



Издатель

ФГБОУ ВО «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г.Петрозаводск, пр.Ленина,33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

№ 2 (44). Июнь, 2022

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов
Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. М. Макаров

Редакционная коллегия

Т. О. Волкова
Е. П. Иешко
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
J. P. Kurhinen
А. Ю. Мейгал
J. B. Jakovlev
В. Krasnov
А. Gugotek
В. К. Шитиков
В. Н. Якимов

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
Е. В. Голубев
С. Л. Смирнова
Н. Д. Чернышева
М. Л. Киреева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г.Петрозаводск, пр. Ленина, 33. Каб. 453

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>





УДК 576.895

СООБЩЕСТВА ПОЛОВОЗРЕЛЫХ ГЕЛЬМИНТОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA ARVALIS*) В СТЕПНОЙ ЗОНЕ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН

Ваккер
Виктор Георгиевич

кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический институт,
vgwacker@gmail.com

Бурчаков
Александр Михайлович

кандидат биол. наук, Павлодарский педагогический институт,
vgwacker@gmail.com

Ключевые слова:
компонентные
сообщества
остромордая лягушка
Rana arvalis
гельминты
Opisthioglyphe ranae
Oswaldocruzia filiformis
Haplometra cylindracea
Rhabdias bufonis
Pleurogenes intermedius
Казахстан

Аннотация: У *Rana arvalis* из поймы реки Иртыш и антропогенных биотопов (г. Павлодар, Республика Казахстан) изучены сообщества пяти видов половозрелых гельминтов: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Haplometra cylindracea* и *Pleurogenes intermedius*. Компонентные сообщества хозяев в каждой биотопической выборке распадаются на три группы инфрасообществ. Чуть больше половины амфибий обладают ценозами, которые образуются случайно. Две другие группы возникают вопреки случайности: фактические частоты и теоретические, рассчитанные в соответствии с нуль-гипотезой о случайном образовании, отличаются достоверно. В составе последних двух групп с высокой встречаемостью (51–62 %) у земноводных как из поймы, так и города выделяются четыре: *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. arvalis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis*. В пойменном биотопе у *R. arvalis* в названных комплексах сосредоточено базисное число *R. bufonis* (55.3 %), *Os. filiformis* (48.5 %) и *O. ranae* (60.3 %). В обсуждаемом наборе сочетаний видов у хозяев из антропогенных биотопов численность рабдиасов равна 89.8, освальдокрузий – 81.7 и опистхиоглиф – 51.8 %. Образование в двух различающихся биотопических выборках *R. arvalis* инфрасообществ гельминтов, сходных по составу, механизму формирования, стабильной встречаемости в пространстве и времени, размещению ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в четырех ценозах говорит о наличии в популяциях *R. arvalis* не только случайных, но и закономерных процессов. В Среднем Прииртышье в течение сезона в популяциях *R. arvalis* сменяется по два поколения *R. bufonis* и *O. ranae* и полтора *Os. filiformis*. Одно поколение *H. cylindracea* или *P. intermedius* заменяется другим в течение двух-трех лет. Пока в популяции хозяина произойдет смена по одному поколению гаплометры или плеврогенеса рабдиас и опистхиоглифа успевают сменить четыре-шесть, а освальдокрузия – два-три. Параллельное осуществление пятью видами гельминтов своих циклов развития, разные темпы и число сменяющихся поколений в течение активности одного и того же хозяина приводят к наложению видовых потоков. В результате хаотично формируется часть сочетаний паразитов. Время заражения *R. arvalis* пятью видами гельминтов выступает как важная причина, упорядочивающая распределение видовых потоков гельминтов. Следствием является неслучайное образование немного меньше половины инфрасообществ. Если *R. arvalis* первыми заражаются *H. cylindracea* или *P. intermedius*, то данные тремато-

ды сдерживают развитие гельминтов, которые заселяются позже. В пользу этого говорит то, что во всех сообществах, в которых совместно с названными сосальщиками паразитируют *R. bufonis*, *Os. filiformis* или *O. ranae*, у последних понижена численность. В случаях, когда у хозяев первыми формируются сообщества с участием рабдиаса, освальдокрузии или опистоглифы, возникают трудности для развития гаплومتر и плеврогенесов. На это указывает высокая частота и средоточение ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в комплексах, которые состоят только из этих видов. Об этом также говорит редкость комбинаций, в которых врозь или совместно находятся *H. cylindracea* и *P. intermediu*

© Петрозаводский государственный университет

Рецензент: О. В. Минеева

Получена: 17 февраля 2021 года

Подписана к печати: 22 июня 2022 года

Введение

В процессе формирования экологического направления в паразитологии в научный оборот было введено понятие «паразитоценоз» (Павловский, 1934). Впоследствии для многовидового паразитарного населения отдельного хозяина было предложено много определений, но в литературе закрепились термины «сообщество» (community), «паразитоценоз» и «паразитофауна» (Балашов, 2000; Esch et al., 1990). После длительного обсуждения процессов формирования сообществ выкристаллизовались две точки зрения. Взгляд на ассоциации паразитов в хозяине как на случайные скопления видов, не связанных межвидовой конкуренцией, характерен для изоляционистской концепции сообществ (Кеннеди, 1978; Rohde, 1993; Akani et al., 2011). Типичные характеристики изоляционистского сообщества установлены у гельминтов римского крота *Talpa romana* (Milazzo et al., 2002). Согласно концепции интерактивных сообществ, межвидовые взаимодействия регулируют численность видов и формирует структуру сообществ (Holmes, 1991; 2002). Отличия во взглядах на процессы образования компонентных сообществ сняты актуальной парадигмой, согласно которой реальные фауны паразитов располагаются между полностью изоляционистскими и всецело интерактивными сообществами (Janovy 2002; Poulin, Luque, 2003). Наибольшее внимание специалистов привлекают сообщества гельминтов рыб, птиц и млекопитающих (Пугачёв, 2000; Доровских и др., 2016; Иешко и др., 2019; Valtonen et al., 2001; Randhawa, 2012; de Yamada et al., 2017, Spickett et al., 2017). Амфибии в этом отношении исследованы меньше (Буракова, 2010а; Тарасовская, 2013; Hamann et al., 2009; Langford et al., 2013; Vhora, Volek, 2015; Kuzmin et al., 2020).

В предлагаемой работе продолжено изучение сообществ гельминтов, для

которых *R. arvalis* в степной зоне Казахстана является окончательным хозяином. Цели исследования: 1) изучить структуру компонентных сообществ гельминтов *R. arvalis* из нативного (пойма р. Иртыш) и антропогенных биотопов (Большой Павлодар); 2) исследовать частоты формирования фактических сочетаний паразитических видов и сравнить их с ожидаемыми согласно нуль-гипотезе о случайном формировании; 3) сопоставить численность видов гельминтов в инфрасообществах

Материалы

Материалом для работы послужили сборы половозрелых гельминтов *R. arvalis* из поймы р. Иртыш и антропогенных биотопов Большой Павлодар (Республика Казахстан). Два вида гельминтов – *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchidae) и *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) (Trichostrongylidae) населяют тонкий отдел кишечника *R. arvalis*. Трематода *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Plagiorchidae) и нематода *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788) (Rhabdiasidae) паразитируют в легких. Сосальщик *Pleurogenes intermedius* Issaitschikoff, 1926 (Pleurogenidae) обитает в полузакрытых капсулах в стенках нижних частей кишечника и мочевого пузыря хозяина. Данные по личиночным формам гельминтов – *Strigia falkonis*, *Alaria alata*, *Tylodelphis excavata*, *Sphaerirostris teres* и простейшим *Opalina* sp. исключили из анализа. Их рассматривали как единый фон, на котором формируются инфрасообщества половозрелых видов гельминтов. Наибольшее количество земноводных собрано в ходе гельминтологического мониторинга, который проводили в 1984–1997 гг. на правом берегу р. Иртыш. Для этого на берегу протоки Усолка выбрали площадку (с тем же названием) длиной

500 и шириной 0.5–7.0 м. Данная часть нативного биотопа включает нерестовый водоем, заросший хвощем (*Equisetum arvense* L.), по берегам – тростником (*Phragmites australis* Cav. Trin. Ex Steud, 1840), расположен в 15 км выше г. Павлодар (52 12' 32.15" СШ и 77 01' 05.70" ВД). Нерестилище и экспериментальная площадка промываются родниками, изливающимися на неогеновых глинах ложа реки. Другое место сбора хозяев (Черноярка) расположено ниже по течению реки, в 50 км от пункта Усолка. Лягушек отлавливали у временного водоема, заполняющегося весной талыми и полыми водами и пересыхающего к концу июня. В зоне урбанизации (г. Павлодар) расположены три пункта. Три километра восточнее Усольского биотопа находится Яблонька. Здесь лягушек добывали возле неглубокого водоема, который образовался в понижении рельефа, оставшегося после строительства шоссе. Хозяев из биотопа под названием Карьер отлавливали на берегу озерца, возникшего в отработанном песчаном карьере. В пятой точке (АБС) амфибий собирали у котловины, ежегодно заполняющейся талыми и инфильтрационными водами из полей Черноярской агропромышленной фирмы. Пункт находится в 5 км на восток от Черноярки. Для сравнительного анализа компонентных сообществ гельминтов *R. arvalis* из нативного (Усолка) и урбанизированных биотопов данные по Карьеру, Яблоньке и АБС с учетом сходства в зараженности хозяина объединили в одну выборку под названием Большой Павлодар.

Методы

Хранение и вскрытие хозяев, сбор, окраску и просветление гельминтов проводили по общепринятым в гельминтологии методикам (Боев и др., 1962). Классификация сколецид соответствует системам, изложенным в работах К. М. Рыжикова с соавт. (1980), P. D. Olsson et al. (2003), J. Kuzmin, V. Tkach, 2019. Теоретическую частоту инфрасообществ гельминтов рассчитывали по методике П. Грейг-Смита (Greig-Smith, 1967). Подсчет частоты, ожидаемой согласно нуль-гипотезе (H_0) о случайном образовании, показан в тексте. Теоретическую численность i -го вида гельминтов в j -м инфрасообществе подсчитывали по формуле: $n_{ij} = (n_i/N) \cdot N_j$, где N_j – объем j -го ценоза, n_i – число особей i -го вида в компонентном сообществе, N – количество инфрасообществ, \cdot –

знак умножения. Смещение обилия i -го вида к определенному паразитоценозу определяли с помощью показателя биотопической приуроченности вида F_{ij} (Песенко, 1982). При обработке данных использовали индекс доминирования Ковнацкого (Баканов, 1987). Хозяев без гельминтов считали обладателями 0-ценозов, а инвазированных одним видом – одновидовыми инфрасообществами.

Результаты

Компонентные сообщества гельминтов остромордой лягушки

У 2319 вскрытых экземпляров *R. arvalis* в большинстве инфрасообществ отмечена доминантная ($D = 30.0$) нематода *R. bufonis* (76.1 ± 0.9 %). Ассоциации гельминтов с участием также обильной *Os. filiformis* ($D = 15.1$) обнаружены у 61.3 ± 1.0 % исследованных хозяев. Более половины *R. arvalis* (53.4 ± 1.0 %) обладают фаунами с доминантной *O. ranae* ($D = 15.0$). Ассоциации с *P. intermedius* найдены у 17.0 ± 0.8 % амфибий. Наименьшее количество остромордых лягушек содержат комплексы с участием *H. cylindracea* (11.9 ± 0.7 %). Два последних вида являются адоминантами, индекс доминирования равен соответственно 1.0 и 0.24. В компонентном сообществе из пяти видов гельминтов теоретически возможное число сочетаний равно 32, а каждый вид максимально участвует в образовании только 16 (Плохинский, 1970). У *R. arvalis* в пойме р. Иртыш найден 31 комплекс видов. Не установлен двухвидовой – *H. cylindracea* + *P. intermedius*. Интересно, что хотя отдельно его нет во всех наших сборах, он присутствует в семи более сложных фаунах у *R. arvalis* из Усолки и в одной из Большого Павлодара. Двухвидовые совокупности, образованные *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*, вполне обычны.

Наименьшее количество комбинаций гельминтов отмечено у лягушек из АБС (9) и Карьера (11). В Черноярке и Яблоньке у *R. arvalis* установлено соответственно 17 и 19. В компонентных сообществах *R. arvalis* в пяти биотопах преобладают двухвидовые ценозы. Исключение составляют амфибии из Яблоньки, у которых процент одновидовых комплексов немного больше двухвидовых. Пониженное число сочетаний на Карьере связано с отсутствием у хозяина *H. cylindracea*. В пробах *R. arvalis* из Усолки, Карьера и Яблоньки наряду с двухвидовыми высока встречаемость трехвидовых

комбинаций. На Усолке больше, чем в других биотопах, распространены четырехвидовые ассоциации. Пятивидовой гельминтоценоз отмечен только у амфибий из Усолки и Яблоньки. В пробах Черноярка и АБС частота одновидовых и нулевых ценозов повышена, низка доля трех- и четырехвидовых, отсутствуют пятивидовые. Такая структура паразитоценозов определяется тем, что совокупность хозяев в Черноярке и АБС ежегодно формируется из особей-мигрантов. Известно, что инфрасообщества с небольшим набором видов встречаются у хозяев чаще (Иешко и др., 2019; Poulin, 2006). Полученные нами данные еще раз подтверждают это положение. По количеству видов в инфрасообществах условно выделили простые, состоящие из одного-двух, средние по сложности – из трех и сложные – из четырех-пяти видов. Так, в Усольском биотопе у 1073 экз. *R. arvalis* из возможных комбинаций гельминтов с участием *R. bufonis* найдены все 16 (рис. 1). Простые установлены у 477 экз., или у 44.5 %

хозяев. Трехвидовые ценозы представлены у 36.2, а сложные – у 19.3 % амфибий. Отличие между долями простых и средних по сложности и между последними и сложными паразитофаунами достоверно. Критерии t_{φ} равны соответственно 2.17 ($\alpha > 0.05$) и 6.52 ($\alpha > 0.01$). Число комплексов с *Os. filiformis*, состоящих из одного и двух видов, примерно такое же, как и из трех (рис. 1А). Количество четырех-пятивидовых сочетаний заметно меньше трехвидовых ($t_{\varphi} = 4.18$, $\alpha > 0.01$). Из всех сообществ *R. arvalis*, членом которых является *O. ranae*, самая большая доля принадлежит трехвидовым. Простые и сложные комбинации гельминтов отмечены у *R. arvalis* в почти в равной мере, по 28.2 и 27.9 % (рис. 1А). Разница между количеством средних по сложности и простых комплексов, с одной стороны, и сложных – с другой достоверны ($t_{\varphi} = 3.33$ и 3.38, $\alpha > 0.05$). Отсюда следует, что *O. ranae* причастна главным образом к образованию среднесложных инфрасообществ.

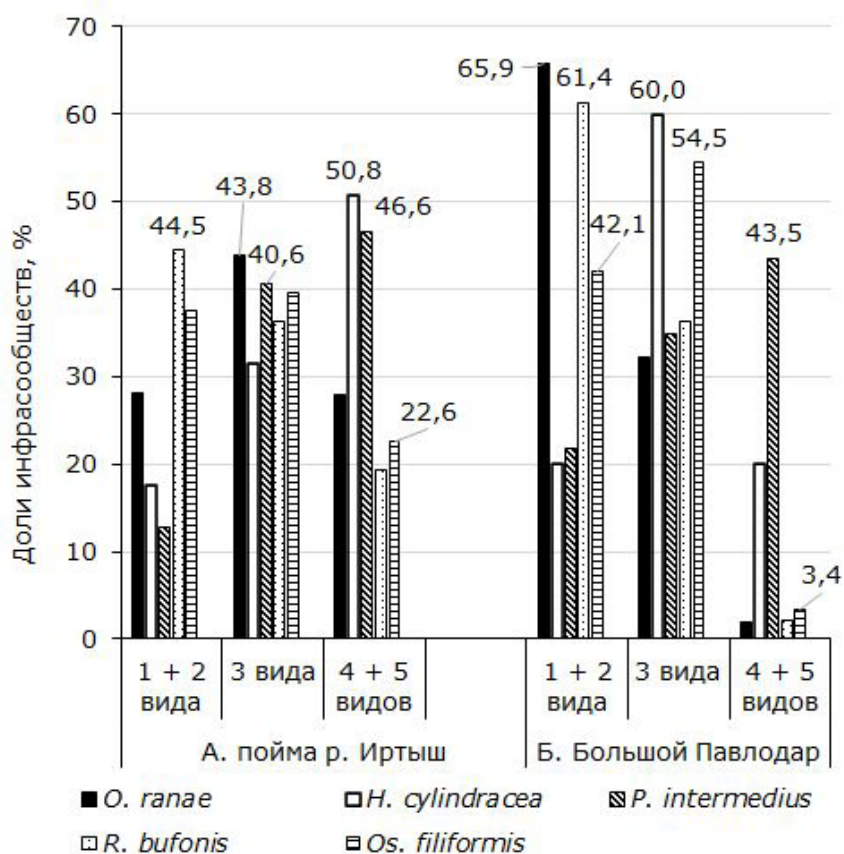


Рис. 1. Представительство видов гельминтов в инфрасообществах
Fig. 1. Representation of helminth species in the infra-communities

У лягушек из Усолки, зараженных *P. intermedius*, найдена заметная квота трехвидовых паразитоценозов. Их доля больше простых ($t_{\varphi} = 3.48, \alpha > 0.05$) и не отличается от количества сложных ($t_{\varphi} = 0.91, \alpha < 0.05$). Самая большая доля фаун, к которым сопричастна *H. cylindracea*, относится к сложным (рис. 1А). Их количество существенно больше, чем трехвидовых ($t_{\varphi} = 2.66, \alpha > 0.05$). У лягушек из антропогенных биотопов *R. bufonis* также в большей мере делает вклад в образовании простых сочетаний, чем трехвидовых ($t_{\varphi} = 5.37, \alpha > 0.01$). Освальдокрузия сравнительно с простыми, также как в пойменной популяции хозяев, немного больше, но достоверно, участвует в образовании сообществ из трех видов ($t_{\varphi} = 2.06, \alpha > 0.05$). В отличие от поймы р. Иртыш у амфибий из Большого Павлодара *O. ranae* в достоверно большей мере участвует в формировании простых ценозов ($t_{\varphi} = 7.57, \alpha > 0.01$).

Распределение инфрасообществ в компонентных сообществах гельминтов остромордой лягушки

Теоретическую встречаемость инфрасообщества *R. bufonis* + *Os. filiformis* у *R. arvalis* из Усолки получили умножением

следующих показателей: 1) p_{rb} и p_{of} , 2) q_{or} , q_{hc} и q_{pi} , 3) N , где p_{rb} и p_{of} – вероятности появления *R. bufonis* и *Os. filiformis*, q_{or} , q_{hc} и q_{pi} – вероятности отсутствия *O. ranae*, *H. cylindracea* и *P. intermedius* в названной комбинации; N – объем выборки хозяина. Значение p_{rb} равно 0.8455, p_{of} – 0.7203, q_{or} – 0.4949, q_{hc} – 0.7951, q_{pi} – 0.7360, N – 1269 экз. Частота паразитоценоза в соответствии с нуль-гипотезой о случайном формировании составляет: $N_e = 0.8455 \cdot 0.7203 \cdot 0.4949 \cdot 0.7951 \cdot 0.7360 \cdot 1269 = 223.8$ экз. (табл. 1). Отличия между найденным и подсчитанным числами достоверны. Величина критерия χ^2 больше критической. Следовательно, от нулевой гипотезы (H_0) следует отказаться и принять противоположную (H_1) о неслучайном возникновении названного сообщества.

Анализ встречаемости сообществ, состоящих из более чем трех видов, усложняется из-за образования так называемых хвостов, значений ≤ 5 экз. По правилам их надо объединять, пока сумма не будет ≥ 5 экз. (Лакин, 1990). Биологически оправданного принципа объединения нет. В пойменной выборке *R. arvalis* насчитывается шесть таких фаун, их разделили на две группы (см. табл. 1).

Таблица 1. Структура компонентного сообщества гельминтов у *Rana arvalis* (Усолка)

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_t	χ^2
1	N_e 3.84	Rb	67	86.9	4.56
		Rb + Of + Hc	33	57.7	10.6
		Of + Or	28	41.7	4.50
		Of + Or + Pi	5	15.0	6.67
2	$N_e > N_t \chi^2 > 3.84$	Rb + Of	260	223.8	5.86
		Rb + Or	110	88.7	5.11
		Rb + Of + Hc + Pi	36	20.7	11.3
		Or	26	16.2	5.93
		Of + Or + Hc	19	10.8	6.23
3	$N_e = N_t \chi^2 < 3,84$	Rb + Of + Or	206	228.5	2.22
		Rb + Of + Pi	97	80.3	3.47
		Rb + Of + Or + Pi	83	81.9	0.01
		Rb + Of + Or + Hc	59	58.9	0.00
		Of	34	40.9	1.16
		Rb + Or + Pi	27	31.8	0.72
		Rb + Pi	24	31.2	1.66
		Нуль-ценозы	23	15.9	3.17
		Rb + Or + Hc	23	22.9	0.00
		Rb + Of + Or + Hc + Pi	21	21.1	0.00
		Rb + Hc	16	22.4	1.83

Таблица 1. Продолжение

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_t	χ^2		
		Of + Pi	11	14.7	0.93		
		Of + Hc	11	10.5	0.02		
		Rb + Or + Hc + Pi	8	8.2	0.00		
		Or + Pi	4	5.8	0.56		
		Pi	4	5.7	0.51		
		Rb + Hc + Pi	3	8.0	3.13		
4	$N_t < 5$	Or + Hc	13	4.2			
		Hc	6	19	4.1	9.8	8.64
		Hc + Pi	0	1.5			
5	$N_t < 5$	Of + Hc + Pi	3	3.8	9.2-0.2		
		Or + Hc + Pi	1	12	1.5	= 9.0	1.00
		Of + Or + Hc + Pi	8	3.9			
		Итого:	1269	1269.2		89.8	
$\Sigma \chi^2 = 89.8, df = 28 - 3 = 25, \chi^2$ при $\alpha = 0.05$ равен 46.9							

Примечание. № – номер группы; A – отношение между частотами; N_e – эмпирическая частота, N_t – теоретическая частота, χ^2 – критерий согласия, Σ – знак суммы, df – число степеней свободы, Or – *Opisthoglyphe ranae*, Hc – *Haplometra cylindracea*, Pi – *Pleurogenes intermedius*, Rb – *Rhabdias bufonis*, Of – *Oswaldocruzia filiformis*

В группу № 4 поместили одно- и двухвидовые, в пятую – трех- и четырехвидовые. Значение критерия χ^2 для новых членов распределения подсчитали по суммам теоретических и, соответственно, фактических чисел. Остальные паразитоценозы по величине эмпирических и ожидаемых частот и значениям χ^2 распадаются на три группы (см. табл. 1). В первой и второй группах значение χ^2 в каждой паре показателей больше, а в третьей – меньше критического при $\alpha = 0.05$ и $df = 1$. Для первого набора сообществ характерно достоверное преобладание рассчитанных величин над эмпирическими. Члены этой группы размещены у 10.5 % хозяев. Второй комплекс, найденный у 35.5 % лягушек, вмещает ценозы с эмпирической частотой, существенно больше ожидаемой. Очевидно, в популяции *R. arvalis* действуют механизмы, вызывающие неслучайное комплектование собраний паразитических видов. Третья, самая большая группа объединяет инфрасообщества, отмеченные у 54.0 % *R. arvalis*. Ожидаемая частота каждой комбинации видов гельминтов не отличается от установленной, т. к. значение χ^2 меньше критического. Это указывает на то, что третий комплекс фаун, в отличие от первых двух, формируется под действием случайных факторов.

Сумма членов теоретического ряда больше суммы фактического на 0.2 (см. табл. 1). Чтобы уравнивать оба ряда, эту разницу отняли от последнего члена теоретического ряда.

Затем подсчитали величину критерия χ^2 для него. Появление 4-й и 5-й групп уменьшило число членов распределения до 28. Из данных табл. 1 видно, что критическое значение критерия χ^2 значительно меньше суммы хиквадрат по всему распределению. Несмотря на присутствие случайно образующихся ассоциаций, нуль-гипотезу следует отвергнуть и принять противоположную о том, что в целом формирование инфрасообществ в компонентном сообществе *R. arvalis* в пойме р. Иртыш происходит неслучайно.

Компонентное сообщество остромордых лягушек из г. Павлодар недосчитывает 12 из 32 возможных сочетаний (табл. 2). В их составе порознь или вместе должны были бы находиться *P. intermedius* и *H. cylindracea*. Условия для развития в загрязненных, урбанизированных биотопах далеки от оптимума, видимо, поэтому здесь спорадично встречаются комплексы с участием названных трематод. Связь структуры сообществ с загрязненностью местообитаний хозяев изучена во многих работах. Так, сильным химическим загрязнением р. Дырнос вызвано упрощение компонентного сообщества паразитов голяна (Голикова, 2005). У трех видов рыб рода *Lepomis* в дренажных водах, выкачиваемых из угольных шахт, число видов гельминтов снижено по сравнению с обитателями реки (Claxton, Laursen, 2015). Е. П. Иешко с соавторами (2019) установили, что сообщества паразитов ротана *Percocottus glenii* в естественных водоемах гораздо бо-

гаче, чем у рыб, вселившихся в новые водоемы. Обеднение сообществ в результате антропогенного стресса показано у *R. arvalis*, *P. ridibundus* и *Bufo viridis* (Файзулин, Зарипова, 2017; Чихляев и др., 2017; Vershinin et al., 2017).

У *R. arvalis* из Большого Павлодара насчитывается 23 сочетания видов с теоретическим числом меньше 5 экз. (см. табл. 2). Их разделили на две группы. В одну, под номером 4, поместили одно- и двухвидовые гельминтофауны. В другую, под номером 5, включили трех-, четырех- и пятивидовые. Так же как в пойме, инфрасообщества с вычисленными частотами больше 5 экз. и соответствующими найденными распадаются на три группы. Первая включает паразитоце-

нозы с фактической встречаемостью, достоверно меньшей теоретической. Их число у *R. arvalis* составляет 13.1 %. Ко второй группе относятся паразитофауны с эмпирическими частотами, значимо большими ожидаемых. Данные комбинации размещены у 36.3 % хозяев. Третья выборка включает ценозы, у которых наблюдаемая и подсчитанная встречаемости статистически не отличаются, т. к. величина χ^2 в каждой паре сравниваемых значений меньше критической. Данный комплекс видов, возникающий по законам вероятности, обнаружен у 50.5 % амфибий. Доля третьей совокупности паразитоценозов не отличается от таковой у хозяев из поймы р. Иртыш ($t\phi = 1.04$, $df = 1075$, $\alpha < 0.05$).

Таблица 2. Структура компонентного сообщества гельминтов у остромордой лягушки в антропогенных биотопах Большого Павлодара

№	A	Инфрасообщества	N_e	N_t	N_i	χ^2		
1	$N_e < N_t$ $\chi^2 > 3.84$	Of + Or	45	78.3	78.3	14.16		
		Of	10	27.4	27.4	11.05		
		Rb	47	74	74	9.85		
2	$N_e > N_t$ $\chi^2 > 3.84$	Or	145	109.8	109.8	11.28		
		Rb + Of	78	52.8	52.8	12.03		
		Нуль-ценозы	59	38.4	38.4	11.05		
3	$N_e = N_t$ $\chi^2 < 3.84$	Rb + Or	187	211.7	211.7	2.88		
		Rb + Of + Or	173	151	151	3.21		
		Rb + Or + Pi	6	6.47	6.47	0.03		
4	$N_t < 5$	Rb + Pi	2	2.26				
		Of + Pi	2	0.84				
		Of + Hc	1	0.36				
		Or + Pi	1	3.35				
		Or + Hc	1	1.43	10.9	1.40		
		Hc	0	0.5				
		Pi	0	1.17				
		Rb + Hc	0	0.97				
		Hc + Pi	0	0.02				
		5	$N_t < 5$	Rb + Of + Or + Pi	9	4.61		
				Rb + Or + Hc	5	2.76		
Rb + Of + Pi	2			1.61				
Of + Or + Hc	1			1.02				
Rb + Of + Or + Hc	1			1.97				
Rb + Of + Or + Hc + Pi	1			0.06				
Rb + Of + Hc	0			0.69	15.3 - 0.1=			
Of + Or + Pi	0			2.39	15.2	20.9		
Rb + Hc + Pi	0			0.03				
Of + Hc + Pi	0			0.01				
Or + Hc + Pi	0			0.04				
Rb + Of + Hc + Pi	0	0.02						
Rb + Or + Hc + Pi	0	0.08						

Таблица 2. Продолжение

№	А	Инфрасообщества	N_e	N_t	N_i	χ^2
		Of + Or + Hc + Pi	0	0.03		
		Итого:	776	776.1		97.9

Примечание. См. табл. 1.

В табл. 2 сумма значений теоретического ряда превышает сумму фактического на 0.1. Чтобы уравнивать оба ряда, эту разность отняли от значения последнего объединенного члена ряда и подсчитали χ^2 . После процедур объединения сообществ в распределении насчитывается 11 членов. Исходя из этого число степеней свободы равно 8. Табличная величина критерия хи-квадрат при данном числе степеней свободы равна 21.96 ($\alpha > 0.05$). Сумма χ^2 в распределении гораздо больше, поэтому от H_0 необходимо отказаться и принять H_1 о том, что в целом образование инфрасообществ в компонентном сообществе гельминтов в популяциях *R. arvalis* в урбанизированных условиях, так же как в нативных, происходит неслучайно. О неслучайном возникновении сообществ благодаря экологическим факторам сообщают Т. Timi, А. Lanfranchi (2009).

Согласно полученным данным, одни инфрасообщества возникают чаще других. Например, *R. bufonis* + *Os. filiformis* констатировано у пятой части *R. arvalis* (20.5 %) из Усолки. В Большом Павлодаре наибольшее распространение установлено для *R. bufonis* + *O. ranae* (24.1 %). На р. Иртыш зарегистрировано шесть ценозов с встречаемостью у более чем 5 % амфибий, а в антропогенных пунктах – семь. Остальные отмечены от 0 до 2.8 % земноводных. Ценозы *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* констатированы в обеих биотопических пробах. Они установлены у 50.7 % лягушек из поймы и у 62.5 % из Большого Павлодара. Названные инфрасообщества мы отнесли к стабильно возникающим в пространстве. Они образуют не только группу стабильных, но наиболее распространенных. К относительно стабильным отнесли комбинации видов, частота которых только в одном из двух исследованных компонентных сообществ превышает 5 %. У амфибий из поймы к ним относятся *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea*. Эти гельминтофауны отмечены у 18.8 % *R. arvalis* и всего у 1.5 % хозяев из Большого Павло-

дара (см. табл. 1, 2). В последнем встречаемость 0-ценозов, *O. ranae* и *Os. filiformis* + *O. ranae* отмечена у более чем 5 % остромордых лягушек. Данные относительно стабильные паразитоценозы в антропогенных точках зарегистрированы у 32.1, а в пойменной у 6.1 % земноводных. Устойчивость образования сообществ во времени прослежена по данным мониторинга за 1984–1988 гг., когда были взяты полные сезонные выборки. Как следует из рис. 2, в компонентном сообществе *R. arvalis* из года в год образуются 13 фаун из 32 теоретически возможных. Следует подчеркнуть, что четыре из них по составу сходны со стабильными, а пять с относительно стабильными в пространстве.

Среди комбинаций гельминтов, стабильных во времени, довольно высокая встречаемость характерна для трех – *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*. Их частоты колеблются и отличие между минимальной и максимальной величинами каждого значимо. Значение критерия t_{φ} у первого сочетания равно 5.37 ($df = 331$; $\alpha > 0.001$), второго – 5.52 ($df = 342$; $\alpha > 0.001$), третьего – 5.04 ($df = 429$; $\alpha > 0.001$). Частоты других комплексов относительно небольшие. Наименьшие и наибольшие значения показателя отличаются только в одновидовых ценозах *R. bufonis* ($t_{\varphi} = 3.69$; $df = 336$; $\alpha > 0.01$) и *Os. filiformis* ($t_{\varphi} = 2.53$; $df = 260$; $\alpha > 0.05$). Три из повторяющихся во времени комбинаций (*R. bufonis*, *Os. filiformis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea*) относятся к группе с фактической величиной, достоверно большей, чем теоретическая (см. табл. 1). Еще у трех ассоциаций (*R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea* + *P. intermedius*) ожидаемая частота выше эмпирической. Семь комплексов формируются благодаря случайным процессам. Для стойко дублирующихся в пространстве и времени инфрасообществ характерно: 1) образование с высокой частотой; 2) ограничение состава наиболее обильными видами – *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*; 3) возникновение благодаря действию не только случайных, но и закономерных процессов.

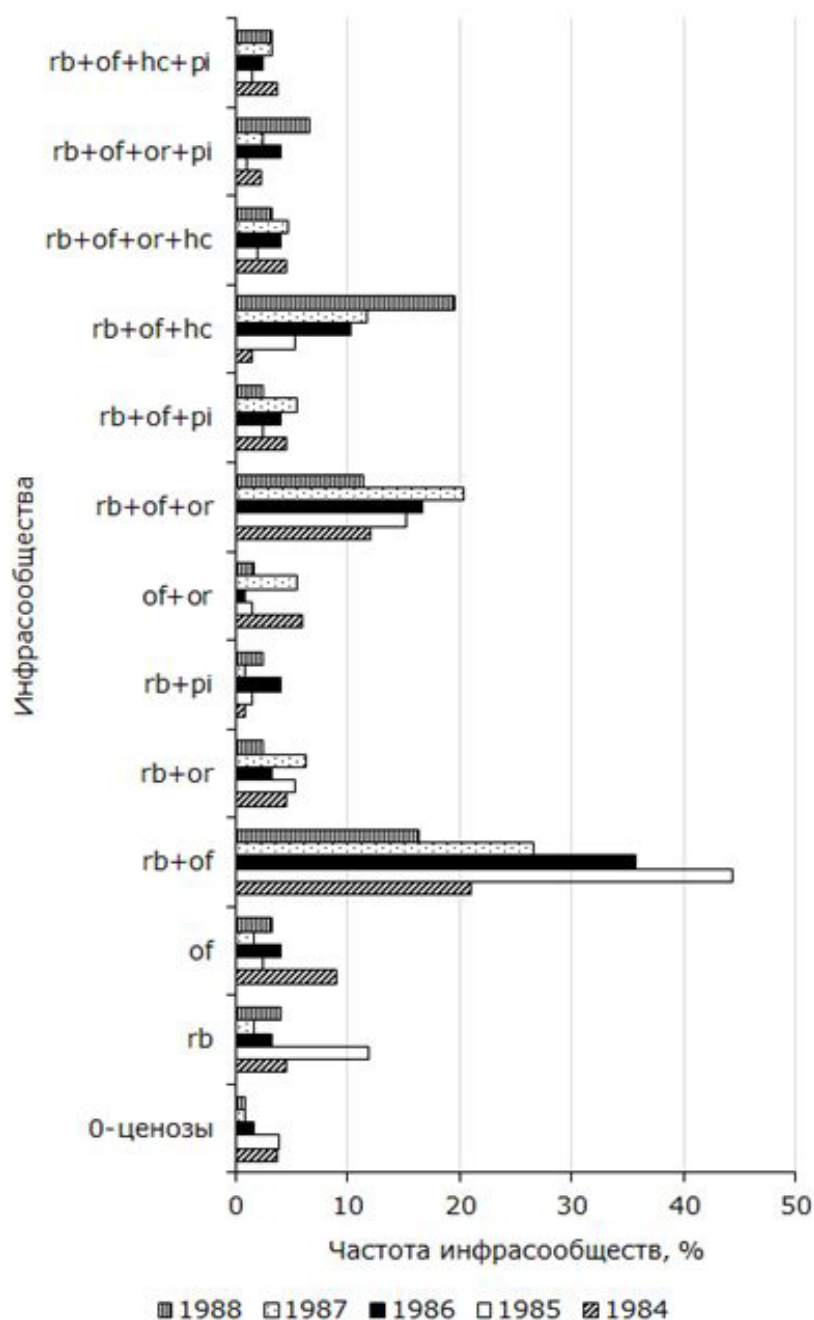


Рис. 2. Стабильные во времени инфрасообщества *Rana arvalis* из поймы р. Иртыш
 Fig. 2. Time-stable infra-communities of *Rana arvalis* from the floodplain of the Irtysh River

Наши данные о сходном механизме образования инфрасообществ из двух различающихся биотопических выборок *R. arvalis* согласуются с результатами изучения гельминтов угрей *Anguilla anguilla*, константно обнаруживаемых в реках Ирландии, на р. Тибр в Италии и в зарыбленном эвтрофном озере Нойзидлер-Зее в Австрии (Kennedy et al., 1998; Kennedy, Moriarty, 2002; Schabuss et al., 2005). Авторы исследований предполагают, что сообщества гельминтов угрей из

р. Шеннон в Ирландии типичны и сопоставимы с таковыми в реках и водоемах Европы. Стабильное образование сообществ в течение десяти лет установлено у сколецид полевок из трех лесных биотопов на севере Польши (Grzybek et al., 2015). Воспроизводимость паразитических инфрасообществ в пространстве и времени играет важную роль при изучении взаимодействий между видами паразитов (Poulin, 2001).

Численность особей в инфрасообществах гельминтов *Rana arvalis*

В инфрасообществах компонентного сообщества *R. arvalis* из нативного биотопа численность гельминтов распределена неравномерно, в одних обилие одного и того же вида может быть гораздо выше, чем в других (табл. 3А). Так, в группе наиболее распространенных и стабильных в пространстве и времени паразитоценозов *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae* *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis* сосредоточено основное количество *R. bufonis* (55.3 %). Следует отметить, что в относительно устойчивых фаунах *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius* размещено соответственно 12.6 и 10.8 % особей нематоды. В каждом из остальных ценозов находится особей данного вида меньше критической величины в 5.0 % (0.17–4.63 %). В четырех стабильных паразитофаунах распределено базовое количество (48.5 %) другого представителя круглых червей. В названных относительно устойчивых комплексах находится соразмерно 10.9 и 12.5 % трихостронгирид. Доля *Os. filiformis* в других ассоциациях гельминтов колеблется от 0.51 до 4.9 % от числа всех освальдокрузий. Больше половины *O. ranae* (52.2 %) собрано в стабильных ценозах. В двух относительно устойчивых размещено 13.1 % особей трематоды (табл. 3А). Частоты остальных сочетаний с участием *O. ranae* колеблются от 1.0 до 3.4 %. Ис-

ключением являются сообщества *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea* и *O. ranae*. В них разместилось больше 5 % особей *O. ranae*, соответственно 8.4 и 5.7 %. Асимметричное размещение особей в инфрасообществах присуще не только доминантным видам. Так, ключевое количество *P. intermedius* (88.3 %) распределено в шести инфрасообществах. От 0.12 до 3.46 % плеврогенесов приурочено к оставшимся комплексам. Стержневое количество *H. cylindracea* (84.6 %) накопилось в восьми сообществах. В ценозе *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea*, в частности, размещена пятая часть (20.9 %) всех особей адоминантной гаплومتры. Доля ее марит в остальных фаунах равна 5.83–14.1 %. Для паразитоценозов компонентного сообщества лягушек из урбанизированных биотопов Большого Павлодара также характерно неравномерное распределение числа гельминтов (табл. 3Б). В четырех распространенных и стабильных в пространстве и времени инфрасообществах сосредоточено основное количество *R. bufonis* (89.8 %), *Os. filiformis* (92.8 %) и *O. ranae* (51.8) (табл. 3Б). Ни в одном из названных сообществ не отмечены *H. cylindracea* и *P. intermedius*, как известно, спорадически встречающиеся здесь у амфибий. Следовательно, большая часть особей *R. bufonis* *Os. filiformis* и *O. ranae* предпочитают небольшое число сообществ, в которых отсутствуют по отдельности или совместно мариты *H. cylindracea* и *P. intermedius*.

Таблица 3. Численность особей в инфрасообществах гельминтов у *Rana arvalis*

Инфрасообщества	Численность особей в инфрасообществах гельминтов, экз.									
	А. Усолка (р. Иртыш)					Б. Большой Павлодар				
	Rb	Of	Or	Hc	Pi	Rb	Of	Or	Hc	Pi
Or			142					2278		
Hc				19						
Pi					26					
Rb	384					182				
Of		187					28			
Rb + Of	2109	1516				573	435			
Rb + Or	511		530			765		1997		
Rb + Hc	79			42						
Rb + Pi	193				110	20				2
Of + Or		75	84				158	341		
Of + Hc		35		41			5		1	
Of + Pi		60			57		11			2
Or + Pi			8		9			20		4
Or + Hc			74	36				24	1	
Hc + Pi					0					

Таблица 3. Продолжение

Инфрасообщества	Численность особей в инфрасообществах гельминтов, экз.									
	А. Усолка (р. Иртыш)					Б. Большой Павлодар				
	Rb	Of	Or	Hc	Pi	Rb	Of	Or	Hc	Pi
Rb + Of + Or	1580	972	770			1056	731	1289		
Rb + Of + Hc	315	218		72						
Rb + Of + Pi	893	641			481	9	3			3
Rb + Or + Hc	60		84	44		9		50	7	
Rb + Or + Pi	247		79		137	113		216		16
Rb + Hc + Pi	14			3	13					
Of + Or + Hc		63	79	87			5	1	1	
Of + Or + Pi		26	13		9					
Of + Hc + Pi		21		7	4					
Or + Hc + Pi			5	4	2					
Rb + Of + Or + Hc	264	312	210	129		2	8	18	1	
Rb + Of + Or + Pi	1043	561	250		369	140	42	103		19
Rb + Of + Hc + Pi	404	250		72	256					
Rb + Or + Hc + Pi	43		55	18	28					
Of + Or + Hc + Pi		60	24	20	45					
Rb + Of + Or + Hc + Pi	148	136	82	24	102	1	1	3	1	1
n_i	8287	5133	2489	618	1648	2870	1427	6340	12	47

Примечание. n_i – общая численность соответствующего вида гельминтов; Or – *Opisthioglyphe ranae*, Hc – *Haplometra cylindracea*, Pi – *Pleurogenes intermedius*, Rb – *Rhabdias bufonis*, Of – *Oswaldocruzia filiformis*.

В четырех дублирующихся в пространстве и времени инфрасообществах в соотношении фактической и теоретической численности видов наблюдается сходство (рис. 3). В нативном и антропогенных биотопах в каждом из двух паразитоценозов – *R. bufonis* и *R. bufonis* + *O. ranae* ожидаемая численность рабдиаса достоверно ($\alpha > 0.01$) превышает фактическую. Знак при показателе приуроченности обилия нематоды отрицателен. Наоборот, в ценозах *R. bufonis* + *Os. filiformis* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* значение показателя F_{ij} положительно и эмпирическое количество рабдиасов достоверно больше ожидаемого по H_0 . В комбинации *Os. filiformis* + *O. ranae* рассчитанное число нематод в 1.9 раз и надежно ($\alpha > 0.01$) превышает наблюдаемое, а значение показателя F_{ij} отрицательно. В инфрасообществах *Os. filiformis* + *R. bufonis* + *O. ranae* и *Os. filiformis* + *R. bufonis* величины F_{ij} отрицательны и практически равны. Но в паразитоценозе *Os. filiformis* + *R. bufonis* + *O. ranae* у лягушек из урбанизированной территории фактическая и теоретическая численность *Os. filiformis* отличаются недостоверно ($\alpha < 0.05$).

В двух комбинациях *O. ranae* + *Os. filiformis*

и *O. ranae* + *Os. filiformis* + *R. bufonis* подсчитанное значение численности *O. ranae* достоверно выше найденного (см. рис. 3). Знак при F_{ij} в каждой паре величин отрицательный. Для ценоза *O. ranae* в обеих биотопических пробах *R. arvalis* характерно достоверное превышение фактического числа над теоретическим. Значение показателя F_{ij} положительно. Нескольким особняком стоит фауна *O. ranae* + *R. bufonis*. В пойменной выборке *R. arvalis* фактическое обилие трематоды достоверно ($\chi^2 = 12.8$) превышает ожидаемое и знак при F_{ij} положителен (+0.11). У амфибий из надпойменных антропогенных биотопов подсчитанное число марит *O. ranae* несущественно ($\chi^2 = 0.06$) больше эмпирической, но значение показателя приуроченности обилия равно нулю.

Во всех сообществах лягушек из биотопа в пойме р. Иртыш, в которых врозь или вместе присутствуют *H. cylindracea* и *P. intermedius*, отмечается пониженное число *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* (см. табл. 3). Например, в сочетаниях *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *P. intermedius*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *P. intermedius* и *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *H. cylindracea* относительное число плейрогенеса и гаплометры при ус-

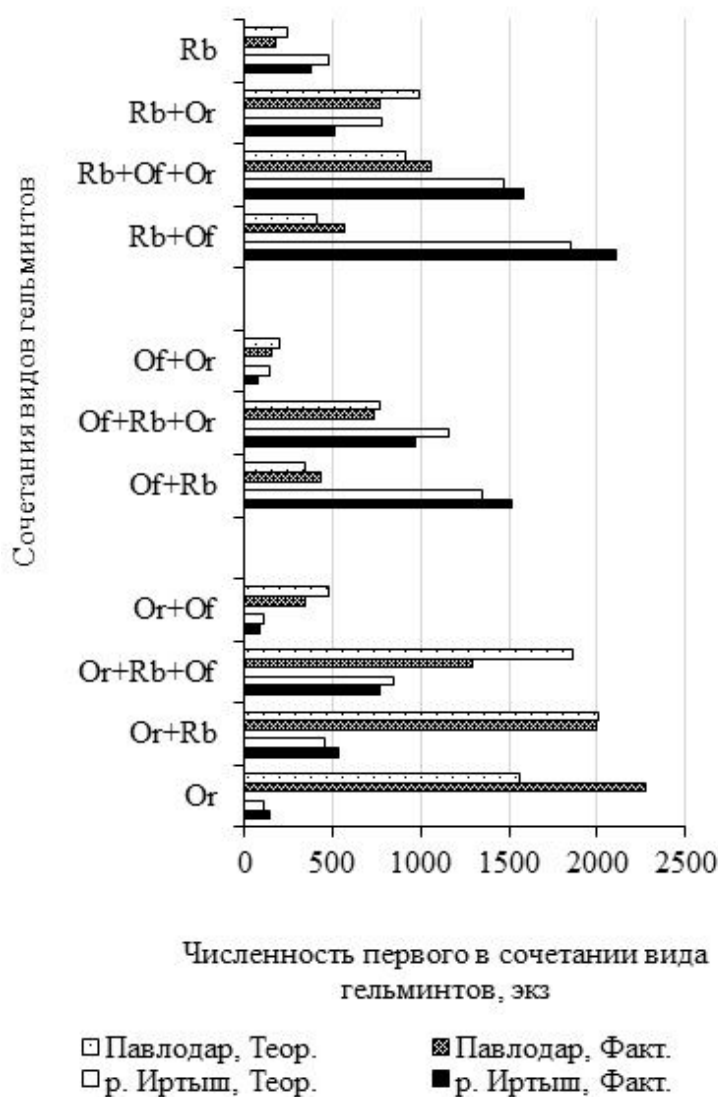


Рис. 3. Численность *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis* и *Opisthioglyphe ranae* в стабильных в пространстве и времени сообществах *Rana arvalis* (экз.)

Fig. 3. Abundance of *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, and *Opisthioglyphe ranae* in *Rana arvalis* infra-communities stable in space and time (specimens)

ловном сравнении величин в 2–3 раза превышает таковые рабдиаса, освальдокрузии и опистиоглифы. Особенно заметное отрицательное воздействие гаплометра оказывает на численность рабдиасов, чуть меньше на опистиоглифу и еще слабее на освальдокрузию (рис. 4). Тем не менее доля последней в 2.4 раза ниже доли гаплометры.

Негативное воздействие *H. cylindracea* на численность *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* явно имеет место. По сравнению с гаплометрой количественный ущерб рабдиасов и освальдокрузий от присутствия *P. intermedius* менее высок, но его доля выше в 1.8–2.3 раза таковых *R. bufonis* и *Os. filiformis* соответственно. Негативное влияние плейрогенесов на численность

опистиоглиф заметно, доля последний в 2.0 раза меньше. Однако бросается в глаза относительно невысокая доля *P. intermedius*. Не исключено, что не только *P. intermedius* отрицательно влияет на численность *O. ranae*, но и последняя, хотя и в меньшей мере, воздействует на обилие первой. В трех фаунах амфибий из Усолки, в которых присутствует сочетание *H. cylindracea* + *P. intermedius*, плейрогенес численно преобладает над гаплометрой. В четырех инфрасообществах первенство по количеству особей переходит к *H. cylindracea*. В целом при совместном нахождении в паразитоценозах доли гаплометры и плейрогенеса близки (рис. 4). Видимо, влияние *H. cylindracea* и *P. intermedius* на численность друг друга приблизительно

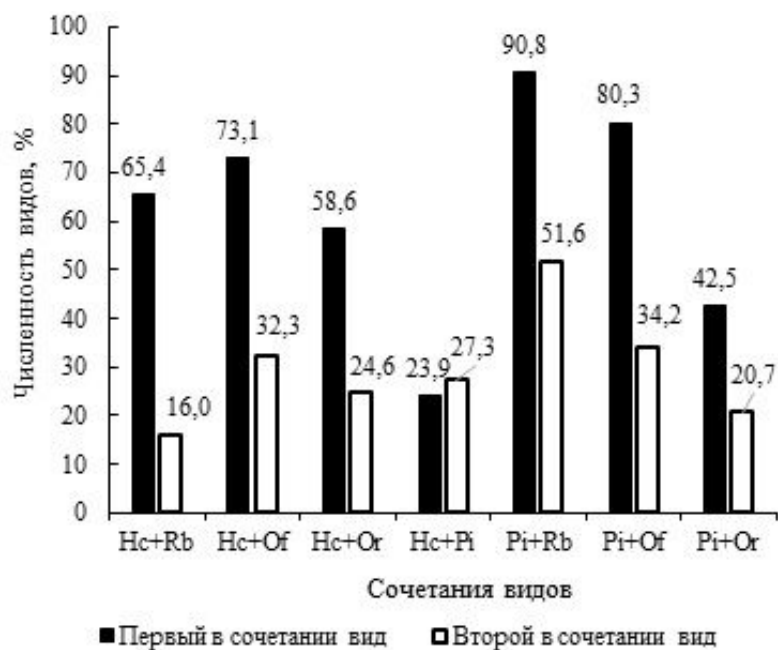


Рис. 4. Численность видов гельминтов (%) при совместном нахождении
 Fig. 4. The number of helminths (%) when finding species together

одинаково. Интересно, что единственным инфрасообществом, в котором находится равное количество особей, является сочетание из трех видов трематод: *O. ranae* + *H. cylindracea* + *P. intermedius* (см. табл. 3). В антропогенных биотопах разброс долей рабдиаса, освальдокрузии и опистоглифы в присутствии *P. intermedius* и *H. cylindracea* статистически не адекватен.

В Среднем Прииртышье в популяциях *R. arvalis* в течение сезона происходит смена двух поколений *R. bufonis* и *O. ranae* и в среднем полтора у *Os. filiformis* – одно в сухие и два во влажные годы (Ваккер, 2018а, б, 2020). По литературным и нашим данным, одно поколение *H. cylindracea* сменяется другим в течение двух-трех лет (Ваккер и др., 1990; Гинецинская, Голубева, 1990; Буракова, 2010б; Joly et al., 2008). Одна генерация *P. intermedius*, по нашим наблюдениям, также замещается за 2–3 года. Итак, пока в популяции хозяина произойдет смена по одному поколению гаплометры или плейрогенеса, сменяется четыре-шесть рабдиаса и опистоглифы и два-три освальдокрузии. По нашему предположению, это различие приводит в популяции *R. arvalis* к наложению потоков пяти видов гельминтов, что оказывает значительное влияние на процессы формирования инфрасообществ. Кроме того, хорошо известно, что в средах с непредсказуемыми свободными территориями судьба видов часто зависит от того, кто из них первым заселит незанятый участок (Би-

гон и др., 1989). В. Д. Гуляев (2005) показал, что цестода *Paranoplocephala omphalodes* подавляет развитие особей родственных видов гельминтов, проникающих в кишечник грызунов позже нее. Наши данные также позволяют считать, что если *H. cylindracea* или *P. intermedius* первыми случайно заражают *R. arvalis*, то они на 2–3 года получают преимущества «первопоселенцев» и сдерживают численность гельминтов, которые позже заселяют занятые «территории». Этим объясняется пониженное число *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* во всех паразитофаунах, в которых присутствуют гаплометра или плейрогенес. С другой стороны, при более раннем заражении остромордых лягушек видами *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* они становятся пионерами незанятой территории. Данные виды, сформировав разной сложности инфрасообщества, далее препятствуют, по нашему мнению, заражению *R. arvalis* гаплометрами или плейрогенесами. Этим мы объясняем невысокую встречаемость сообществ с участием *H. cylindracea* и *P. intermedius*, а также повышенную частоту и значительную численность особей в сочетаниях, состоящих только из *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae*.

Таким образом, часть инфрасообществ гельминтов *R. arvalis* возникает благодаря действию случайных процессов. Это согласуется с изоляционистской концепцией сообществ. Немного меньше сочетаний паразитических видов образуется за счет

неслучайных причин, что соответствует концепции интерактивных сообществ. Мы считаем, что одними из важных экологических факторов, участвующих в регуляции частоты образующихся комбинаций гельминтов, являются: 1) наложение паразитических потоков, определяемое индивидуальным развитием и числом сменяющихся поколений гельминтов; 2) время заражения хозяев сколецидами. Наложение гельминтных потоков друг на друга связано с осуществлением одновременно пятью видами гельминтов циклов развития в течение активности одного и того же окончательного хозяина. Одним из результатов является случайное, хаотичное формирование части инфрасообществ. Время заражения хозяев, как мы полагаем, упорядочивающе влияет на распределение паразитических потоков. Действие этого фактора канализирует образование заметной части сочетаний видов сколецид в закономерное русло.

Заключение

Инфрасообщества в компонентных сообществах возникают с различной частотой, одни образуются чаще, другие реже. Наиболее распространенными и образующимися в нативном и антропогенных биотопах являются сочетания *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. bufonis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* и *R. bufonis*. Они отмечены соответственно у 50.7 % *R. arvalis* из поймы р. Иртыш и у 62.5 % из Большого Павлодара. Для этих фаун характерно стабильное образование не только в пространстве двух проб хозяина, но и во времени. По соотношению величины фактических и ожидаемых, согласно нуль-гипотезе о случайном образовании, частот и значениям критерия χ^2 инфрасообщества в обеих биотопических выборках хозяина распадаются на три совокупности. В самую большую, встречающуюся немного больше, чем у половины хозяев, входят ценозы, которые образуются благодаря действию случайных причин. Две других возникают закономерно: в них значения фактических и теоретических частот отличаются достоверно. Следует отметить, что у более чем двух тысяч изученных *R. arvalis* не обнаружено двухвидовое сочетание *H. cylindracea* + *P. intermedius*. Не исключено, что на его образование существует экологический запрет.

В компонентных сообществах *R. arvalis* из нативного биотопа численность гельминтов распределена неравномерно, в одних

инфрасообществах обилие одного и того же вида может быть гораздо выше, чем в других. Только в четырех дублирующихся в пространстве и времени комбинациях гельминтов у амфибий из поймы сосредоточено базовое число *R. bufonis* (55.3 %), *O. ranae* (52.2 %) и *Os. filiformis* (48.5 %). Неравномерно размещены особи не только доминантных видов гельминтов, но и адоминантных. Ключевая сумма *P. intermedius* (88.3 %) распределена в 6 из 16 инфрасообществ. Стержневое количество *H. cylindracea* (84.6 %) скопилось в 8 сообществах. В частности, в ценозе *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* + *H. cylindracea* размещена пятая часть (20.9 %) всех особей адоминантной гаплогруппы. Для паразитоценозов компонентного сообщества лягушек из урбанизированных биотопов Большого Павлодара также характерно неравномерное распределение числа гельминтов. В четырех стабильных в пространстве и времени инфрасообществах обнаружено 89.8 % всех *R. bufonis*, 81.7 % *Os. filiformis* и 51.8 % *O. ranae*.

Различные темпы индивидуального развития и число сменяющихся поколений пяти видов гельминтов в течение активности одного и того же окончательного хозяина приводят, как мы полагаем, к наложению паразитических потоков друг на друга. В результате, с одной стороны, происходит случайное формирование части сочетаний паразитов. С другой стороны, время заражения хозяев накладывает ограничение на распределение видовых потоков сколецид. Если *H. cylindracea* или *P. intermedius* первыми заражают *R. arvalis*, то они сдерживают развитие гельминтов, которые заселяются позже. В пользу этого предположения говорит то, что во всех сообществах, в которых вместе с указанными сосальщиками паразитируют *R. bufonis*, *Os. filiformis* или *O. ranae*, у последних снижена численность. В случаях, когда у хозяев первыми формируются сообщества с участием рабдиаса, освальдокрузии или опистоглифы, эти виды создают трудности для развития гаплогрупп и плейрогенесов при их более позднем заражении хозяина. Негативное влияние видов с быстрой сменой поколений на *H. cylindracea* и *P. intermedius* косвенно удостоверяется редкостью комплексов с участием последних. Об этом же свидетельствует высокая частота и нахождение ведущего числа особей *R. bufonis*, *Os. filiformis* и *O. ranae* в комбинациях, которые состоят только из последних видов.

Библиография

- Баканов А. И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / Институт биологии внутренних вод АН СССР. Борок, 1987. 64 с.
- Балашов Ю. С. Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. 2000. Т. 34, № 5. С. 361–370.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. особи, популяции и сообщества: В 2 т. . М.: Мир, 1989 Т. 1. 667 с.
- Боев С. Н., Соколова И. Б., Панин В. Я. Гельминты копытных животных Казахстана . Алма-Ата: Изд-во Акад. наук КазССР, 1962. Т. 1. 377 с.
- Буракова А. В. Структура паразитофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в условиях антропогенного воздействия // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: Материалы V Международной научно-практической конференции. Вып. 5, часть III: Животные в урбоэкосистеме, 25–26 марта. Ишим, 2010а. С. 135–138.
- Буракова А. В. Эколого-генетические особенности и гельминтофауна остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в градиенте урбанизации : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2010б. 23 с.
- Ваккер В. Г. К экологии трематоды *Opisthioglyphe ranae* (Telorchidae) // Принципы экологии. 2018а. Т. 7, № 1. С. 38–59.
- Ваккер В. Г. Паразитарная система нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Казахстане // Принципы экологии. 2018б. Т. 7, № 4. С. 44–64.
- Ваккер В. Г. Вопросы экологии нематоды *Rhabdias bufonis* (Nematoda: Rhabdiasidae) в степной зоне Республики Казахстан // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 43–67.
- Ваккер В. Г., Брушко З. К., Тарасовская Н. Е. К гельминтофауне амфибий Казахстана // Материалы Всесоюзного научно-методич. совещания зоологов пед. вузов СССР. (Ред. С. П. Наумов, А. Г. Юсуфов). Махачкала: ДГУ, 1990. С. 59–61.
- Гинецкая Т. А., Голубева Е. Б. Изменение гельминтофауны *Rana temporaria* в Петергофском парке за 50 лет // Эволюция паразитов: Материалы Первого Всесоюзного симпозиума. Тольятти, 1991. С. 211–215.
- Голикова Е. А. Экология паразитов гольяна обыкновенного и их сообществ в условиях малых рек бассейна Вычегды : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2005. 24 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений . М.: Мир, 1967. 360 с.
- Гуляев В. Д. Эволюция форм гермафродитизма Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Морфофункциональные причины возникновения цепней с протогиническим развитием полового аппарата // Паразитология. 2016. Т. 50, № 1. С. 58–68.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Основы биометрии: Введение в статистический анализ биологических явлений и процессов: Учебное пособие . Петрозаводск: ПГУ, 1992. 163 с.
- Иешко Е. П., Коросов А. В., Соколов С. Г. Видовое богатство сообществ паразитов ротана *Percottus glenii* (Actinopterygii, Odontobutidae) в нативной и приобретенной частях ареала хозяина // Паразитология. 2019. Т. 53, № 2. С. 145–158.
- Кеннеди К. Экологическая паразитология . М.: Мир, 1978. 230 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия : Учебное пособие для биол. спец. вузов. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Павловский Е. Н. Организм как среда обитания // Природа. 1934. № 1. С. 80–91.
- Песенко Ю. А. Принципы и методы в фаунистических исследованиях . М.: Наука, 1982. 288 с.
- Плохинский Н. А. Биометрия . М.: Изд-во МГУ, 1970. 359 с.
- Пугачёв О. Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34, № 3. С. 196–209.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР . М.: Наука, 1980. 279 с.
- Тарасовская Н. Е. Гельминтофауна наземных холоднокровных позвоночных Павлодарской области и сопредельных регионов // Материалы X Міжнародної науково-практичної інтернет-конференції «Проблеми та перспективи розвитку науки на початку третього тисячоліття у країнах СНД» («Проблемы и перспективы развития науки в начале третьего тысячелетия в странах СНГ»). Переяслав-Хмельницкий, 2013. С. 31–33.
- Файзулин А. И., Зарипова Ф. Ф. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) г. Салават (Республика Башкортостан) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 2. С. 75–79.
- Чихляев И. В., Файзулин А. И., Кузовенко А. Е. Анализ гельминтофауны зеленой жабы *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) на урбанизированных территориях Самарской области // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2017. Т. 19, № 5. С. 178–184.
- Akani G. C., Luiselli L., Amuzie C. C., Wokem G. N. Helminth community structure and diet of three Afrotropical anuran species: a test of the interactive-versus-isolationist parasite communities'

- hypothesis // Web Ecol. 2011. Vol. 11. P. 11–19. DOI: 10.5194/we-11-11-2011
- Claxton A., Laursen J. Endoparasite Community Differences in Sunfish (*Lepomis* spp.) Above and Below Coal Mine Effluent in Southern Illinois // J Parasitol. 2015. Vol. 101 (3). P. 282–289. DOI: 10.1645/12-157.1
- Esch G. W., Bush A. O., and Aho J. M. Parasite communities: Patterns and processes. Chapman and Hall, London, U. K., 1990. 335 p.
- Grabda-Kazubaska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks // Acta Parasit. Pol. 1976. Vol. 26. Fasc. 3. P. 125–141.
- Grzybek M., Bajer A., Bednarska M., Al-Sarraf M., Behnke-Borowczyk J., Harris P. D., Price S. J., Brown G. S., Osborne S.-J., Siński E., Behnke J. M. Long-term spatiotemporal stability and dynamic changes in helminth infracommunities of bank voles (*Myodes glareolus*) in NE Poland // Parasitology. 2015. Vol. 142 (14). P. 1722–1743. DOI: 10.1017/S0031182015001225
- Hamann M. I., Kehr A. I. and Gonzalez C. E. Niche specificity of two glyphtelmins (Trematoda) congeners infecting *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) from Argentina // Journal of Parasitology. 2009. Vol. 95. P. 817–822. DOI: 10.1645/GE-1860.1
- Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding // J. Parasitol. 2002. Vol. 88 (3). P. 434–439.
- Holmes J. C. Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths // Ann. Parasitol. Hum. Comp. 1991. Vol. 65, Suppl. 1. P. 69–72. DOI: 10.1139/z02-188
- Janovy J. Jr. Concurrent infections and the community ecology of helminths parasites // J. Parasitol. 2002. Vol. 88 (3). P. 440–445.
- Joly P., Guesdon V., Fromont E., Plenet S., Grolet O., Guegan J. F., Hurtrez-Bousses S., Thomas F. and Renaud F. Heterozygosity and parasite intensity: lung parasites in the water frog hybridization complex // Parasitology. 2008. Jan. Vol. 135 (Pt 1). P. 95–104. DOI: 10.1017/S0031182007003599
- Kennedy C. R., Berrilli F., Cave D., De Liberto C. Orecchia P. Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe // J. of Helminthology. 1998. Vol. 72, Issue 4. P. 301–306. DOI: 10.1017/S0022149X00016hology643
- Kennedy C. R., Moriarty C. Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland // Journal of Helminthology. 2002. Vol. 76, Issue 4. P. 315–322. DOI: 10.1079/JOH2002140
- Kuzmin J., Tkach V. Family Rhabdiasidae Railliet, 1915. 2019. URL: <http://izan.kiev.ua/ppages/rhabdias/list.htm> (03.08.2019).
- Kuzmin Yuriy, Dmytrieva I., Marshchak O., Morozov-Leonov S., Oskyrko O., Nekrasova O. Helminth Species and Infracommunities in Frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in Northern Ukraine // Acta Parasitologica. 2020. Vol. 65. P. 341–353.
- Langford G. J., Vhora M. S., Bolek M. G., Janovy J. Jr. Co-Occurrence of *Haemotoloechus* complexus and *Rhabdias joaquinensis* in the Plains Leopard Frog from Nebraska // J. Parasitol. 2013. Vol. 99 (3). P. 558–560.
- Milazzo C., Casanova J., Aloise G., Ribas A., Cagnin M. The helminth community of *Talpa romana* (Thomas, 1902) (Insectivora, Talpidae) in southern Italy // Parasitology Research. 2002. Vol. 88. P. 979–983.
- Olsson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlwood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda) // Intern. J. for Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Poulin R. Evolutionary Ecology of Parasites. Princeton, NY, USA: Princeton University Press, 2006. 360 p.
- Poulin R. Interactions between species and the structure of helminth communities // Parasitology. 2001. 122 (Suppl.) S. 3–11. DOI: 10.1017/S0031182000016991
- Poulin R., Luque J. L. A general test of the interactive – isolationist continuum in gastrointestinal parasite communities of fish // International Journal of Parasitology. 2003. Vol. 33. P. 1623–1630.
- De Yamada Priscilla Oliveira Fadel, Yamada Fabio Hideki, Silva Reinaldo José da & s dos Anjos Luciano Alve. Ecological implications of floods on the parasite communities of two freshwater catfishes in a Neotropical floodplain // Acta Parasitologica. 2017. Vol. 62, Issue 2. P. 312–318.
- Randhawa H. S. Numerical and functional responses of intestinal helminths in three rajid skates: evidence for competition between parasites? // Parasitology. 2012. Vol. 139, Issue 13. P. 1784–1793.
- Rohde K. Ecology of marine parasites. 2nd ed. Wallingford, U.K., 1993. 298 p.
- Schabuss M., Kennedy C. R., Konecny R., Grillitsch B., Schiemer F., Herzig A. Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria // Parasitology. 2005. Vol. 130, Issue 2. P. 185–194. DOI: 10.1017/S0031182004006444
- Spickett A., Junker K., Krasnov B., Haukisalmi V., Matthee S. Intra- and interspecific similarity in species composition of helminth communities in two closely-related rodents from South Africa // Parasitology. 2017. Vol. 144 (9). P. 1211–1220. DOI: 10.1017/S003118201700049X

- Timi J. T., Lanfranchi A. L. The importance of the compound community on the parasite infracommunity structure in a small benthic fish // *Parasitology Research*. 2009. Vol. 104, Issue 2. P. 295-302. DOI: 10.1007/s00436-008-1191-1
- Valtonen E. T., Pullkinen K., Poulin R., Julkunen M. The structure of parasite component communities in brackish water of the northeastern Baltic Sea // *Parasitology*. 2001. Vol. 122. P. 471-481. DOI: 10.1017/s0031182001007491
- Vershinin V. L., Burakova A. V., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasitocenoses of Amphibians from the Family Ranidae (Anura) in the Urbanization Gradient // *Russian journal of ecology*. 2017. Vol. 48, No 5. P. 466-475.
- Vhora M. S., Bolek M. G. Temporal occurrence and community structure of helminth parasites in southern leopard frogs, *Rana sphenocephala*, from north central Oklahoma // *Parasitology Research*. 2015. Vol. 114, Issue 3. P. 1197-1206. DOI: 10.1007/s00436-014-4303-0

COMUNITIES OF MATURE HELMINTHS OF MOOR FROG *RANA ARVALIS* IN THE STEPPE ZONE OF THE REPUBLIC OF KAZAKHSTAN

WAKKER
Viktor Georgievich

PhD, Pavlodar Pedagogical Institute, vgwacker@gmail.com

BURCHAKOV
Alexander Mihajlovich

Seneos GmbH, alexander.burceacov@gmail.com

Keywords:

component communities
Rana arvalis
Helminthe
Opisthioglyphe ranae
Oswaldocruzia filiformis
Haplometra cylindracea
Rhabdias bufonis
Pleurogenes intermedius
Kazakhstan

Summary: Communities of five species of sexually mature helminths were studied in *Rana arvalis* from the Irtysh River floodplain and anthropogenic biotopes (Pavlodar, Republic of Kazakhstan), namely *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Opisthioglyphe hapae*, *Haplometra cylindracea* and *Pleurogenes intermedius*. The component host communities in each biotopic sample are divided into three groups of infra-communities. A little more than half of amphibians have cenoses that are formed by chance. The other two groups arise in spite of randomness: the actual frequencies and the theoretical ones, calculated in accordance with the null hypothesis of random formation, differ significantly. As part of the last two groups with a high occurrence (51-62%) in amphibians from both the floodplain and the city, four are distinguished: *R. bufonis* + *Os. filiformis*, *R. arvalis* + *O. ranae*, *R. bufonis* + *Os. filiformis* + *O. ranae* and *R. bufonis*. In the floodplain biotope of *R. arvalis*, the basic number of *R. bufonis* (55.3%), *Os. filiformis* (48.5%) and *O. ranae* (60.3%) is concentrated in these complexes. In the discussed set of combinations of species in hosts from anthropogenic biotopes, the number of *rhabdias* is 89.8%, *oswaldocruzia* – 81.7%, and *opisthioglyph* – 51.8 %. The formation of infra-communities of helminths in two different biotopic samples of *R. arvalis*, similar in composition, mechanism of formation, stable occurrence in space and time, placement of the leading number of individuals of *R. bufonis*, *Os. filiformis* and *O. ranae* in four cenoses indicates the presence of not only random, but also regular processes in *R. arvalis* populations. On average, in the Middle Irtysh region, two generations of *R. bufonis* and *O. ranae* and one and a half *Os. filiformis* are replaced during the season in the populations of *R. arvalis*. One generation of *H. cylindracea* or *P. intermedius* is replaced by another within two to three years. While in the host population there will be a change in one generation of haplometers or pleiogenes, *rhabdias* and *opisthioglyphs* manage to change four to six, and *oswaldocruzion* – two or three. Parallel implementation of their development cycles by five species of helminths, different rates and number of alternating generations during the activity of the host lead to the overlap of species flows. As a result, some combinations of parasites are randomly formed. The time of infection of *R. arvalis* with five helminth species acts as an important reason for ordering the distribution of helminth species streams. The consequence is the non-random formation of slightly less than half of the infra-communities. If *R. arvalis* is the first to become infected with *H. cylindracea* or *P. intermedius*, then these trematodes restrain the development of helminths, which are populated later. This is supported by the fact that in all communities in which, together with the named flukes, *R. bufonis*, *Os. filiformis* or *O. ranae* parasite, the latter have reduced number. In cases where the hosts are the first to form communities with the participation of *rhabdias*, *oswaldocruzia*, or *opisthioglyphs*, difficulties arise for the development of haplometers and pleiogenes. This is indicated by the high frequency and concentration of the leading number of individuals of *R. bufonis*, *Os. filiformis* and *O. ranae* in complexes that consist only of these species. This is also evidenced by the rarity of combinations in which *H. cylindracea* and *P. intermedius* are located apart or together.

Reviewer: O. V. Mineeva

Received on: 17 February 2021

Published on: 22 June 2022

References

- Akani G. C., Luiselli L., Amuzie C. C., Wokem G. N. Helminth community structure and diet of three Afro-tropical anuran species: a test of the interactive-versus-isolationist parasite communities' hypothesis, *Web Ecol.* 2011. Vol. 11. P. 11–19. DOI: 10.5194/we-11-11-2011
- Bakanov A. I. Quantitative rating of dominance in ecological communities, *Institut biologii vnutrennih vod AN SSSR. Borok*, 1987. 64 p.
- Balashov Yu. S. Terms and concepts used in the study of populations and communities of parasites, *Parazitologiya*. 2000. T. 34, No. 5. P. 361–370.
- Bigon M. Taunsend K. *Ecology. Individuals, Populations, Communities*. M.: Mir, 1989 T. 1. 667 p.
- Boev S. N. Sokolova I. B. Panin V. Ya. Helminths of ungulates animals in Kazakhstan. Alma-Ata: Izd-vo Akad. nauk KazSSR, 1962. T. 1. 377 p.
- Burakova A. V. Ecological and genetic characteristics and helminthic fauna of the common frog (*Rana arvalis* Nilss.) in the urbanization gradients: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Ekaterinburg, 2010b. 23 p.
- Burakova A. V. Structure of population parazitofauna of *Rana arvalis* Nilss. in the conditions of anthropogenic impact, *Urboekosistemy: problemy i perspektivy razvitiya: Materialy V Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferencii. Vyp. 5, chast' III: Zhivotnye v urboekosisteme*, 25–26 marta. Ishim, 2010a. P. 135–138.
- Chihlyayev I. V. Fayzulin A. I. Kuzovenko A. E. Analysis of the helminth fauna of the green toad *Bufo viridis* (Laurenti, 1768) in the urbanized territories of the Samara region, *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2017. T. 19, No. 5. P. 178–184.
- Claxton A., Laursen J. Endoparasite Community Differences in Sunfish (*Lepomis* spp.) Above and Below Coal Mine Effluent in Southern Illinois, *J Parasitol.* 2015. Vol. 101 (3). P. 282–289. DOI: 10.1645/12-157.1
- De Yamada Priscilla Oliveira Fadel, Yamada Fabio Hideki, Silva Reinaldo José da & s dos Anjos Luciano Alve. Ecological implications of floods on the parasite communities of two freshwater catfishes in a Neotropical floodplain, *Acta Parasitologica*. 2017. Vol. 62, Issue 2. P. 312–318.
- Dorovskih G. N. Tereschenko V. G. Stepanov V. G. Seasonal dynamics of the structure of component communities of the ruff parasites from the Vychehda River, *Parazitologiya*. 2016. T. 50, No. 1. P. 58–68.
- Esch G. W., Bush A. O., and Aho J. M. *Parasite communities: Patterns and processes*. Chapman and Hall, London, U. K., 1990. 335 p.
- Fayzulin A. I. Zaripova F. F. Helminths of marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) Salavat (Republic of Bashkortostan), *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossiyskoy akademii nauk*. 2017. T. 19, No. 2. P. 75–79.
- Ginecinskaya T. A. Golubeva E. B. Changes in the helminth fauna of *Rana temporaria* in Peterhof Park over 50 years, *Evolyuciya parazitov: Materialy Pervogo Vsesoyuznogo simpoziuma. Tol'yatti*, 1991. P. 211–215.
- Golikova E. A. Ecology of parasites of the common minnow and their communities in the conditions of small rivers of the Vychehda basin: Avtoref. dip. ... kand. biol. nauk. Syktyvkar, 2005. 24 p.
- Grabda-Kazubaska B. Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks, *Acta Parasit. Pol.* 1976. Vol. 26. Fasc. 3. P. 125–141.
- Grzybek M., Bajer A., Bednarska M., Al-Sarraf M., Behnke-Borowczyk J., Harris P. D., Price S. J., Brown G. S., Osborne S. J., Siński E., Behnke J. M. Long-term spatiotemporal stability and dynamic changes in helminth infracommunities of bank voles (*Myodes glareolus*) in NE Poland, *Parasitology*. 2015. Vol. 142 (14). P. 1722–1743. DOI: 10.1017/S0031182015001225
- Gulyaev V. D. Evolyuciya form germafroditizma Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Morfofunkcional'nye prichiny vozniknoveniya cepney s protoginicheskim razvitiem polovogo apparata [Evolution of hermaphroditism forms of Cyclophyllidea (Cestoda). 2. Morphofunctional causes of tapeworms with protogynic development of sexual apparatus, *Parazitologiya*. 2005. T. 39, No. 3. P. 243–251.
- Hamann M. I., Kehr A. I. and Gonzalez C. E. Niche specificity of two glyphtelmins (Trematoda) congeners infecting *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) from Argentina, *Journal of Parasitology*. 2009. Vol. 95. P. 817–822. DOI: 10.1645/GE-1860.1
- Holmes J. C. Competition, contacts, and other factors restricting niches of parasitic helminths, *Ann. Parasitol, Hum. Comp.* 1991. Vol. 65, Suppl. 1. P. 69–72. DOI: 10.1139/z02-188
- Holmes J. C. Effects of concurrent infections on *Hymenolepis diminuta* (Cestoda) and *Moniliformis dubius* (Acanthocephala). I. General effects and comparison with crowding, *J. Parasitol.* 2002. Vol. 88 (3). P. 434–439.
- Ieshko E. P. Korosov A. V. Sokolov C. G. Species diversity of parasite communities of Chinese sleeper *Perccottus glenii* (Actinoopterygii, Odontobutidae) in native and acquired parts of the host range, *Parazitologiya*. 2019. T. 53, No. 2. P. 145–158.
- Ivanter E. V. Korosov A. V. Fundamentals of biometrics: Introduction to the statistical analysis of biological phenomena and processes. Tutorial. Petrozavodsk: PGU, 1992. 163 p.

- Janovy J. Jr. Concurrent infections and the community ecology of helminths parasites, *J. Parasitol.* 2002. Vol. 88 (3). P. 440–445.
- Joly P., Guesdon V., Fromont E., Plenet S., Grolet O., Guegan J. F., Hurtrez-Bousses S., Thomas F. and Renaud F. Heterozygosity and parasite intensity: lung parasites in the water frog hybridization complex, *Parasitology.* 2008. Jan. Vol. 135 (Pt 1). P. 95–104. DOI: 10.1017/S0031182007003599
- Kennedi K. *Ecological parasitology.* M.: Mir, 1978. 230 p.
- Kennedy C. R., Berrilli F., Cave D., De Liberto C. Orecchia P. Composition and diversity of helminth communities in eels *Anguilla anguilla* in the River Tiber: long-term changes and comparison with insular Europe, *J. of Helminthology.* 1998. Vol. 72, Issue 4. P. 301–306. DOI: 10.1017/S0022149X00016hol-ogy643
- Kennedy C. R., Moriarty C. Long-term stability in the richness and structure of helminth communities in eels, *Anguilla anguilla*, in Lough Derg, River Shannon, Ireland, *Journal of Helminthology.* 2002. Vol. 76, Issue 4. P. 315–322. DOI: 10.1079/JOH2002140
- Kuzmin J., Tkach V. Family Rhabdiasidae Railliet, 1915. 2019. URL: <http://izan.kiev.ua/ppages/rhabdias/list.htm> (03.08.2019).
- Kuzmin Yuriy, Dmytrieva I., Marushchak O., Morozov-Leonov S., Oskyrko O., Nekrasova O. Helminth Species and Infracommunities in Frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in Northern Ukraine, *Acta Parasitologica.* 2020. Vol. 65. P. 341–353.
- Lakin G. F. *Biometry: Uchebnoe posobie dlya biol. spec. vuzov.* M.: Vysshaya shkola, 1990. 352 p.
- Langford G. J., Vhora M. S., Bolek M. G., Janovy J. Jr. Co-Occurrence of *Haemotoloechus* complexus and *Rhabdias joaquinensis* in the Plains Leopard Frog from Nebraska, *J. Parasitol.* 2013. Vol. 99 (3). P. 558–560.
- Milazzo C., Casanova J., Aloise G., Ribas A., Cagnin M. The helminth community of *Talpa romana* (Thomas, 1902) (Insectivora, Talpidae) in southern Italy, *Parasitology Research.* 2002. Vol. 88. P. 979–983.
- Olsson P. D., Gribb T. H., Tkach V. V., Bray R. A., Littlwood D. T. J. Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminths: Trematoda), *Intern. J. for Parasitology.* 2003. Vol. 33. P. 733–755.
- Parasite communities of the river minnow (*Phoxinus phoxinus* L.), *Parazitologiya.* 2000. T. 34, No. 3. P. 196–209.
- Pavlovskiy E. N. Organism as a habitat, *Priroda.* 1934. No. 1. P. 80–91.
- Pesenko Yu. A. Principles and methods in faunistic studies. M.: Nauka, 1982. 288 p.
- Plohinskiy N. A. *Biometry.* M.: Izd-vo MGU, 1970. 359 p.
- Poulin R. *Evolutionary Ecology of Parasites.* Princeton, NY, USA: Princeton University Press, 2006. 360 p.
- Poulin R. Interactions between species and the structure of helminth communities, *Parasitology.* 2001. 122 (Suppl.) S. 3–11. DOI: 10.1017/S0031182000016991
- Poulin R., Luque J. L. A general test of the interactive – isolationist continuum in gastrointestinal parasite communities of fish, *International Journal of Parasitology.* 2003. Vol. 33. P. 1623–1630.
- Randhawa H. S. Numerical and functional responses of intestinal helminths in thee rajid skates: evidence for competition between parasites?, *Parasitology.* 2012. Vol. 139, Issue 13. P. 1784–1793.
- Rohde K. *Ecology of marine parasites.* 2nd ed. Wallingford, U.K., 1993. 298 p.
- Ryzhikov K. M. Sharpilo V. P. Shevchenko N. N. Helminths of amphibians of the USSR fauna. M.: Nauka, 1980. 279 p.
- Schabuss M., Kennedy C. R., Konecny R., Grillitsch B., Schiemer F., Herzig A. Long-term investigation of the composition and richness of intestinal helminth communities in the stocked population of eel, *Anguilla anguilla*, in Neusiedler See, Austria, *Parasitology.* 2005. Vol. 130, Issue 2. P. 185–194. DOI: 10.1017/S0031182004006444
- Smit P. Greig-Smith P. *Quantative Plant Ecology.* Butterworths, London, 1964. M.: Mir, 1967. 360 p.
- Spickett A., Junker K., Krasnov B., Haukisalmi V., Matthee S. Intra- and interspecific similarity in species composition of helminth communities in two closely-related rodents from South Africa, *Parasitology.* 2017. Vol. 144 (9). P. 1211–1220. DOI: 10.1017/S003118201700049X
- Tarasovskaya N. E. Helminthofauna of terrestrial cold-blooded vertebrates of the Pavlodar region and adjacent regions, *Materiali H Mizhnarodnoï naukovo-praktichnoï internet-konferencii «Problemi ta perspektivi rozvitku nauki na pochatku tret'ogo tisyacholittya u kraïnah SND» («Problemy i perspektivy razvitiya nauki v nachale tret'ego tisyacheletiya v stranah SNG»).* Pereyaslav-Hmel'nickiy, 2013. P. 31–33.
- Timi J. T., Lanfranchi A. L. The importance of the compound community on the parasite infracommunity structure in a small benthic fish, *Parasitology Research.* 2009. Vol. 104, Issue 2. P. 295–302. DOI: 10.1007/s00436-008-1191-1
- Vakker V. G. Brushko Z. K. Tarasovskaya N. E. To the helminthofauna of the amphibians of Kazakhstan, *Materialy Vsesoyuznogo nauchno-metodich. soveschaniya zoologov ped. vuzov SSSR.* (Red. P. P. Naumov, A. G. Yusufov). Mahachkala: DGU, 1990. P. 59–61.
- Vakker V. G. Ecology of the nematode *Rhabdias bufonis* (Nematoda: Rhabdiasidae) in the steppe of the Republic of Kazakhstan, *Principy ekologii.* 2020. No. 1. P. 43–67.

- Vakker V. G. Parasitic system of the nematode *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) in Kazakhstan, Principy ekologii. 2018b. T. 7, No. 4. P. 44–64.
- Vakker V. G. To the ecology of the trematode *Opisthioglyphe ranae* (Telorchidae), Principy ekologii. 2018a. T. 7, No. 1. P. 38–59.
- Valtonen E. T., Pullkinen K., Poulin R., Julkunen M. The structure of parasite component communities in brackfish water of the northeastern Baltic Sea, Parasitology. 2001. Vol. 122. P. 471–481. DOI: 10.1017/s0031182001007491
- Vershinin V. L., Burakova A. V., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasitocenoses of Amphibians from the Family Ranidae (Anura) in the Urbanization Gradient, Russian journal of ecology. 2017. Vol. 48, No 5. P. 466–475.
- Vhora M. S., Bolek M. G. Temporal occurrence and community structure of helminth parasites in southern leopard frogs, *Rana sphenoccephala*, from north central Oklahoma, Parasitology Research. 2015. Vol. 114, Issue 3. P. 1197–1206. DOI: 10.1007/s00436-014-4303-0