фактически наблюдаемого определяли при помощи показателя степени приуроченности относительного обилия Ю.А. Песенко F_{ij} [18] по формуле:

$$F_{ij} = \frac{\frac{n_i}{Nj} - \frac{n - n_i}{N - Nj}}{\frac{n_i}{Nj} + \frac{n - n_i}{N - Nj}},$$

где n_i – фактическое обилие вида в i -ой выборке гельминтов из Nj хозяев; n – общее число гельминтов из всех N особей хозяев. При $F_{ij} = -1$ выборка хозяина полностью “отвергается” гельминтом, при $F_{ij} = +1$ – полностью “предпочитается”; при показателе приуроченности, близком к нулю, паразит индифферентен к данной группе хозяев.

Кроме того, мы рассчитывали и другие показатели численности гельминтов при совместном и раздельном паразитировании: интенсивность инвазии (среднее число гельминтов на одну особь хозяина в данном сочетании) и долю червей в данном сочетании – от общего количества гельминтов в исследованной годовой выборке.

Для сравнения фактической и ожидаемой совместной встречаемости гельминтов мы сравнивали долю хозяев, зараженных данным сочетанием, и теоретическую долю совместной встречаемости легочных гельминтов. Последнюю рассчитывали путем перемножения долей зараженности хозяев каждым гельминтом (в долях единицы) – исходя из того, что вероятность одновременного события равна произведению вероятностей.

Кроме того, мы подсчитывали долю червей в каждом сочетании, а также долю сочетаний гельминтов (бинарное сочетание, моноинвазия данным видом) среди зараженных хозяев. Эти показатели в определенной мере отражают тенденцию совместной или раздельной встречаемости двух видов гельминтов – независимо от их причин (среди которых может быть как межвидовой антагонизм, так и приуроченность к разным биотопам, половозрастным группам лягушек и т.д.).

Результаты исследований и их обсуждение

При изучении взаимодействия нематод *R.bufo* и *O.filiformis* между собой мы срав-

нивали их абсолютные размеры в бинарном сочетании (в отсутствие трематод) при различных уровнях зараженности каждым паразитом. Как видно из таблиц 1 и 2, легочные нематоды *R.bufo* достигали максимальных размеров при паразитировании десятков экземпляров рабдиасов с единичными освальдокруциями. Наоборот, единичные экземпляры *R.bufo* при высоком уровне зараженности *O.filiformis* имели наиболее мелкие размеры.

У самок *O.filiformis*, как видно из таблицы 3, максимальные размеры тела отмечены в сочетании с 6-10 экз. легочных нематод, с заметным снижением при 11-15 и увеличением при 16 и более экз. рабдиасов. Однако две последние выборки включают нематод из одной гемипопуляции, и их размеры могли в большей мере зависеть от ресурсов и индивидуальной резистентности организма хозяина, нежели от межвидовых влияний паразитов.

Таким образом, кишечные нематоды *O.filiformis* в большей мере влияли на размеры легочных паразитов *R.bufo*: последние заметно уменьшали абсолютные размеры тела в присутствии значительного количества освальдокруций. Самцы *O.filiformis* практически не реагировали на число рабдиасов в одном хозяине, самки имели максимальные размеры при среднем (не минимальном и не максимальном) количестве рабдиасов. Возможно, среднее количество гельминтов того и другого вида помогало преодолевать механизмы резистентности хозяина и способствовало освоению ресурсов организма.

Рабдиасы уменьшали свои размеры в присутствии большого числа кишечных нематод, однако имели максимальную длину и ширину в большинстве наиболее многочисленных гемипопуляций. Вероятно, значительное количество гельминтов одного вида способствовало преодолению иммунных реакций хозяина и делало доступными трофические ресурсы его организма. Но одновременное заражение большим количеством гастроинтестинальных паразитов (даже при малочисленных легочных) приводило к значительной нагрузке на организм хозяина, и, соответственно, уменьшению расходов вещества и энергии на каждую особь паразитов. *R.bufo*, многочисленные в 2015 г., в полной мере осваивали ресурсы организма хозяина при высокой зараженности и достигали максимальных размеров, тогда как межвидовая конкуренция с гастроинтестинальными нематодами оказывалась сильнее внутривидовой и оказывала отрицательное влияние на размеры гельминтов.

Таблица 1 – Размеры легочных партеногенетических самок *Rhabdias bufonis* от остромордой лягушки в 2015 г. в бинарном сочетании с освальдокруцией в зависимости от количества того и другого вида гельминтов

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение, мм	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
От 1 до 15 экз. каждого вида нематод, n = 102	Длина	6,24±0,15	2,3688	3,6	10,0
	Ширина	0,233±0,004	0,001534	0,15	0,35
	Длина пищевода	0,371±0,005	0,002922	0,25	0,475
	Длина хвоста	0,126±0,002	0,000451	0,075	0,2
	Расстояние до вульвы	2,13±0,05	0,26573	1,2	3,4
От 16 до 50 рабдиасов, единичные освальдокруции; n = 147	Длина	7,22±0,13	2,40253	4,2	12,15
	Ширина	0,255±0,003	0,001755	0,175	0,35
	Длина пищевода	0,421±0,004	0,002602	0,3	0,55
	Длина хвоста	0,133±0,002	0,000418	0,075	0,175
	Расстояние до вульвы	2,46±0,043	0,27358	1,45	4,2
От 16 до 30 освальдокруций, единичные рабдиасы, n = 11	Длина	5,5±0,33	1,1165	4,4	7,5
	Ширина	0,234±0,01	0,0010341	0,2	0,3
	Длина пищевода	0,361±0,014	0,0019205	0,275	0,425
	Длина хвоста	0,127±0,007	0,000432	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	1,89±0,12	0,135545	1,6	2,6

Таблица 2 – Размеры *Rhabdias bufonis* от остромордой лягушки в 2015 г. в бинарном сочетании с освальдокруцией в зависимости от количества *Oswaldocruzia filiformis*

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение, мм	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
1-5 экз. <i>O. filiformis</i> , n = 127	Длина	7,20±0,15	2,9764048	4,1	12,15
	Ширина	0,253±0,0038	0,00185352	0,15	0,35
	Длина пищевода	0,410±0,0055	0,0038337	0,25	0,55
	Длина хвоста	0,135±0,0018	0,0004	0,1	0,2
	Расстояние до вульвы	2,45±0,052	0,33973441	1,4	4,2
6-10 экз. <i>O. filiformis</i> ; n = 97	Длина	6,60±0,135	1,7626235	3,85	8,8
	Ширина	0,243±0,004	0,00157498	0,15	0,3
	Длина пищевода	0,403±0,0044	0,0018784	0,3	0,5
	Длина хвоста	0,126±0,0021	0,000423	0,075	0,175
	Расстояние до вульвы	2,25±0,046	0,20131524	1,3	3,1
11-15 экз. <i>O. filiformis</i> , n = 25	Длина	5,75±0,30	2,1795667	3,6	8,5
	Ширина	0,225±0,0082	0,00161458	0,15	0,275
	Длина пищевода	0,339±0,01	0,0024	0,25	0,4
	Длина хвоста	0,119±0,0042	0,000431	0,075	0,15
	Расстояние до вульвы	1,99±0,101	0,245525	1,2	2,9

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение, мм	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
От 16 до 30 <i>O. filiformis</i> , n = 11	Длина	5,5±0,3341	1,1165	4,4	7,5
	Ширина	0,234±0,0101	0,00103409	0,2	0,3
	Длина пищевода	0,361±0,0139	0,0019205	0,275	0,425
	Длина хвоста	0,127±0,0066	0,000432	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	1,89±0,12	0,13554545	1,6	2,6

Таблица 3 – Размеры самок *Oswaldocruzia filiformis* от остромордой лягушки в 2015 г. в бинарном сочетании с *Rhabdias bufonis* в зависимости от числа легочных нематод

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение, мм	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
В бинарном сочетании с <i>R. bufonis</i> в целом; n = 85	Длина	12,23±0,297	7,43707	8,0	17,1
	Ширина	0,219±0,0034	0,000988	0,15	0,275
	Длина пищевода	0,470±0,0047	0,0018378	0,375	0,55
	Длина хвоста	0,129±0,0019	0,00029	0,1	0,175
	Расстояние до вульвы	4,12±0,099	0,828011	2,7	5,75
С 1-5 экз. <i>Rhabdias bufonis</i> ; n = 41	Длина	12,09±0,44	7,84536	8,2	16,3
	Ширина	0,218±0,0052	0,0011014	0,15	0,275
	Длина пищевода	0,469±0,0059	0,001391	0,4	0,525
	Длина хвоста	0,126±0,0024	0,000234	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	4,07±0,15	0,85064	2,8	5,5
С 6-10 экз. <i>Rhabdias bufonis</i> ; n = 23	Длина	13,104±0,58	7,35771	8,5	17,1
	Ширина	0,228±0,0067	0,000983	0,175	0,275
	Длина пищевода	0,475±0,0109	0,002614	0,375	0,55
	Длина хвоста	0,133±0,0044	0,000422	0,1	0,175
	Расстояние до вульвы	4,42±0,20	0,856077	2,8	5,75
С 11-15 экз. <i>Rhabdias bufonis</i> n = 9	Длина	10,24±0,63	3,13965	8,0	12,15
	Ширина	0,203±0,009	0,000694	0,175	0,25
	Длина пищевода	0,436±0,015	0,001892	0,375	0,5
	Длина хвоста	0,131±0,006	0,000278	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	3,46±0,21	0,362153	2,7	4,15
С более чем 16 экз. <i>Rhabdias bufonis</i> ; n = 12	Длина	12,53±0,87	0,27157	9,0	16,2
	Ширина	0,2208±0,0078	0,000663	0,175	0,25
	Длина пищевода	0,4896±0,0093	0,0009612	0,45	0,525
	Длина хвоста	0,1312±0,0047	0,000241	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	4,225±0,25	0,685682	3,0	5,4
С более чем 11 экз. <i>Rhabdias bufonis</i> ; n = 21	Длина	11,55±0,55	6,0475	8,0	16,2
	Ширина	0,213±0,006	0,0007262	0,175	0,25
	Длина пищевода	0,467±0,0101	0,0020208	0,375	0,525
	Длина хвоста	0,131±0,0035	0,000244	0,1	0,15
	Расстояние до вульвы	3,89±0,18	0,674226	2,7	5,4

Таблица 4 – Размеры самцов *Oswaldocruzia filiformis* от остромордой лягушки в 2015 г. в бинарном сочетании с *Rhabdias bufonis* в зависимости от числа легочных нематод

Объем и характер выборки	Параметр	Среднее значение, мм	Дисперсия	Лимиты	
				минимум	максимум
В бинарном сочетании с <i>R. bufonis</i> в целом; n = 87	Длина	8,07±0,15	1,85428	5,6	11,0
	Ширина	0,180±0,0028	0,0006748	0,125	0,25
	Длина пищевода	0,433±0,0042	0,0015452	0,35	0,525
	Длина спикулы	0,200±0,0012	0,00013077	0,168	0,224
В бинарном сочетании с 1-5 экз. <i>R. bufonis</i> ; n = 44	Длина	8,08±0,226	2,19528	5,85	11,0
	Ширина	0,178±0,0038	0,0006167	0,15	0,25
	Длина пищевода	0,432±0,0052	0,0011443	0,375	0,5
	Длина спикулы	0,201±0,0014	0,000082875	0,182	0,224
В бинарном сочетании с 6-10 экз. <i>R. bufonis</i> ; n = 20	Длина	8,06±0,36	2,48323	5,6	10,2
	Ширина	0,181±0,0083	0,0013076	0,125	0,225
	Длина пищевода	0,434±0,012	0,0026497	0,35	0,525
	Длина спикулы	0,202±0,0035	0,0002352	0,168	0,224
В бинарном сочетании с 11-15 экз. <i>R. bufonis</i> ; n = 9	Длина	7,78±0,29	0,69375	6,26	8,8
	Ширина	0,181±0,006	0,00027778	0,15	0,2
	Длина пищевода	0,425±0,0133	0,0014063	0,375	0,5
	Длина спикулы	0,193±0,0033	0,0000871111	0,182	0,210
В бинарном сочетании с 16 и более экз. <i>R. bufonis</i> ; n = 14	Длина	8,225±0,26	0,866058	6,6	9,6
	Ширина	0,187±0,0045	0,00026442	0,15	0,2
	Длина пищевода	0,439±0,0111	0,0016071	0,375	0,5
	Длина спикулы	0,198±0,0034	0,0001465	0,182	0,224
В бинарном сочетании с 11 и более экз. <i>R. bufonis</i> ; n = 23	Длина	8,05±0,19	0,812609	6,25	9,6
	Ширина	0,185±0,0035	0,0002693	0,15	0,2
	Длина пищевода	0,434±0,0083	0,001512	0,375	0,5
	Длина спикулы	0,196±0,0024	0,00012473	0,182	0,224

И все же, на наш взгляд, основной причиной таких взаимодействий *R. bufonis* и *O. filiformis* могла стать разная локализация и разные субстраты питания гельминтов, которые ставят этих гельминтов на разные трофические уровни. Они не являются прямыми пространственными и трофическими конкурентами, но оказывают опосредованное влияние друг на друга через организм хозяина. Определенный синергизм этих видов мог проявляться в преодолении иммунных барьеров и освоении трофических ресурсов организма хозяина. Отношения легочной и кишечной нематод, при их определенной взаимности складывались все же в пользу освальдокруций. Легочные гельминты, вызывая кровопотерю, приводят к усиленному потреблению пищи, чем

создают благоприятные условия для питания гастроинтестинальных паразитов. Но последние могут оказать лимитирующее влияние на паразитов органов дыхания – за счет потребления определенной доли пищевых субстанций, тормозя восстановительные процессы в тканях после питания гематофагов.

Если рассматривать субстанции питания гастроинтестинальных и тканевых паразитов, можно не без оснований предположить, что они находятся на разных трофических уровнях. Гельминты желудочно-кишечного тракта (не являющиеся гематофагами или потребителями тканей) питаются частично или полностью обработанной пищей, заставляя хозяина «делиться» с ними. И в какой-то мере они находятся почти на том же

уровне трофической пирамиды, что и хозяин (или чуть выше). Тканевые же паразиты, в том числе потребляющие кровь, стоят практически на уровне хищников, и, таким образом, находятся почти на порядок выше паразитов желудочно-кишечного тракта. И с физиологической точки зрения организму хозяина гораздо сложнее восстановить потерянные ткани, чем потребленную паразитами пищу в желудочно-кишечном тракте.

И в этой связи очевидно, что кишечные гельминты, стоящие на более низком трофическом уровне, будут сильнее лимитировать пластические и энергетические потребности тканевых

паразитов, нежели наоборот. Поэтому размеры освальдокруций обоего пола мало меняются при увеличении числа рабдиасов, тогда как легочные нематоды *R. bufonis* снижают длину и ширину при увеличении количества *O. filiformis*.

Сопоставление численности *R. bufonis* и *O. filiformis* при совместном и раздельном паразитировании в общей выборке показало, что гастроинтестинальная нематода имеет значительную статистически достоверную количественную приуроченность к присутствию легочной. Рабдиас индифферентно реагирует на присутствие освальдокруций (таблица 5).

Таблица 5 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность двух видов нематод остромордой лягушки в припойменных биотопах

	Моноинвазия	Бинарное сочетание	Бинарное сочетание	Моноинвазия
Сочетание гельминтов	<i>Rhabdias bufonis</i> – <i>Oswaldocruzia filiformis</i>			
Число зараженных хозяев	9	42		89
Доля зараженных хозяев (%)	4,02±1,31	18,75±2,61		39,73±3,27
Теоретическая доля сочетаний (%)	0,2277 * 0,5848 = 0,1332 или 13,32%			
Число гельминтов	66	363	265	342
Интенсивность инвазии (экз.)	7,33±1,17	8,64±1,60	6,31±0,85	3,84±0,402
Теоретическое число червей	75,71	353,29	194,61	412,39
Критерий Пирсона « χ^2 »	1,245	0,27	25,46	12,01
Сумма « χ^2 »	1,515		37,47*	
Показатель приуроченности Fij	-0,082	+0,082	+0,243	-0,243
Доля червей в сочетании (%)	15,38±1,74	84,62±1,74	43,66±2,01	56,34±2,01
Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%)	17,65±5,34	82,35±5,34	32,06±4,08	67,94±4,08

При отсутствии других видов гельминтов численность обоих видов нематод позитивно приурочена друг к другу (таблица 6). В присутствии других видов паразитов (трематод *H. cylindracea* в легких и *O. ranae* в тонком кишечнике) *O. filiformis* в еще большей мере тяготеет к *R. bufonis*, тогда как рабдиас имеет слабую негативную приуроченность к присутствию освальдокруций (не достигающую до уровня статистически достоверной) (таблица 7).

При этом в отсутствии других видов гельминтов основная масса рабдиасов находится в бинарном сочетании с освальдокруцией, а освальдокруций – в сочетаниях с рабдиасами, и бинарные сочетания двух нематод преобладают над моноинвазией каждым видом гельминтов. В присутствии других видов червей рабдиас также

тяготеет к сочетанию с освальдокруцией, тогда как у *O. filiformis* преобладают сочетания без *R. bufonis*, и основная масса освальдокруций находится вне сочетания с рабдиасами.

Значительные уровни зараженности остромордой лягушки рабдиасами, особенно в первой половине лета, обусловлены потреблением большого количества дождевых червей (которые были обнаружены в 100% желудков лягушек), которое, в свою очередь, вызвано высоким уровнем воды в реке и периодическими техногенными попусками воды в течение лета. Высокая влажность почвы заставляла червей выходить на поверхность и делала их доступными для питания лягушек. В литературе имеются сведения, что дождевые черви могут быть резервуарными хозяевами *R. bufonis* [19].

Таблица 6 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность двух видов нематод остромордой лягушки в припойменных биотопах в моноинвазии и бинарном сочетании при отсутствии других видов паразитов

	Моноинвазия	Бинарное сочетание	Бинарное сочетание	Моноинвазия
Сочетание гельминтов	<i>Rhabdias bufonis</i>		<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	
Число зараженных хозяев	5	29		18
Доля зараженных хозяев (%)	2,23±0,99	12,95±6,23		8,04±1,82
Теоретическая доля сочетаний (%)	0,1518 * 0,2098 = 0,0318 или 3,18%			
Число гельминтов	33	284	193	90
Интенсивность инвазии (экз.)	6,6±1,54	9,79±2,099	6,655±1,12	5,0±1,46
Теоретическое число червей	46,62	270,38	174,62	108,38
Критерий Пирсона χ^2	3,98	0,69	1,93	3,12
Сумма χ^2	4,67*		5,05*	
Показатель приуроченности Fij	-0,19	+0,19	+0,14	-0,14
Доля червей в сочетании (%)	10,41±1,715	89,59±1,715	68,20±2,77	31,80±2,77
Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%)	14,71±6,07	85,29±6,07	61,70±7,09	38,29±7,09

Таблица 7 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность двух видов нематод остромордой лягушки в припойменных биотопах в присутствии других видов паразитов

	Моноинвазия	Бинарное сочетание	Бинарное сочетание	Моноинвазия
Сочетание гельминтов	<i>Rhabdias bufonis</i>		<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	
Число зараженных хозяев	4	13		71
Доля зараженных хозяев (%)	1,79±0,89	5,804±1,56		31,70±3,11
Теоретическая доля сочетаний (%)	0,0759 * 0,375 = 0,02846 или 2,85%			
Число гельминтов	33	79	72	252
Интенсивность инвазии (экз.)	8,25±1,93	6,08±2,104	5,54±1,16	3,55±0,34
Теоретическое число червей	26,35	85,65	50,14	273,86
Критерий Пирсона χ^2	1,68	0,52	9,53	1,74
Сумма χ^2	2,20		11,27*	
Показатель приуроченности Fij	+0,15	-0,15	+0,22	-0,22
Доля червей в сочетании (%)	29,46±4,31	70,54±4,31	22,22±2,31	77,78±2,31
Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%)	23,53±10,29	76,47±10,29	15,48±3,95	84,52±3,95

Уровень зараженности лягушек освальдокруциями был различным – от одиночных экземпляров до двух-трех десятков в одной особи хозяина. Значительная доля одиночных освальдокруций отмечена в сочетании с рабдиасами в присутствии других видов гельминтов, крупные гемипопуляции обнаружены в бинарном сочетании с рабдиасами, при выраженном тяготении их численности к легочной нематоде.

O.filiformis сильнее тяготеет к *R.bufonis* без других видов гельминтов. Возможно, это объ-

ясняется стимуляцией питания лягушек при кровопотере (за счет питания рабдиасов), тогда как в множественной инвазии эту роль выполняют другие виды паразитов (легочной гематофаг *H.cylindracea* и кишечный паразит *O.ranae*, потребляющий часть полупереваренной пищи).

Тот факт, что *R.bufonis* тяготеет к *O.filiformis* именно в бинарном сочетании, можно объяснить как синергизмом паразитов в освоении ресурсов организма хозяина, так и стимулированием питания лягушек, а значит, гастроинтестинальных

гельминтов при компенсации кровопотери. Некоторое «избегание» рабдиасом кишечных нематод в присутствии других видов гельминтов может быть результатом повышенной энергетической нагрузки нескольких видов паразитов на организм хозяина, а также лимитирования легочных гельминтов гастроинтестинальными.

Механизмы позитивного взаимодействия легочной и кишечной нематод (взаимного или одностороннего) связаны с компенсаторными реакциями организма хозяина на присутствие каждого вида паразитов. Легочные гельминты, вызывая кровопотерю, приводят к усиленному потреблению пищи, чем создают благоприятные условия для питания гастроинтестинальных паразитов. Паразитирование гельминтов желудочно-кишечного тракта, расходующее частично или полностью обработанную пищу хозяина, вызывает компенсаторное усиленное питание, превосходящее потери, за счет которого идет восстановление тканей организма, улучшаются условия и повышаются трофические ресурсы для гематофагов.

Но *O. filiformis* находится в организме хозяина ниже на трофической лестнице, а значит, в боль-

шей мере лимитирует численность *R. bufonis*. Логично предположить существование в организме хозяина различных трофических уровней питания паразитов. И с этих позиций гельминты желудочно-кишечного тракта, потребляя часть пищи хозяина (с частичной или полной ее обработкой), стоят почти на той же ступени трофической лестницы, что и сам хозяин. Тканевые же паразиты находятся практически на уровне хищника, и энергетически накладнее для хозяина. Но кишечные гельминты, находясь на более низких трофических уровнях, будут лимитировать энергетические потребности, а значит, численность и размеры тела тканевых паразитов (в том числе легочных гематофагов).

Значительная доля обоих видов нематод в сочетании друг с другом может быть обусловлена не в последнюю очередь особенностями их экологии: инвазия гельминтами этого класса происходит исключительно на суше. В то же время более многочисленная и распространенная в 2015 г. освальдокруция в присутствии других видов паразитов образует сочетания и с другими паразитами, в том числе распространенной в середине лета легочной трематодой *H. cylindracea*.

Литература

- 1 Кривопапов А.В., Гуляев В.Д. Индивидуальная внутри- и межвидовая конкуренция в сообществе цестод грызунов. // Материалы II межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока. «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». – Новосибирск, 2005. - С.102-103.
- 2 Пономарев Н.М., Пономарев А.Н. Особенности морфологии межвидовых отношений нематод кишечника свиней Алтая. // Материалы II межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока. «Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке». – Новосибирск, 2005. - С.153-154.
- 3 Тарасовская Н.Е. Изучение внутривидовых отношений нематоды *Ascaridia galli* от домашних кур путем морфометрического анализа // Материалы Международной заочной научно-практической конференции «Актуальные проблемы естественных и математических наук». Новосибирск, 2013. - С.78-93.
- 4 Тарасовская Н.Е., Шарипова З.М. Морфометрический анализ *Ascaridia galli* и *Heterakis gallinarum* от домашних кур в сельских населенных пунктах // Материалы Международной научно-практической конференции «Современные проблемы борьбы с особо опасными, экзотическими и зооантропонозными болезнями животных». – Алматы: КНАУ, 2012. – С. 50-57.
- 5 Тарасовская Н.Е. Размеры и соотношение полов у нематоды *Ascaridia galli* от домашних кур как индикатор адаптивных стратегий гельминтов // Паразитология в изменяющемся мире. Материалы V Съезда Паразитологического общества при РАН: Всероссийской конференции с международным участием. – Новосибирск: Гарамонд, 2013. – С. 188.
- 6 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.
- 7 Тарасовская Н.Е. К изучению межвидовых отношений легочной нематоды *Rhabdias bufonis* от остромордой лягушки // Вестник КазНУ. Серия биологическая. – 2012. – №3 (55). – С. 90-98.
- 8 Тарасовская Н.Е. Межвидовые и внутривидовые отношения легочной нематоды *Rhabdias bufonis* у остромордой лягушки в припойменных биотопах реки Иртыш в 2012 г. // Материалы Международной заочной научно-практической конференции «Вопросы естественных и математических наук». – Новосибирск, 2013. – С. 125-136.
- 9 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 // Биологические науки Казахстана. – 2013. – № 3. – С. 49-66.
- 10 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.
- 11 Марков Г.С. О межвидовых отношениях в паразитоценозе травяной лягушки // Доклады АН СССР, нов. серия, 1955. - Т. 100, вып. 6. – С. 1203-1205.

- 12 Марков Г.С., Чернобай В.Ф. О раздельной встречаемости некоторых видов трематод и цестод у воробьиных птиц // Экологическая и экспериментальная паразитология. Вып. 1. – Л.: Наука, 1975. – С.11-14.
- 13 Ваккер В.Г. К установлению межвидовых связей гельминтов // Фауна и экология беспозвоночных. Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1989. – С. 8-14.
- 14 Землянова Э.В. Типы межвидовых отношений гельминтов в популяции крапчатого суслика // Фауна и экология беспозвоночных. Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1989. – С. 14-33.
- 15 Ромашова Н.Б., Васильева А.В., Харитонова С.Б. Взаимоотношения в двухвидовом кишечном сообществе гельминтов рыжей полевки // Материалы международной конференции, посвященной 125-летию К.И.Скрябина и 60-летию основания Лаборатории гельминтологии АН СССР «Основные достижения и перспективы развития паразитологии». – Москва, 2004. – С.267-269.
- 16 Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: Колос. -1983. -208 с.
- 17 Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа. 1980. – 293 с.
- 18 Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука. 1982. – 287 с.
- 19 Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука. – 1980. – 279 с.

References

- 1 Krivopalov AV, Guliajev VD (2005) Individual intraspecific and interspecific competition in the rodent cestodes community, Proceeding of II Inter-regional scientific conference of parasitologists in Siberia and Far East «Parasitological exploration in Siberia and Far East», Novosibirsk [Individual'naja vnutri- i mezhvidovaya konkurentsija v soobshestve cestod gryzunov. Materialy II mezhhregional'noy nauchnoy konferentsii parazitologov Sibiri i Dal'njego Vostoka «Parazitologicheskije issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke». Novosibirsk] 102-103. (In Russian)
- 2 Ponomarjov NM, Ponomarjov AN (2005) Morphological peculiarities of interspecific interactions between nematodes in pig's intestine on Altay, Proceeding of II Inter-regional scientific conference of parasitologists in Siberia and Far East «Parasitological exploration in Siberia and Far East», Novosibirsk [Osobennosti morfologii mezhvidovykh otnosheniy nematod kishechnika sviney. Materialy II mezhhregional'noy nauchnoy konferentsii parazitologov Sibiri i Dal'njego Vostoka «Parazitologicheskije issledovaniya v Sibiri i na Dal'nem Vostoke». Novosibirsk] 153-154. (In Russian)
- 3 Tarassovskaya NE (2013) Study on intraspecific interaction of nematode *Ascaridia galli* from home hens by morphologic measurement, Proceeding of International correspondent scientific practical conference «Actual problems of natural and mathematic sciences», Novosibirsk [Izuchenije vnutrividovykh otnosheniy nematody *Ascaridia galli* ot domashnikh kur putjom morfometricheskogo analiza. Materialy Mezhdunarodnoy zaochnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Aktual'nyje problemy estestvennykh i matematicheskikh nauk». Novosibirsk] 78-93. (In Russian)
- 4 Tarassovskaya NE, Sharipova ZM (2012) Morphological measure analysis of *Ascaridia galli* and *Heterakis gallinarum* from home hens in the country populated areas, Proceeding of International scientific practical conference «Modern problems of control of most danger, exotic and zoo-anthroposis animal diseases», Almaty, KNAU [Morfometricheskij analiz *Ascaridia galli* i *Heterakis gallinarum* ot domashnikh kur v selskikh naselennykh punktakh. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Sovremennyye problemy bor'by s osobo opasnymi, ekzoticheskimi i zooantropoznymi boljeznjami zhivotnykh». Almaty. KNAU] 50-57. (In Russian)
- 5 Tarassovskaya NE (2013) Measurement and sex proportion of nematodes *Ascaridia galli* from home hens as the indicator of adaptive strategies of helminthes, Proceeding of V Congress of Parasitological society in Russian Academy of Sciences: All-Russia conference with the international participation «Parasitology in modifying world», Novosibirsk [Razmery i sootnoshenie polov u nematody *Ascaridia galli* ot domashnikh kur kak indikator adaptivnykh strategiy gel'mintov. Materialy V sjezda Parazitologicheskogo obshhestva pri RAN: Vserossijskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastijem «Parazitologia v imenijushhemceja mire». Novosibirsk.] P.188. (In Russian)
- 6 Tarassovskaya N.E. 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), 2012. – P. 521-527. [Mezhvidovyje otnosheniya gel'mintov ostromordoy l'jagushki v Pavlodarskoy oblasti po dannym morfometricheskogo analiza. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii “Rol' veterinarnoy nauki i praktiki v effektivnom razvitii zhivotnovodstva. Almaty: KazNIVI] 521-527. (In Russian)
- 7 Tarassovskaya NE (2012) To study of interspecific interaction of lung nematodes *Rhabdias bufonis* from moor frog, KazNU bulletin, Biological series [K izucheniju mezhvidovykh otnosheniy legochnoy nematody *Rhabdias bufonis* ot ostromordoy l'jagushki. Vestnik KazNU. Serija biologicheskaja] 3 (55): 90-98. (In Russian)
- 8 Tarassovskaya NE (2013) Interspecific and intraspecific interactions of lung nematodes *Rhabdias bufonis* in moor frog on flood-land landscapes of Irtysh River in 2012, Proceeding of International correspondent scientific practical conference «Problems of natural and mathematic sciences», Novosibirsk [Mezhvidovyje i vnutrividovyje otnosheniya legochnoy nematody *Rhabdias bufonis* u ostromordoy l'jagushki v pojmennykh biotopakh peki Irtysh v 2012 g. Materialy Mezhdunarodnoy zaochnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Voprosy estestvennykh i matematicheskikh nauk». Novosibirsk] 125-136 (In Russian)
- 9 Tarassovskaja NE (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 [Biogogicheskije nauki Kazakhstana] 3: 49-66.

10 Tarassovskaya NE, Zhumabekova BK, Syzdykova GK (2012) Stages of interspecific and interspecific interactions between helminthes, Materials of XI European Multicolloquium of Parasitology, Cluj-Napoca, Romania, pp. 464-465.

11 Markov GS (1955) About interspecific interaction in parasites community in the grass frog, Reports of USSR Scientific Academy, new series, [O mezhvidovykh otnosheniyakh v parazitotsenoze travjanoy ljagushki. Doklady Akademii Nauk SSSR, novaya seria] 100:6:1203-1205. (In Russian)

12 Markov GS, Chernobay VF (1975) About the separate meeting of several trematodes and cestodes species in sparrow's birds, Ecologic and experimental parasitology [O razdel'noy vstrechaemosti nekotorykh vidov trematod i cestod u vorob'inykh ptits. Ecologicheskaya i eksperimental'naya parasitologiya] 23: 11-14. (In Russian).

13 Vakker VG (1989) To the establishment of interspecific relationship between helminthes, Inter-higher-schools anthology of scientific works «Fauna and ecology of invertebrates», Gorky [K ustanovleniju mezhvidovykh svyazey gel'mintov. Mezhvuzovskiy sbornik nauchnykh trudov «Fauna i ecologia bespozvonochnykh». Gorky] 8-14. (In Russian)

14 Zemljanova EV (1989) Types of interspecific interactions of helminthes in population of dotted ground squirrel, Inter-higher-schools anthology of scientific works «Fauna and ecology of invertebrates», Gorky [Tipy mezhvidovykh otnosheniy gel'mintov v populatsii krapchatogo suslika. Mezhvuzovskiy sbornik nauchnykh trudov «Fauna i ecologia bespozvonochnykh». Gorky] 14-33. (In Russian)

15 Romashova NB, Vasiljeva AV, Kharitonova SB (2004) Mutual interaction in two-species intestinal helminthes community in bank vole, Proceeding of International conference dedicated to 125 anniversary of K.I.Skrjabin and 60 anniversary of establishment of Helminthological Laboratory USSR Academy of Sciences «General achievements and perspectives of parasitology development», Moscow [Vzaimootnosheniya v dvukhkomponentnom soobshchestve gel'mintov ryzhey poljovki. Materialy Mezhdunarodnoy konferentsii posvjashhennoy 125-letiju K.I.Skrjabin i posvjashhennoy 60-letiju osnovaniya Laboratorii gel'mintologii AN SSSR «Osnovnyje dostizheniya i perspektivy razvitija parazitologii». Moscow] 267-269. (In Russian)

16 Kotelnikov GA (1983) Helminthological research of animals and environment [Gelmintologicheskije issledovaniya zhivotnykh i okruzhajushcey sredy [Gelmintologicheskije issledovaniya zhivotnykh i okruzhajushcey sredy. – Moskva: Kolos, 1983]. Kolos, Moscow, Russia, pp.208. (In Russian)

17 Lakin GF (1980) Biometry [Biometrija]. Vysshaja shkola, Moscow, Russia, pp. 293. (In Russian)

18 Pesenko JA (1982) Principles and methods of quantitative analysis in fauna explorations [Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovanijakh]. Nauka, Moscow, Russia, pp. 287. (In Russian)

19 Ryzhykov KM, Sharpilo VP, Shevchenko NN (1980) Helminthes of amphibian of USSR fauna [Gel'minty amfibiy fauny SSSR]. Nauka, Moscow, Russia, pp. 279 (In Russian)

