

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТРЕМАТОД (TREMATODA) ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (RANIDAE, ANURA) ИЗ РАЗНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «САМАРСКАЯ ЛУКА» (РОССИЯ)

И. В. Чихляев*, Н. Ю. Кириллова, А. А. Кириллов**

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Россия
e-mail: *diplodiscus@mail.ru, **parasitolog@yandex.ru

Поступила в редакцию: 22.03.2018

Приведен сравнительный анализ фауны трематод озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* из разных местообитаний национального парка «Самарская Лука». Он основан на собственных материалах авторов, собранных в 1998–2001 гг. в трех локалитетах: на побережье волжской протоки, пойменных озерах и близлежащих островах. Обнаружено 22 вида трематод. Выявлены различия в составе трематод и характере инвазии ими земноводных из разных биотопов. Установлено, что разнообразие трематод и зараженность ими выше у амфибий пойменных водоемов с относительно постоянными условиями среды. Лягушки из речных местообитаний с динамичными условиями среды, заражены в меньшей степени при том же разнообразии видов. Обедненный состав трематод и низкий уровень инвазии многими видами свойственен земноводным изолированных островных биотопов. Причины различий в зараженности амфибий трематодами в разных биотопах носят комплексный характер. Разнообразие, высокая численность моллюсков и членистоногих (промежуточных хозяев) обуславливают высокий уровень инвазии лягушек половозрелыми трематодами, передающихся по трофическим цепям. Высокая плотность самих амфибий, а, соответственно, и хищников-батрахофагов, ведет к интенсивной инвазии лягушек личиночными стадиями трематод. Приведен литературный обзор данных о влиянии абиотических и биотических факторов среды на трематод амфибий. На формирование трематодофауны лягушек оказывает влияние ряд факторов среды, действующих в совокупности: гидрологический режим водоема, разнообразие и плотность популяций промежуточных, резервуарных и окончательных хозяев трематод в биоценозе.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, озерная лягушка, разные местообитания, национальный парк «Самарская Лука», трематоды

Введение

Паразиты подчиняются общим зоогеографическим закономерностям, при этом влияние на них географических факторов проявляется даже на уровне близлежащих биотопов или стадий. Среда обитания может влиять на зараженность хозяев прямо (непосредственно на свободноживущие стадии паразитов) или косвенно (опосредованно через хозяев), определяя распределение и обилие паразитов независимо от их типа жизненного цикла (Souza & Grosholz, 1991). Особенности рельефа местности, почвенного покрова, микроклимата и гидрологического режима водоемов (температура воды, скорость течения, pH, соленость и т.д.) определяют состав местной флоры и фауны, что отражается и на локальном характере паразитофауны. Одним из главных факторов при инвазии хозяев паразитами является температура окружающей среды, которая влияет на циклы развития, как самих паразитов, так и их промежуточных и окончательных хозяев

(Marcogliese, 2001; Koyun et al., 2015). На состав паразитофауны позвоночных животных влияют также pH и соленость воды как прямо на свободноживущие стадии паразитов, так и опосредованно через хозяев, изменяя их физиологию (Yeo & Spieler, 1980); скорость течения в водоеме определяет рассеивание и передачу инвазионного начала беспозвоночным (промежуточным хозяевам) (Tomba, 2006).

Биотопы с различающимися экологическими условиями в паразитологическом аспекте неравноценны и каждому их типу, в зависимости от специфики инвазии хозяев паразитами, можно дать свою собственную характеристику. Как отмечал В.А. Догель (1947): «всякий паразит (особенно эндопаразит) гораздо более характеризует определенные природные биотопы, чем его хозяин». Богатство паразитофауны определяется разнообразием животных – потенциальных промежуточных и окончательных хозяев паразитов в биоценозе (Johnson et al., 2016). Паразиты, как биоиндикаторы, показы-

вают присутствие в биотопе целого комплекса животных, без которых невозможна реализация их жизненных циклов, а также изменения, происходящие в биоценозах (Marcogliese & Cone, 1997). С помощью гельминтов можно определить трофические взаимодействия животных в биоценозе, так как их сложные жизненные циклы привязаны к сложным пищевым цепям (Hoberg, 1996).

Изучение биотопического влияния позволяет не только выяснить закономерности формирования паразитофауны хозяина в изучаемой местности, но и проследить, и правильно оценить изменения, происходящие в биоценозах по естественным причинам или под воздействием антропогенных факторов. В этом отношении паразиты могут выступать, как индикаторы оценки состояния естественных экосистем, поскольку по паразитологическим данным можно судить о последствиях антропогенного загрязнения окружающей среды (Overstreet, 1997).

Известно множество исследований о влиянии биотопической приуроченности позвоночных-хозяев на их паразитов и большинство их проведено на рыбах, где есть своя специфика. Подобных работ на наземных позвоночных проделано значительно меньше. У земноводных описаны различия в зараженности гельминтами популяций, обитающих в условиях разной влажности (Марков, Рогоза, 1953), острова и речного берега (Куранова, 1988), водных (Дубинина, 1950; Кричевская, 1961; Шевченко, 1965) и лесных (Булахов, Константинова, 1978; Чихляев и др., 2013) биоценозах, а также на территории урбоценозов (Смирнова, Сизова, 1978; Резванцева, 2013; Mohammad et al., 2015). Установлено, что экологические условия различных местообитаний влияют на структуру сообществ гельминтов амфибий (Rankin, 1937, 1945; Muzzall et al., 2001; Yildirimhan et al., 2005; Chandra & Gupta, 2007; Comas & Ribas, 2013; Dusen & Oz, 2013; Rahman & Shakinah, 2015).

Данная работа продолжает многолетнюю серию паразитологических исследований, выполненных на Самарской Луке и посвященных изучению трематод наземных позвоночных Среднего Поволжья (Кириллова, Кириллов, 2009; Ручин и др., 2009; Кириллов и др., 2012а,б,в; Чихляев и др., 2012а,б,в; Кириллов, Кириллова, 2011, 2013а,б; Reshetnikov et al., 2013; Chikhlyayev & Ruchin, 2014; Chikhlyayev et al., 2016).

Цель работы – экологический анализ видового разнообразия трематод озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) из разных местообитаний Самарской Луки.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили сборы гельминтов от 210 экз. озерных лягушек, отловленных в 1998–2001 гг. из трех местообитаний на территории национального парка «Самарская Лука»: 1) внешней протоки (Кольцовская воложка); 2) внутренних пойменных озер (Мордовинская пойма); 3) изолированного островного побережья (Васильевские острова) (рис. 1). Все биотопы расположены на расстоянии 0.5–4.0 км друг от друга и отличаются геоморфологическими и гидрологическими характеристиками, составом флоры и фауны.

Кольцовская воложка – широкая (100–200 м), со значительной протяженностью (до 7 км), глубиной и сильным течением волжская протока между материковой частью Самарской Луки и о. Мордово (Мордовский). Ее русло имеет песчано-илистое дно и в целом свободно от высшей водной растительности. Мелководье занято редкими зарослями, укореняющихся на дне, макрофитов; берега – высокотравными сообществами и ивняком (Малиновская, 1999).

Мордовинская пойма сформирована множеством озер-стариц в межгрядьях, большей частью мелководных, с относительно постоянным уровнем воды, отсутствием течения, илистым грунтом и разной степенью зарастания вплоть до отсутствия водной поверхности. Последняя занята многовидовыми группировками макрофитов: мелководными сообществами, укореняющимися в грунте или свободноплавающими в толще воды и на поверхности. Берега покрывают заросли разнообразной древесно-кустарниковой растительности и прибрежное высокотравье (Малиновская, 1999).

Васильевские острова Саратовского водохранилища обладают сильно изрезанной береговой линией и собственной обширной внутренней акваторией с многочисленными заливами, затонами и ериками разной глубины и скорости течения, часто с песчаным грунтом и пляжами. Прибрежная флора представлена зарослями ивняка и плотным одновидовым высокотравьем; на слабопроточном мелководье распространены густые однообразные сообщества, укореняющихся на дне макрофитов.

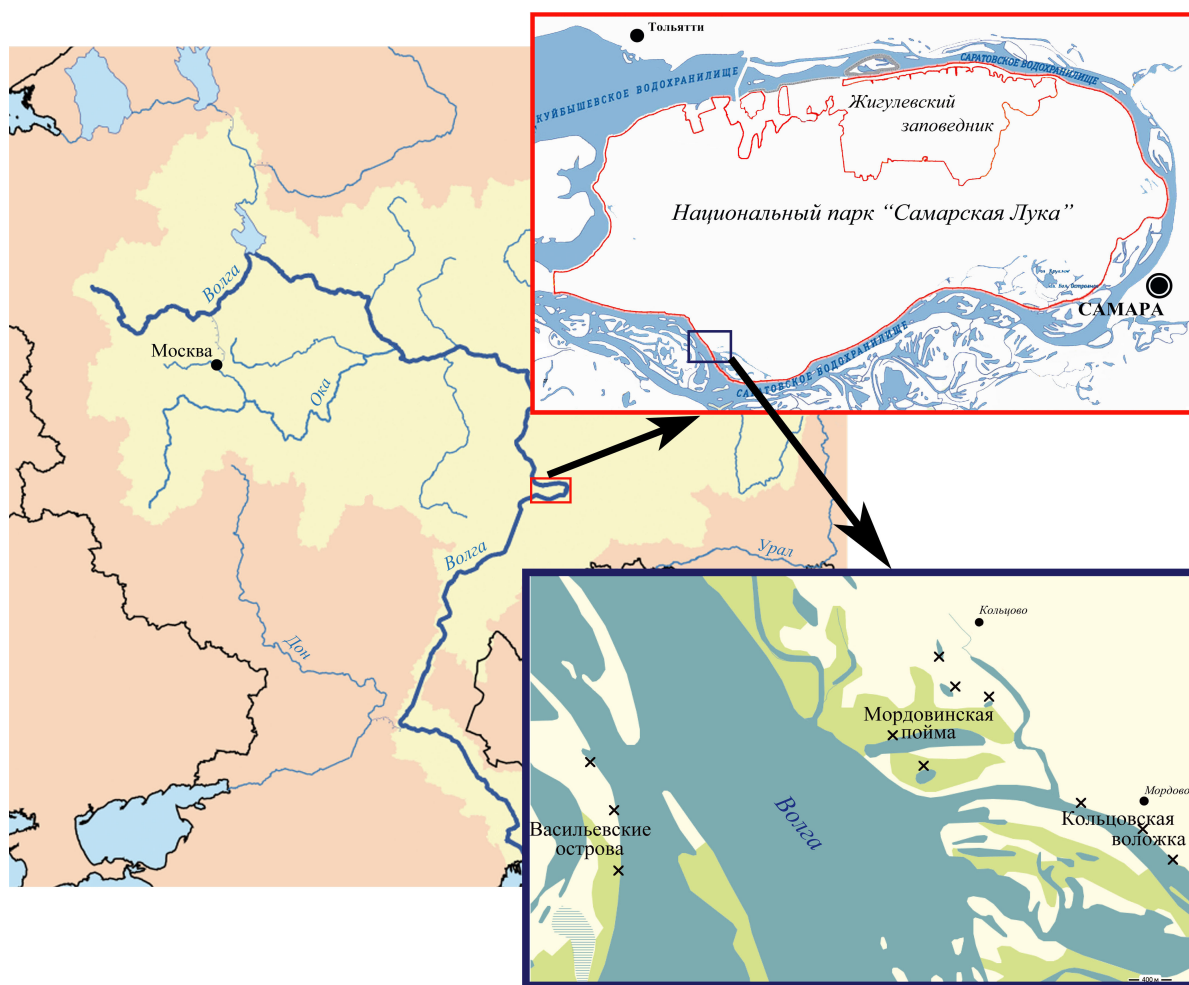


Рис. 1. Карта точек отлова озерных лягушек в национальном парке «Самарская Лука». Условные обозначения: крестиками на карте обозначены места отлова амфибий.

Fig. 1. A map of marsh frogs trapping stations in the National Park «Samarckaya Luka». Legend: crosses on the map mark the catching places of amphibians.

Земноводных исследовали методом полного гельминтологического вскрытия (Скрябин, 1928). Сбор и обработку материала выполняли по стандартным методикам (Быховская-Павловская, 1985). Трематод определяли по сводкам К.М. Рыжикова с соавторами (1980) и В.Е. Сударикова с соавторами (2002). Для характеристики зараженности использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) и индекс обилия (ИО, экз.) паразитов.

Для определения видового разнообразия трематод озерных лягушек рассчитывали индекс Шеннона (H'). Оценку достоверности различий между показателями индекса Шеннона проводили с использованием критерия Стьюдента. Степень сходства состава трематод оценивали с помощью индексов Жаккара (C_j) (качественные данные) и Серенсена (C_N) (количественные данные) (Мэгарран, 1992). Доминирование отдельных видов в сообществе трематод определяли с помощью индекса до-

минирования Ковнацкого (D) (Баканов, 1987). Группы доминирования паразитов: 100–10 – доминанты; 10–1 – субдоминанты; 1–0.001 – адоминанты. Сравнение общей зараженности амфибий из разных местообитаний, а также оценку достоверности различий в инвазии лягушек отдельными видами трематод выполняли с использованием критериев Краскела-Уоллиса (H) и Манна-Уитни (U). Различия считали достоверными при $p < 0.05$. Статистическую обработку данных проводили с использованием программ Statistica 6.1 и Microsoft Excel 2003.

Результаты

Всего у озерных лягушек из разных местообитаний обнаружено 22 вида трематод из 18 родов, 7 семейств и 3 отрядов (табл. 1). Из них 14 видов являются широко распространенными полигостальными паразитами земноводных и 7 – специфичными олигостальными для представителей семейства Ranidae Rafinesque,

1814. Еще один вид (*Phyllodistomum angulatum* Linstow, 1907) можно охарактеризовать как случайного паразита озерной лягушки, облигатным хозяином которого служат пресноводные рыбы. Это первая находка данного вида трематод у амфибий фауны России и Волжского бассейна.

В составе трематод 12 видов паразитируют на стадии мариты и используют лягушек в качестве окончательных хозяев; 8 – на стадии метацеркарии, для которых амфибии служат дополнительными (метацеркарными) или резервуарными (паратеническими) хозяевами. Еще 2 вида трематод (*Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876), *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791)) совмещают в одной лягушке или особях разного возраста стадии метацеркарии и мариты, и определяют роль земноводных как амфиксенических хозяев.

Все виды трематод выделяются в две группы в зависимости от стадии развития и роли земноводных в жизненном цикле. Самая многочисленная (14 видов) – это группа передающихся по трофическим связям взрослых стадий (марит) трематод. Из них *Gorgoderina pagenstecheri* Sinitzin, 1905, *Gorgoderina varsoviensis* Sinitzin, 1905, *Gorgoderina vitelliloba* и *Phyllodistomum angulatum* локализуются в мочевом пузыре; *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819), *P. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) и *Skrjabinoeces breviansa* Sudarikov, 1950 – в легких лягушек. Виды *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *Opisthioglyphe ranae* и *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876) паразитируют в тонком кишечнике; *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) – в прямой кишке; *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) – в образованных ею же дивертикулах двенадцатиперстной кишки. Маритами трематод лягушки заражаются, употребляя в пищу их дополнительных хозяев – водных беспозвоночных (насекомые, ракообразные, моллюски) и позвоночных (молодь амфибий) животных. Для *Gorgoderina pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *Pneumonoeces asper*, *Skrjabinoeces similis* и *S. breviansa* таковыми служат личинки стрекоз (Пигулевский, 1952; Добровольский, 1965а; Grabda, 1960); для *Pneumonoeces variegatus* – двукрылых (Скрябин, Антипин, 1962). Кишечные трематоды *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus* передаются через личинок жуков, ручейников, поденок, вислоккрылок, равноногих рачков и бокоплавов (Шевченко, Вергун, 1961; Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubska, 1971). Заражение видом *Opisthioglyphe ranae*

связано с потреблением моллюсков семейства Lymnaeidae и каннибализмом (Добровольский, 1965б); в последнем случае передается также *Gorgoderina vitelliloba* (Пигулевский, 1953). Трематоидой *Diplodiscus subclavatus* лягушки заражаются, случайно заглатывая в воде инцистированных адолескариев (Скрябин, 1949). Жизненные циклы *Skrjabinoeces breviansa* и *Brandesia turgida* остаются неизвестными.

Менее разнообразна (8 видов) группа личиночных стадий (метацеркарий) трематод, активно (перкутанно и/или перорально) проникающих из воды на стадии церкарий или пассивно через дополнительных, вставочных и/или резервуарных хозяев на стадии мезо- и метацеркарий (р. *Strigea*). Последующие их миграции завершаются локализацией в полости тела, стенках внутренних органов, брыжейках и мускулатуре амфибий, где и инцистируются. Находки метацеркарий трематод свидетельствуют об участии озерной лягушки в роли дополнительного или резервуарного хозяина в циркуляции паразитов хищников-батрахофагов вышестоящего трофического уровня. Для *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) таковыми являются ужи (Добровольский, 1969); *Strigea sphaerula* (Rudolphi, 1803) – врановые (Судариков, 1960а); *Strigea strigis* (Schrank, 1788), *Strigea falconis* Szidat, 1928 Szidat, 1928 и *Neodiplostomum spathoides* Dubois, 1937 – совы и дневные хищные птицы (Судариков, 1960б); *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) и *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) – околотовные голенастые птицы (Судариков, 1960б; Niewiadomska, 1964); *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850) – псовые млекопитающие (Судариков и др., 1991).

Проведем анализ состава трематод и зараженности ими озерных лягушек из разных биотопов. У земноводных Кольцовской воложки зарегистрировано таковых 21 вид: 13 видов на стадии мариты и 8 – метацеркарии (табл. 1). Общая зараженность составила 98.8%; общий индекс обилия – 166.0 экз. Наиболее высокие показатели инвазии среди половозрелых стадий имеют *Pleurogenes claviger* и *Prosotocus confusus*; из личиночных – наиболее часто встречается *Tylodelphys excavata*, mtc. По показателю индекса доминирования Ковнацкого в трематодофауне амфибий данного локалитета доминантами являются *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger*, *Tylodelphys excavata*, mtc. К субдоминантам относятся *Opisthioglyphe ranae*, *Diplodiscus subclavatus*, *Strigea strigis*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc. Остальные 14 видов трематод – адоминанты.

Таблица 1. Зараженность озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* отдельными видами гельминтов в разных биотопах
Table 1. Parameters of invasion of marsh frog *Pelophylax ridibundus* by trematode species in different habitats

Гельминт	Кольцовская воложка		Мордовинская пойма		Васильевские острова	
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.
<i>Gorgodera pagenstecheri</i> Sinitzin, 1905	26.8 ± 4.9	0.6 ± 0.2	52.6 ± 5.7	1.1 ± 0.2	10.0 ± 4.2	0.2 ± 0.1
<i>Gorgodera varsoviensis</i> Sinitzin, 1905	1.2 ± 1.2	0.05 ± 0.05	2.6 ± 1.8	0.1 ± 0.1	–	–
<i>Gorgoderina vitelliloba</i> (Olsson, 1876)	24.4 ± 4.7	0.9 ± 0.3	7.7 ± 3.0	0.1 ± 0.1	2.0 ± 2.0	0.02 ± 0.02
<i>Phyllodistomum angulatum</i> Linstow, 1907	–	–	–	–	2.0 ± 2.0	0.02 ± 0.02
<i>Pneumonoeces variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	23.2 ± 4.7	1.5 ± 0.5	33.3 ± 5.3	0.6 ± 0.1	34.0 ± 6.7	1.2 ± 0.4
<i>Pneumonoeces asper</i> (Looss, 1899)	18.3 ± 4.3	0.5 ± 0.2	16.7 ± 4.2	0.4 ± 0.1	2.0 ± 2.0	0.02 ± 0.02
<i>Skrjabinoeces similis</i> (Looss, 1899)	31.7 ± 5.1	1.3 ± 0.3	41.0 ± 5.6	1.7 ± 0.4	6.0 ± 3.4	0.06 ± 0.03
<i>Skrjabinoeces breviansa</i> Sudarikov, 1950	2.44 ± 1.70	0.02 ± 0.02	2.6 ± 1.8	0.03 ± 0.02	–	–
<i>Brandesia turgida</i> (Brandes, 1888)	12.2 ± 3.6	0.2 ± 0.1	12.8 ± 3.8	0.2 ± 0.1	–	–
<i>Prosotocus confusus</i> (Looss, 1894)	84.2 ± 4.0	29.5 ± 4.4	94.9 ± 2.5	52.8 ± 11.7	34.7 ± 6.8	6.6 ± 1.7
<i>Pleurogenes claviger</i> (Rudolphi, 1819)	95.1 ± 2.4	20.3 ± 4.2	87.2 ± 3.8	11.0 ± 1.7	46.9 ± 7.1	4.5 ± 1.2
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	51.2 ± 5.5	8.54 ± 2.3	87.2 ± 3.8	18.9 ± 3.8	51.0 ± 7.1	4.5 ± 1.7
<i>Pleurogenoides medians</i> (Olsson, 1876)	34.2 ± 5.3	2.6 ± 0.7	65.4 ± 5.4	7.7 ± 1.8	4.1 ± 2.8	0.1 ± 0.1
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Pallas, 1760)	63.4 ± 5.3	4.7 ± 1.0	96.2 ± 2.2	12.7 ± 1.5	68.0 ± 6.7	3.4 ± 0.8
<i>Paralepoderma cloacicola</i> (Lühe, 1909), mtc.	18.3 ± 4.3	0.5 ± 0.2	28.2 ± 5.1	2.2 ± 0.6	10.0 ± 4.2	0.2 ± 0.1
<i>Strigea strigis</i> (Schränk, 1788), mtc.	29.3 ± 5.0	8.8 ± 6.4	47.4 ± 5.7	10.4 ± 4.9	14.0 ± 4.9	7.2 ± 6.3
<i>Strigea sphaerula</i> (Rudolphi, 1803), mtc.	7.3 ± 2.9	0.7 ± 0.4	7.7 ± 3.0	0.2 ± 0.2	–	–
<i>Strigea falconis</i> Szidat, 1928, mtc.	3.4 ± 2.0	0.1 ± 0.1	15.6 ± 4.1	0.5 ± 0.2	–	–
<i>Neodiplostomum spathoides</i> Dubois, 1937, mtc.	8.8 ± 3.2	0.3 ± 0.2	23.1 ± 4.8	10.8 ± 4.9	–	–
<i>Pharyngostomum cordatum</i> (Diesing, 1850), mtc.	35.0 ± 5.3	12.4 ± 3.2	61.5 ± 5.5	58.6 ± 12.8	50.0 ± 7.1	131.3 ± 36.8
<i>Tylodelphys excavata</i> (Rudolphi, 1803), mtc.	49.4 ± 5.6	71.7 ± 19.5	75.6 ± 4.9	117.0 ± 21.2	56.0 ± 7.0	15.1 ± 3.8
<i>Codonocephalus urnigerus</i> (Rudolphi, 1819), mtc.	11.0 ± 3.5	0.7 ± 0.4	9.0 ± 3.2	0.3 ± 0.2	14.0 ± 4.9	0.5 ± 0.2
Всего видов	30		27		24	
Выборка амфибий, экз.	82		78		50	

Примечание: ЭИ – экстенсивность инвазии (%); ИО – индекс обилия гельминтов (экз.).

У земноводных из озер Мордовинской поймы также отмечен 21 вид трематод; 13 на стадии мариты и 8 – метацеркарии (табл. 1). Общая зараженность достигает 100%; общий индекс обилия – 307.0 экз. Из половозрелых стадий наиболее высокие показатели инвазии имеют виды *Diplodiscus subclavatus* и *Prosotocus confusus*; из личиночных – *Tylodelphys excavata*, mtc. Среди трематод доминируют виды *Prosotocus confusus*, *Pharyngostomum cordatum*, mtc. и *Tylodelphys excavata*, mtc. Субдоминантами являются *Pleurogenes claviger*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenoides medians*, *Diplodiscus subclavatus* и *Strigea strigis*, mtc. Остальные 13 видов относятся к адоминантам.

У амфибий с побережья Васильевских островов обнаружено 16 видов трематод: 11 на стадии мариты и 5 – метацеркарии (табл. 1). Общая зараженность также максимальна – 100%; общий индекс обилия – 175.0 экз. Наиболее высокие показатели инвазии среди половозрелых стадий у *Diplodiscus subclavatus*; среди личиночных – у *Tylodelphys excavata*, mtc. и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. Доминантом является трематода *Ph. cordatum*, mtc.; субдоминантами – *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger*, *Opisthioglyphe ranae*,

Diplodiscus subclavatus и *Tylodelphys excavata*, mtc. Остальные 10 видов – адоминанты.

Из общего числа трематод 15 видов отмечены во всех исследованных локалитетах: *Gorgodera pagenstecheri*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Pneumonoeces variegatus*, *P. asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenoides medians*, *Diplodiscus subclavatus*, *Paralepoderma cloacicola*, mtc., *Strigea strigis*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc., *Tylodelphys excavata*, mtc. и *Codonocephalus urnigerus*, mtc. (табл. 1).

У озерных лягушек Кольцовской воложки и Мордовинской поймы не отмечен случайный для земноводных паразит рыб *Phyllodistomum angulatum*; у амфибий с Васильевских островов не обнаружены 6 видов трематод: *Gorgodera varsoviensis*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Brandesia turgida*, *Strigea sphaerula*, mtc., *S. falconis*, mtc. и *Neodiplostomum spathoides*, mtc. (табл. 1).

Земноводные из Кольцовской воложки и озер Мордовинской поймы обладают одинаковым составом трематод (индекс Жаккара $C_j = 1.00$). Озерные лягушки с побережья Васильевских островов несколько отличаются в этом плане от таковых из Кольцовской воложки

ки ($C_j = 0.68$) и озер Мордовинской поймы ($C_j = 0.68$). В количественном отношении по индексу Серенсена наибольшее сходство отмечено в составе трематод амфибий Кольцовской воложки и Васильевских островов ($C_N = 0.78$); Кольцовской воложки и озер Мордовинской поймы ($C_N = 0.72$). Менее сходна по количеству видов трематодофауна лягушек Мордовинской поймы и Васильевских островов ($C_N = 0.54$).

Анализ зараженности трематодами в разных местообитаниях показал, что наибольшее видовое разнообразие характерно для амфибий Мордовинской поймы (критерий Краскела-Уоллиса $H' = 1.876$) и Кольцовской воложки ($H' = 1.839$). Менее разнообразен состав трематод лягушек Васильевских островов ($H' = 1.036$). Различия в показателях индекса видового разнообразия Шеннона трематодофауны земноводных изучаемых локалитетов статистически достоверны (при $P < 0.001$) за исключением таковых в составе трематод амфибий Кольцовской воложки и Мордовинской поймы ($P > 0.05$).

В трематодофауне озерных лягушек из разных местообитаний Самарской Луки количество и состав доминантных и субдоминантных видов изменяется. Ни один вид трематод не является доминантным во всех трех биотопах. С другой стороны, такие виды как *Prosotocus confusus* и *Tylodelphys excavata*, mtc. служат доминантами у амфибий из Кольцовской воложки и Мордовинской поймы; а *Pharyngostomum cordatum*, mtc. – доминантом у лягушек Мордовинской поймы и Васильевских островов (рис. 2).

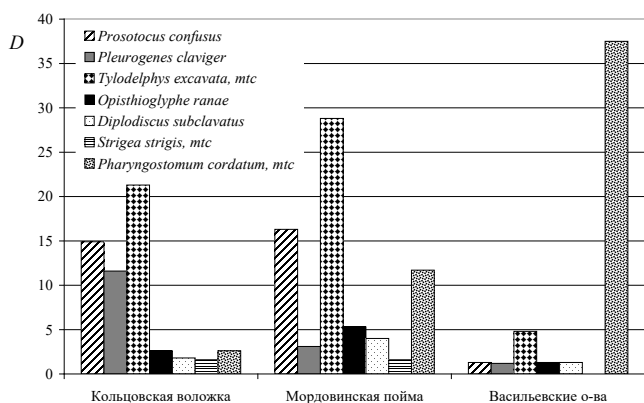


Рис. 2. Доминантные и субдоминантные виды трематод озерных лягушек из разных местообитаний Самарской Луки.

Fig. 2. Dominant and subdominant trematode species of marsh frogs from different habitats of the National Park «Samarskaya Luka».

Для полноты оценки изменения паразитофауны хозяина в том или ином биотопе необходимо принимать во внимание не только качественный и количественный состав его паразитов, но и значения показателей инвазии. Полученные нами данные показывают, что зараженность земноводных отдельными видами гельминтов в разных биотопах может существенно варьировать. Сравнение зараженности трематодами озерных лягушек по критерию Краскела-Уоллиса выявило достоверные различия в инвазии амфибий из разных мест обитания ($H = 32.2$; $p < 0.05$). Статистический анализ при парном сравнении зараженности лягушек по критерию Манна-Уитни показал значимые различия между Кольцовской воложкой и Мордовинской поймой, Мордовинской поймой и Васильевскими островами. При парном сопоставлении зараженности трематодами земноводных Кольцовской воложки и Васильевских островов различия не обнаружены (табл. 2). С другой стороны, отмечены достоверные различия при парном сравнении инвазии озерных лягушек только маритами и только метацеркариями для всех локалитетов (табл. 2).

Парное сравнение инвазии озерных лягушек отдельными видами трематод в разных местообитаниях Самарской Луки в большинстве случаев показало значимые различия (табл. 2). Так, земноводные в Мордовинской пойме достоверно сильнее, чем на Кольцовской воложке заражены видами *Gorgoderina pagenstecheri*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenoides medians*, *Diplodiscus subclavatus*, *Strigea strigis*, mtc., *S. falconis*, mtc., *Neodiplostomum spathoides*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc. и *Tylodelphys excavata*, mtc., а в сравнении с лягушками Васильевских островов – *Skrjabinoeces similis*, *Pneumonoeces asper*, *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Paralepoderma cloacicola*, mtc. и *Tylodelphys excavata*, mtc. (табл. 1, 2). Амфибии Кольцовской воложки, напротив, достоверно интенсивнее инвазированы трематодами *Gorgoderina vitelliloba*, *Pleurogenes claviger* и *Codonocephalus urnigerus*, mtc., чем в Мордовинской пойме; и *Prosotocus confusus*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenoides medians*, *Pleurogenes claviger*, *Tylodelphys excavata*, mtc., в отличие от лягушек Васильевских островов (табл. 1, 2). Наименьшие значения инвазии отмечаются у амфибий Васильевских островов. Только одним видом – *Pharyngostomum cordatum*, mtc. – земноводные этого биотопа достоверно сильнее заражены, чем таковые Кольцовской воложки и Мордовинской поймы (табл. 1, 2).

Таблица 2. Достоверность различий в инвазии озерных лягушек видами трематод
Table 2. Reliability of differences in invasion of marsh frogs by trematode species

Паразит	К–М		М–В		К–В	
	U	P	U	P	U	P
<i>Gorgoderia pagenstecheri</i>	2380.5	0.01	1110.0	0.001	1699.0	0.01
<i>Gorgoderia varsoviensis</i>	3155.0	0.5	–		–	
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	2638.0	0.01	1838.0	0.2	1583.5	0.001
<i>Phyllodistomum angulatum</i>	2955.0	0.3	1866.0	0.6	1841.5	0.3
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	3143.5	0.7	1660.5	0.01	1711.5	0.01
<i>Pneumonoeces asper</i>	2932.5	0.3	1237.0	0.001	1496.0	0.01
<i>Skryabinoeces similis</i>	3194.0	0.9		–	–	
<i>Skryabinoeces breviansa</i>	3167.0	0.8		–	–	
<i>Brandesia turgida</i>	2657.5	0.07	680.0	0.001	951.0	0.001
<i>Prosotocus confusus</i>	2445.0	0.01	1139.0	0.001	849.0	0.001
<i>Pleurogenes claviger</i>	1820.5	0.001	907.0	0.001	1920.0	0.5
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	2151.5	0.001	737.0	0.001	1423.0	0.001
<i>Pleurogenoides medians</i>	1404.5	0.001	696.5	0.001	1914.5	0.05
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	2791.5	0.2	1553.0	0.01	1870.5	0.4
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , mtc.	2576.0	0.05	1323.5	0.001	1762.5	0.07
<i>Strigea strigis</i> , mtc.	3194.0	0.9		–	–	
<i>Strigea sphaerula</i> , mtc.	2865.0	0.05		–	–	
<i>Strigea falconis</i> , mtc.	2706.5	0.01		–	–	
<i>Neodiplostomum spathoides</i> , mtc.	2190.5	0.001	1874.0	0.3	1564.5	0.05
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	2173.0	0.001	1118.0	0.001	2023.5	0.08
<i>Tylodelphys excavata</i> , mtc.	2151.0	0.001	1810.0	0.4	1951.5	0.1
<i>Codonocephalus urnigerus</i> , mtc.	2118.0	0.001	432.0	0.001	864.0	0.001
Метацеркарии	1772.0	0.001	1496.0	0.03	1605.5	0.04
Общее	1644.5	0.04	1062.0	0.03	1985.0	0.07

Примечание: К – Кольцовская воложка, М – Мордовинская пойма, В – Васильевские о-ва.

Обсуждение

Сравнительный анализ паразитов озерной лягушки из разных местообитаний Самарской Луки показал значительное сходство трематодофауны амфибий, что обусловлено схожими, в целом, абиотическими условиями в водоемах, наличием в большинстве случаев одних и тех же промежуточных, дополнительных и окончательных хозяев, определяющих существование тех или иных видов трематод. Имеющиеся различия состава трематод амфибий в разных биотопах обусловлены наличием/отсутствием отдельных редких и/или случайных их видов. Последнее может быть связано с тем, что паразитофауна животных изолированных биотопов (островов) носит обедненный или даже случайный характер, вследствие большего однообразия условий обитания (Догель, 1938). Непосредственной причиной может служить отсутствие тех или иных промежуточных, дополнительных или окончательных хозяев паразитов в биотопе.

Причины обнаруженных различий в зараженности трематодами земноводных разных биотопов носят комплексный характер. Как из-

вестно, трематоды обладают сложными жизненными циклами, реализация которых возможна в водной, полуводной и наземной среде (Niewiadomska & Pojmanska, 2011). Для трематод, зарегистрированных нами у озерной лягушки, возможны первые два пути. Жизненный цикл трематод, обнаруженных у лягушек на стадии мариты, происходит исключительно в водной среде, при котором все хозяева являются водными животными или живут в тесной связи с водой. Трематодам, зарегистрированным у амфибий на стадии метацеркарии, свойственен полуводный жизненный цикл, когда окончательный хозяин ведет наземный образ жизни, а все личиночные стадии паразита проходят в водной среде, паразитируют на водных животных.

Трематодофауна животных формируется в зависимости от биотических факторов, одним из которых является наличие и зараженность промежуточных и дополнительных хозяев – моллюсков и членистоногих. Отмечено, что существование локальных (очаговых) скоплений («пятнистость») беспозвоночных способствует интенсивной циркуляции трематод (Штейн, 1959; Гинецинская, 1959, 1968; Гинецинская,

Штейн, 1961; Шевченко, 1965; Wisniewski, 1958), а их зараженность выше в биотопах богатых макрофитами, где разнообразнее фауна и больше численность (Фролова, 1975). Вторым фактором служит наличие и численность в биотопе окончательных хозяев – позвоночных – хищников вышестоящего трофического уровня. Разнообразие в биотопе окончательных хозяев определяет видовой состав трематод и зараженность ими промежуточных хозяев – моллюсков, обеспечивая поступление инвазионного начала – яиц (Шевченко, 1965; Гинецинская, 1968, 1983; Фролова, 1975; Altman, 2010; Johnson et al., 2016). Высокая плотность популяции моллюсков повышает вероятность заражения окончательных хозяев, как результат массового выхода церкарий трематод (Tomba, 2006). С другой стороны, степень инвазии озерных лягушек зависит также от плотности популяции в том или ином биотопе самих земноводных, как окончательных, амфиксенических и даже постциклических хозяев трематод.

Полученные нами данные отвечают перечисленным аргументам. Пойменные водоемы заметно богаче водной флорой, нежели открытые речные пространства Кольцовской воложки и заливов Васильевских островов (Малиновская, 1999). Отсюда, соответственно, большее разнообразие и высокая численность моллюсков, членистоногих и, как следствие, сильная зараженность лягушек половозрелыми трематодами, передающихся по трофическим связям. С другой стороны, более благоприятные условия обеспечивают в Мордовинской пойме высокую плотность самих земноводных, а значит и концентрацию хищников-батрахофагов, что ведет к интенсивной инвазии лягушек и личиночными стадиями трематод. Об этом свидетельствуют значения показателей инвазии по 14 видам трематод из 22 зарегистрированных (табл. 1, 2). Значительная протяженность Васильевских островов, одновидовые заросли макрофитов, заросшие ивняком берега и открытые песчаные пляжи менее благоприятны, как для беспозвоночных, так и для лягушек и редко населены ими. Поэтому низкие значения показателей зараженности большинством видов трематод в данном биотопе вполне закономерны и ожидаемы (табл. 1, 2).

Помимо биотических факторов, на зараженность амфибий трематодами влияют также и абиотические условия среды обитания, которые могут воздействовать как непосредственно

на развитие и распространение свободноживущих стадий гельминтов, так и опосредованно, через изменения условий существования хозяев всех стадий. Одним из таких факторов может служить природа субстрата дна водоема, в частности, степень заиленности грунта. Известно, что личинки членистоногих легче заражаются трематодами на илистом дне (Гинецинская, Штейн, 1961); там же наблюдается и наибольшая плотность (до 300–400 экз./м²) поселения и зараженность моллюсков (Фролова, 1975). Кроме того, на инвазию моллюсков паразитами косвенно влияет и размер субстрата дна. Так, течение воды может вызывать смещение мелких субстратов (таких как песок), приводящее к захоронению инвазионного начала трематод, что снижает вероятность контакта яиц/личиночек паразитов с моллюсками (Tomba, 2006).

Важную роль в возникновении очаговости заражения водных беспозвоночных играет другой фактор – движение воды, которое ограничивает возможность их инвазии (Гинецинская, 1959; Штейн, 1959; Фролова, 1975). Течение и прибой смыывают, уносят яйца и свободноживущие инвазионные стадии трематод, затрудняя тем самым их контакт с промежуточными хозяевами. Именно поэтому зараженность беспозвоночных гельминтами достигает максимума в слабопроточных или стоячих водоемах (Гинецинская, Штейн, 1961; Гинецинская, 1983): экстенсивность инвазии моллюсков партенитами и церкариями трематод в речных биотопах редко превышает 4–5%, тогда как в слабопроточных водоемах (пруды, старицы, озера) часто заражены на 56–98% (Гинецинская, 1968). А.М. Томба (Tomba, 2006) показала, что в слабопроточных водоемах вероятность успешного заражения паразитами моллюсков рода *Elimia* повышается. Наконец, в мелководных, слабопроточных водоемах важным абиотическим фактором является более высокая, по сравнению с открытыми побережьями, температура воды (Фролова, 1975; Гинецинская, 1983). Последняя влияет на паразитов, как непосредственно, способствуя развитию их яиц и личинок, так и опосредованно, стимулируя размножение беспозвоночных (промежуточных хозяев паразитов) и жизнедеятельность (двигательную активность, кормление и размножение) окончательных хозяев паразитов – амфибий (Koyun et al., 2015; Saglam & Arikan, 2006).

Наши данные косвенно, но соответствуют этим суждениям, ибо наибольшая зараженность

14 видами трематод характерна для озерных лягушек из мелководных пойменных озер со стоячей или слабопроточной, хорошо прогреваемой водой и грунтом, представленным черными илами и мелкими песками, на которых опять же предпочтительно формируются заросли макрофитов (табл. 1, 2). Наименьший уровень инвазии (кроме видов *Pneumonoeces variegatus* и *Codonoccephalus urnigerus*, mtc.) наблюдается у земноводных с открытого речного, проточного и прибойного побережья Васильевских островов, где зачастую имеет место песчаный грунт с обедненной растительностью, что также вписывается в общую картину (табл. 1, 2).

Заключение

Гельминтологическое исследование озерных лягушек из разных местообитаний показало существование определенных различий в составе трематод и характере инвазии хозяев отдельными их видами. Разнообразие трематод характерно для земноводных мелководных, стоячих/слабопроточных и заросших пойменных озер с илистым грунтом и относительно постоянными условиями среды, а зараженность ими выше для большинства видов. Лягушки, обитающие в речных, полноводных и проточных водоемах с динамичными условиями среды, обладают тем же составом трематод при меньшей, в целом, инвазии ими хозяина. Обедненный состав трематод и сравнительно невысокий уровень заражения многими их видами свойственен амфибиям изолированных островных биотопов.

Зараженность земноводных трематодами определяется степенью изолированности и разнообразия условий обитания в том или ином биотопе, каждый из которых обладает собственным, исторически сложившимся, комплексом биотических и абиотических факторов среды. Трематоды являются биогельминтами, поэтому решающее значение в инвазии ими амфибий имеют биотические факторы: 1) наличие, численность и зараженность водных беспозвоночных (моллюсков, насекомых, ракообразных); 2) концентрация позвоночных-хищников (рептилий, птиц, млекопитающих); 3) плотность популяций самих амфибий. Абиотические факторы среды (течение, прибой, температура воды, тип грунта) тоже играют определенную роль, однако их действие на трематод (биогельминтов) в значительной степени является опосредованным, а значит вторичным.

Литература

- Баканов А.И. 1987. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах. Борок. 64 с. Деп. в ВИНТИ 08.12.87, №8593-B87.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 121 с.
- Булахов В.Л., Константинова Н.Ф. 1978. Влияние биоэкологических факторов на зараженность гельминтами амфибий лесных экосистем Приднепровья // I Всесоюзный съезд паразитологов: Тезисы докладов. Ч. 1. Киев: Наукова думка. С. 59–61.
- Гинецинская Т.А. 1959. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. II. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков паразитами трематод // Вестник Ленинградского государственного университета. №21. С. 62–77.
- Гинецинская Т.А. 1968. Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция. Л.: Наука. 411 с.
- Гинецинская Т.А. 1983. Экология паразитов беспозвоночных // Свободноживущие и паразитические беспозвоночные (морфология, биология, эволюция): Труды Биологического научно-исследовательского института ЛГУ. №34. С. 189–210.
- Гинецинская Т.А., Штейн Г.А. 1961. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности // Вестник Ленинградского государственного университета. №15. С. 60–72.
- Добровольский А.А. 1965а. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). Ч. 4. М.: АН СССР. С. 59–64.
- Добровольский А.А. 1965б. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) // Helminthologia. Вып. 3. С. 205–221.
- Добровольский А.А. 1969. Жизненный цикл *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестник Ленинградского государственного университета. №21. С. 28–38.
- Догель В.А. 1938. Некоторые итоги работ в области паразитологии // Зоологический журнал. Т. 17(5). С. 889–904.
- Догель В.А. 1947. Значение паразитологических данных для решения зоогеографических вопросов // Зоологический журнал. Т. 26(6). С. 481–492.
- Дубинина М.Н. 1950. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник. Т. 12. Л.: Изд-во ЗИН АН СССР. С. 300–350.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2011. Трематоды (Trematoda) пресмыкающихся Среднего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 13(5). С. 139–147.

- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2013а. Трематоды птиц (Aves) Среднего Поволжья. 1. Отряды Brachylaimida, Cyclocoelida, Echinostomatida, Notocotylida и Opisthorchiida // Паразитология. Т. 47(1). С. 47–76.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2013б. Трематоды птиц (Aves) Среднего Поволжья. 2. Отряды Plagiorchiida, Renicolida, Strigeida и Schistosomatida // Паразитология. Т. 47(2). С. 136–177.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Вехник В.П. 2012а. Трематоды (Trematoda) рукокрылых (Chiroptera) Среднего Поволжья // Паразитология. Т. 46(5). С. 384–413.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2012б. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти: Кассандра. 329 с.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Чихляев И.В. 2012в. Метацеркарии и мезоцеркарии трематод наземных позвоночных Среднего Поволжья // Морфология, систематика и экология паразитов: Труды Центра паразитологии (Труды ГЕЛАН). Т. 47. М.: Наука. С. 99–119.
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2009. Трематоды (Trematoda) мелких млекопитающих Среднего Поволжья // Паразитология. Т. 43(3). С. 225–239.
- Кричевская И.Е. 1961. Паразитофауна головастиков и сеголеток озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в дельте Волги // Труды Астраханского заповедника. Т. 5. С. 336–349.
- Куранова В.Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопросы экологии беспозвоночных. Томск: Изд-во Томского государственного университета. С. 134–154.
- Малиновская И.Е. 1999. Растительность Мордовинской поймы // Самарская Лука на пороге третьего тысячелетия. Тольятти: ИЭВБ РАН, ОСНП «Парквей». С. 116–120.
- Марков Г.С., Рогоза М.Л. 1953. Сезонные и микрозональные различия в паразитофауне травяной лягушки // Доклады АН СССР. Т. 91(1). С. 169–172.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 182 с.
- Пигулевский С.В. 1952. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Ч. 1 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин (ред.). Т. 7. М.: Изд-во АН СССР. С. 605–760.
- Пигулевский С.В. 1953. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Ч. 2 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин (ред.). Т. 8. М.: Изд-во АН СССР. С. 251–615.
- Резванцева М.В. 2013. Гельминтофауна озерной лягушки в разных водоемах г. Тамбова // Вестник Тамбовского государственного университета. Т. 18(6). С. 3067–3070.
- Ручин А.Б., Чихляев И.В., Лукиянов С.В. 2009. Изучение гельминтофауны обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) и остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1843 (Amphibia: Anura) при их совместном обитании // Паразитология. Т. 43(3). С. 240–247.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука. 279 с.
- Скрябин К.И. 1928. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ. 45 с.
- Скрябин К.И. 1949. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 3. Подотряд Paramphistomatata. М.-Л.: АН СССР. 624 с.
- Скрябин К.И., Антипин Д.Н. 1962. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин (ред.). Т. 20. М.: Наука. С. 49–166.
- Смирнова М.И., Сизова В.Г. 1978. Гельминтофауна водных амфибий зеленой зоны г. Казани // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Вып. 5. Казань: Институт биологии КФ АН СССР. С. 194–201.
- Судариков В.Е. 1960а. К биологии трематод *Strigea strigis* (Schr., 1788) и *S. sphaerula* (Rud., 1803) // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР (ГЕЛАН). Т. 10. С. 217–226.
- Судариков В.Е. 1960б. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин (ред.). Т. 17(2). М.: Изд-во АН СССР. С. 157–533.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Семенова Н.Н. 1991. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги // Гельминты животных: Труды ГЕЛАН. Т. 38. С. 142–147.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. 2002. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. М.: Наука. 298 с.
- Фролова Е.Н. 1975. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука. 184 с.
- Хотеновский И.А. 1970. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрябин (ред.). Т. 23. М.: Наука. С. 136–297.
- Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2012а. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. 1. Отряды Fasciolida, Nemiuridae, Paramphistomidae и Strigeida // Паразитология. Т. 46(3). С. 171–192.
- Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2012б. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. 2. Отряд Plagiorchiida // Паразитология. Т. 46(4). С. 290–313.
- Чихляев И.В., Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2012в. Характеристика жизненных циклов трематод (Trematoda) наземных позвоночных Среднего Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 14(5). С. 132–142.

- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Алексеев С.К., Корзиков В.А. 2013. К гельминтофауне травяной лягушки – *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) из разных местообитаний Калужской области // Современная герпетология. Т. 13(1/2). С. 58–63.
- Шевченко Н.Н. 1965. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков. 45 с.
- Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. 1961. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 // Helminthologia. Вып. 3(1–4). С. 294–298.
- Штейн Г.А. 1959. Материалы по паразитологии членистоногих некоторых озер Карелии. III. Личинки скребней (*Acanthoscephala*) из ракообразных // Экологическая паразитология. Л.: Изд-во Ленинградского государственного университета. С. 195–204.
- Altman I. 2010. Trematode parasites of the mudsnail *Ilyanassa obsoleta*: an analysis of parasite communities at different scales: Ph.D. Thesis. Durham, New Hampshire: University of New Hampshire. 151 p.
- Chandra P., Gupta N. 2007. Habitat Preference and Seasonal Fluctuations in the Helminthofauna of Amphibian Hosts of Rohilkhand Zone, India // Asian Journal of Experimental Sciences. Vol. 21(1). P. 69–78.
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2014. The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin // Acta Parasitologica. Vol. 59(3). P. 459–471. DOI: 10.2478/s11686-014-0268-5
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. 2016. The helminth fauna study of European common toad in the Volga Basin // Nature, Environment and Pollution Technology. Vol. 15(3). P. 1103–1109.
- Comas M., Ribas A. 2013. Why are the prevalence and diversity of helminths in the endemic Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia, Salamandridae) so low? // Journal of Parasitology. Vol. 89(2). P. 175–181. DOI: 10.1017/S0022149X13000710
- Dusen S., Oz M. 2013. Helminth fauna of the Eurasian Marsh Frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae), collected from Denizli Province, Inner-West Anatolia Region, Turkey // Helminthologia. Vol. 50(1). P. 57–66. DOI: 10.2478/s11687-013-0108-4
- Grabda B. 1960. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 8(23). P. 357–366.
- Grabda-Kazubska B. 1971. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 19. P. 337–348.
- Hoberg E.P. 1996. Faunal diversity among avian parasite assemblages: the interaction of history, ecology, and biogeography in marine systems // Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology. Vol. 6. P. 65–89.
- Johnson P.T.J., Wood Ch.L., Joseph M.B., Preston D.L., Haas S.E., Springe Y.P. 2016. Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies // Ecology Letters. Vol. 19. P. 752–761. DOI: 10.1111/ele.12609
- Koyun M., Birlik S., Sumer N., Yildirimhan H.S. 2015. Helminth fauna of Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) from Bingol, Eastern Anatolia, Turkey // Biharean Biologist. Vol. 9(2). P. 128–132.
- Marcogliese D.J. 2001. Distribution and abundance of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) and other anisakid nematodes in fish and seals in the Gulf of St. Lawrence: potential importance of climatic conditions // NAMMCO Scientific Publications. Vol. 3. P. 113–128.
- Marcogliese D.J., Cone D.K. 1997. Parasite communities as indicators of ecosystem stress // Parasitologia. Vol. 6. P. 65–89.
- Mohammad M.K., Shubber H.W.K., Al-Waaly A.B.M. 2015. Intestinal helminth parasites of the Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae) collected in Al-Diwaniya City, Middle of Iraq // Bulletin of Iraq Natural History Museum. Vol. 13(4). P. 11–20.
- Muzzall P.M., Gilliland M.G., Summer C.S., Mehne C. J. 2001. Helminth communities of green frogs *Rana clamitans* Latreille, from Southwestern Michigan // Journal of Parasitology. Vol. 87(5). P. 962–968. DOI: 10.1645/0022-3395(2001)087[0962:HCOGFR]2.0.CO;2
- Niewiadomska K. 1964. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta Parasitologica Polonica. Vol. 12(25). P. 283–296.
- Niewiadomska K., Pojmanska T. 2011. Multiple strategies of digenean trematodes to complete their life cycles // Wiadomosci Parazytologiczne. Vol. 57(4). P. 233–241.
- Overstreet R.M. 1997. Parasitological data as monitors of environmental health // Parasitologia. Vol. 39. P. 169–175.
- Rahman W.A., Shakinah Z. 2015. Influence of some environmental parameters on some frog populations and their parasitic fauna // Journal of Veterinary Science and Technology. Vol. 6(3). P. 227–231. DOI: 10.4172/2157-7579.1000227
- Rankin J.S. 1937. An ecological study of parasites of some North Carolina Salamanders // Ecological Monographs. Vol. 7(2). P. 169–269. DOI: 10.2307/1943289
- Rankin J.S. 1945. An ecological study of the helminth parasites of amphibians and reptiles of Western Massachusetts and vicinity // Journal of Parasitology. Vol. 31(2). P. 142–150. DOI: 10.2307/3272938
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes // Copeia. №1. P. 103–110. DOI: 10.1643/CE-12-007
- Saglam N., Arıkan H. 2006. Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey // Diseases of Aquatic Organisms. Vol. 72(3). P. 253–260. DOI: 10.3354/dao072253

- Souza W.P., Grosholz E.D. 1991. The influence of habitat structure on the transmission of parasites. // *Habitat Structure. The physical arrangement of objects in space* / S.S. Bell, E.D. McCoy, H.R. Mushinsky (Eds.). Netherlands: Springer. P. 300–324.
- Tomba A.M. 2006. Effects of trematode parasites on habitat use and disturbance response of freshwater snails in the genus *Elimia*. PhD Thesis. Auburn, Alabama. 76 p.
- Wisniewski L.W. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake // *Acta Parasitologica Polonica*. Vol. 6(1). P. 1–61.
- Yeo S.E., Spieler R.E. 1980. Habitat effects on the occurrence of parasites inhabiting the sergeant major, *Abudefduf saxatilis* (Linnaeus), with a list of parasites of caribbean damselfishes // *Bulletin of Marine Science*. Vol. 30(Suppl. 1). P. 313–324.
- Yildirimhan H.S., Bursey C.R., Goldberg S.R. 2005. Helminth Parasites of the Caucasian Salamander, *Mertensiella caucasica*, from Turkey // *Comparative Parasitology*. Vol. 72(1). P. 75–87. DOI: 10.1654/4152
- region. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 14(5): 132–142. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2014. The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin. *Acta Parasitologica* 59(3): 459–471. DOI: 10.2478/s11686-014-0268-5
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Alexeev S.K., Korzikov V.A. 2013. To the helminthofauna of the European common frog *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) from different habitats in the Kaluga region. *Current Studies in Herpetology* 13(1/2): 58–63. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. 2016. The helminth fauna study of European common toad in the Volga Basin. *Nature, Environment and Pollution Technology* 15(3): 1103–1109.
- Comas M., Ribas A. 2013. Why are the prevalence and diversity of helminths in the endemic Pyrenean brook newt *Calotriton asper* (Amphibia, Salamandridae) so low? *Journal of Parasitology* 89(2): 175–181. DOI: 10.1017/S0022149X13000710
- Dobrovolsky A.A. 1965a. Life cycle of *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae). In: *Proceedings of the scientific conference of the All-Union society of helminthologists*. Part. 4. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 59–64. [In Russian]
- Dobrovolsky A.A. 1965b. Some data about the life cycle of the flukes *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae). *Helminthologia* 3: 205–221. [In Russian]
- Dobrovolsky A.A. 1969. Life cycle of *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Bulletin of Leningrad State University* 21: 28–38. [In Russian]
- Dogel V.A. 1938. Some results of work in the field of parasitology. *Zoologicheskii zhurnal* 17(5): 889–904. [In Russian]
- Dogel V.A. 1947. Importance of parasitological data to solve zoogeographical issues. *Zoologicheskii zhurnal* 26(6): 481–492. [In Russian]
- Dubinina M.N. 1950. Ecological study of marsh frog (*Rana ridibunda* Pall.) parasites in the Volga Delta. In: *Parasitological Proceedings*. Vol. 12. Leningrad: Publisher of Zoological Institute of AS USSR. P. 300–350. [In Russian]
- Dusen S., Oz M. 2013. Helminth fauna of the Eurasian Marsh Frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae), collected from Denizli Province, Inner-West Anatolia Region, Turkey. *Helminthologia* 50(1): 57–66. DOI: 10.2478/s11687-013-0108-4
- Frolova E.N. 1975. *Larvae of trematodes of mollusks in South Karelia lakes*. Leningrad: Nauka. 184 p. [In Russian]
- Ginetsinskaya T.A. 1959. To the fauna of cercariae in molluscs in the Rybinsk water reservoir. Part II. The influence of ecological factors on the infestation of molluscs by trematodes. *Bulletin of Leningrad State University* 21: 62–77. [In Russian]

References

- Altman I. 2010. *Trematode parasites of the mudsnail Ilyanassa obsoleta: an analysis of parasite communities at different scales*. PhD Thesis. Durham, New Hampshire: University of New Hampshire. 151 p.
- Bakanov A.I. 1987. *Quantitated estimation of dominance in ecological communities*. Borok. 64 p. The manuscript was deposited in All-Union Institute of Scientific and Technical Information (VINITI) 08.12.1987, №8593–B87. [In Russian]
- Byhovskaya-Pavlovskaya I.E. 1985. *Parasites of fishes, a study guide*. Leningrad: Nauka. 123 p. [In Russian]
- Bulachov V.L., Konstantinova N.F. 1978. The influence of biocenotic factors on the helminths infestation of amphibians in forest ecosystems of the Dnieper surroundings. In: *Abstracts of I All-Union Congress of parasitocologists*. Part 1. Kiev: Naukova Dumka. P. 59–61. [In Russian]
- Chandra P., Gupta N. 2007. Habitat Preference and Seasonal Fluctuations in the Helminthofauna of Amphibian Hosts of Rohilkhand Zone, India. *Asian Journal of Experimental Sciences* 21(1): 69–78.
- Chikhlyayev I.V., Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2012a. Trematodes (Trematoda) of amphibians (Amphibia) of the Middle Volga region. 1. Orders Fasciolida, Hemiuridae, Paramphistomidae and Strigeida. *Parazitologiya* 46(3): 171–192. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2012b. Trematodes (Trematoda) of amphibians (Amphibia) of the Middle Volga region. 1. Order Plagiorchiida. *Parazitologiya* 46(4): 290–313. [In Russian]
- Chikhlyayev I.V., Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2012c. Characteristics of the life cycles of trematodes (Trematoda) of land vertebrates of the Middle Volga

- Ginetsinskaya T.A. 1968. *Trematodes, their life cycles, biology and evolution*. Leningrad: Nauka. 411 p. [In Russian]
- Ginetsinskaya T.A. 1983. Ecology of parasites of invertebrates. *Free-living and parasitic invertebrates (morphology, biology, evolution): Proceedings of Research Institute of Leningrad State University* 34: 189–210. [In Russian]
- Ginetsinskaya T.A., Stein G.A. 1961. Peculiarities of invertebrates parasitofauna and the application of the basic rules of ecological parasitology to the characteristics of their infection. *Bulletin of Leningrad State University* 15: 60–72. [In Russian]
- Grabda B. 1960. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae). *Acta Parasitologica Polonica* 8(23): 357–366.
- Grabda-Kazubaska B. 1971. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae). *Acta Parasitologica Polonica* 19(29): 337–348.
- Hoberg E.P. 1996. Faunal diversity among avian parasite assemblages: the interaction of history, ecology, and biogeography in marine systems. *Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology* 6: 65–89.
- Johnson P.T.J., Wood Ch.L., Joseph M.B., Preston D.L., Haas S.E., Springe Y.P. 2016. Habitat heterogeneity drives the host-diversity-begets parasite-diversity relationship: evidence from experimental and field studies. *Ecology Letters* 19: 752–761. DOI: 10.1111/ele.12609
- Khotenovskiy I.A. 1970. Family Pleurogenidae Looss, 1899. In: K.I. Skrjabin (Ed.): *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 23. Moscow: Nauka. P. 136–297. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2011. Trematodes (Trematoda) of reptiles from Middle Volga region. *Proceedings of Samara Scientific Centre of RAS* 13(5): 139–147. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2013a. Trematodes of birds (Aves) from Middle Volga region. 1. Orders Brachylaimida, Cyclocoelida, Echinostomatida, Notocotylida and Opisthorchiida. *Parazitologiya* 47(1): 47–76. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu. 2013b. Trematodes of birds (Aves) from Middle Volga region. 2. Orders Plagiorchiida, Rencolida, Strigeida and Schistosomatida. *Parazitologiya* 47(2): 136–177. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Vekhnik V.P. 2012a. Trematodes (Trematoda) of bats (Chiroptera) from the Middle Volga region. *Parazitologiya* 46(5): 384–413. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Chikhlyaev I.V. 2012b. *Trematodes of land vertebrates of Middle Volga region*. Togliatti: Cassandra. 329 p. [In Russian]
- Kirillov A.A., Kirillova N.Yu., Chikhlyaev I.V. 2012c. Metacercariae and mesocercariae of trematodes in terrestrial vertebrates from the Middle Volga region. *Morphology, systematics and ecology of parasites: Proceedings of Centre of Parasitology (Proceedings of HELAS)* 47: 99–119. [In Russian]
- Kirillova N.Yu., Kirillov A.A. 2009. Trematodes (Trematoda) of small mammals from the Middle Volga region. *Parazitologiya* 43(3): 225–239. [In Russian]
- Koyun M., Birlik S., Sumer N., Yildirimhan H.S. 2015. Helminth fauna of Eurasian marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) from Bingol, Eastern Anatolia, Turkey. *Biharean Biologist* 9(2): 128–132.
- Krichevskaya I.E. 1961. Parasites of tadpoles and yearlings of marsh frog (*Rana ridibunda*) in Volga Delta. *Proceedings of the Astrakhan Reserve* 5: 336–349. [In Russian]
- Kuranova V.N. 1988. The helminthofauna of anuran amphibians of the Middle Ob floodplain, its sex-age and seasonal dynamics. In: *Ecological problems of invertebrates*. Tomsk: Publisher of Tomsk State University. P. 134–154. [In Russian]
- Magurran A.E. 1992. *Ecological diversity and its measurement*. Moscow: Mir. 182 p. [In Russian]
- Malinovskaya I.E. 1999. Flora of The Mordovo floodplain. In: *Samarskaya Luka at the threshold of the Third Millennium*. Togliatti: Publisher of Institute of Ecology of the Volga river basin of RAS, OSNP «Parkway». P. 116–120. [In Russian]
- Marcogliese D.J. 2001. Distribution and abundance of sealworm (*Pseudoterranova decipiens*) and other anisakid nematodes in fish and seals in the Gulf of St. Lawrence: potential importance of climatic conditions. *NAMMCO Scientific Publications* 3: 113–128.
- Marcogliese D.J., Cone D.K. 1997. Parasite communities as indicators of ecosystem stress. *Parassitologia* 6: 65–89.
- Markov G.S., Rogosa M.L. 1953. Seasonal and microtonal differences in the parasitofauna of European common frog. *Doklady Biological Sciences* 91(1): 169–172. [In Russian]
- Mohammad M.K., Shubber H.W.K., Al-Waaly A.B.M. 2015. Intestinal helminth parasites of the Eurasian marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Ranidae) collected in Al-Diwaniya City, Middle of Iraq. *Bulletin of Iraq Natural History Museum* 13(4): 11–20.
- Muzzall P.M., Gilliland M.G., Summer C.S., Mehne C.J. 2001. Helminth communities of green frogs *Rana clamitans* Latreille, from Southwestern Michigan. *Journal of Parasitology* 87(5): 962–968. DOI: 10.1645/0022-3395(2001)087[0962:HCOGFR]2.0.CO;2
- Niewiadomska K. 1964. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae. *Acta Parasitologica Polonica* 12(25): 283–296.
- Niewiadomska K., Pojmanska T. 2011. Multiple strategies of digenean trematodes to complete their life cycles. *Wiadomosci Parazytologiczne* 57(4): 233–241.
- Overstreet R.M. 1997. Parasitological data as monitors of environmental health. *Parassitologia* 39: 169–175.
- Pigulevsky S.V. 1952. Family Gorgoderidae Looss, 1901. Part 1. In: K.I. Skrjabin (Ed.): *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 7. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 605–760. [In Russian]

- Pigulevsky S.V. 1953. Family Gorgoderidae Looss, 1901. Part 2. In: K.I. Skrjabin (Ed.): *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 8. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 251–615. [In Russian]
- Rahman W.A., Shakinah Z. 2015. Influence of some environmental parameters on some frog populations and their parasitic fauna. *Journal of Veterinary Science and Technology* 6(3): 227–231. DOI: 10.4172/2157-7579.1000227
- Rankin J.S. 1937. An ecological study of parasites of some North Carolina Salamanders. *Ecological Monographs* 7(2): 169–269. DOI: 10.2307/1943289
- Rankin J.S. 1945. An ecological study of the helminth parasites of amphibians and reptiles of Western Massachusetts and vicinity. *Journal of Parasitology* 31(2): 142–150. DOI: 10.2307/3272938
- Reshetnikov A.N., Sokolov S.G., Chikhlyayev I.V., Fayzulin A.I., Kirillov A.A., Kuzovenko A.E., Protasova E.N., Skomorokhov M.O. 2013. Direct and indirect interactions between an invasive alien fish (*Perccottus glenii*) and two native semi-aquatic snakes. *Copeia* 1: 103–110. DOI: 10.1643/CE-12-007
- Rezvantseva M.V. 2013. Helminthofauna of marsh frogs in different water reservoirs in Tambov. *Bulletin of Tambov State University* 18(6): 3067–3070. [In Russian]
- Ruchin A.B., Chikhlyayev I.V., Lukijanov S.V. 2009. Analysis of helminthofauna of common spadefoot *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) and moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) at their joint habitation. *Parazitologiya* 43(3): 240–247. [In Russian]
- Ryzhikov K.M., Sharpilo V.P., Shevchenko N.N. 1980. *Helminths of amphibians of the USSR fauna*. Moscow: Nauka. 279 p. [In Russian]
- Saglam N., Arikan H. 2006. Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey. *Diseases of Aquatic Organisms* 72(3): 253–260. DOI: 10.3354/dao072253
- Skrjabin K.I. 1928. *Method of full helminthological dissection of vertebrates, including humans*. Moscow: Publisher of Moscow State University. 45 p. [In Russian]
- Skrjabin K.I. 1949. *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 3. Suborder Paramphistomatata. Moscow; Leningrad: Publisher of AS USSR. 624 p. [In Russian]
- Skrjabin K.I., Antipin D.N. 1962. Superfamily Plagiorchioidea Dollfus, 1930. In: K.I. Skrjabin (Ed.): *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 20. Moscow: Nauka. P. 49–166. [In Russian]
- Smirnova M.I., Sizova V.G. 1978. Helminthofauna of aquatic amphibians of the green zone of Kazan. In: *Natural resources of the Volga-Kama region*. Vol. 5. Kazan: Institute of Biology of AS USSR. P. 194–201. [In Russian]
- Souza W.P., Grosholz E.D. 1991. The influence of habitat structure on the transmission of parasites In: S.S. Bell, E.D. McCoy, H.R. Mushinsky (Eds.): *Habitat Structure. The physical arrangement of objects in space*. Netherlands: Springer. P. 300–324.
- Sudarikov V.E. 1960a. Towards the biology of trematodes *Strigea strigis* (Schr., 1788) and *S. sphaerula* (Rud., 1803). *Proceedings of the Helminthological Laboratory of AS USSR (HELAS)* 10: 217–226. [In Russian]
- Sudarikov V.E. 1960b. Order Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. In: K.I. Skrjabin (Ed.): *Trematodes of animals and humans. Fundamentals of trematodology*. Vol. 17. Part 2. Moscow: Publisher of AS USSR. P. 157–533. [In Russian]
- Sudarikov V.E., Lomakin V.V., Semenova N.N. 1991. Trematode *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) and its life cycle in the conditions of the Volga delta. *Helminths of animals: Proceedings of the Helminthological Laboratory of AS USSR (HELAS)* 38: 142–147. [In Russian]
- Sudarikov V.E., Shigin A.A., Kurochkin Yu.V., Lomakin V.V., Stenko R.P., Yurlova N.I. 2002. *Metacercariae of trematodes – parasites of freshwater aquatic organisms in Central Russia*. Vol. 1. Moscow: Nauka. 298 p. [In Russian]
- Shevchenko N.N. 1965. *Helminths fauna of the biocenosis of the Seversky Donets river and ways of its circulation in the middle flow of the river*: Doctoral Thesis. Kharkiv. 45 p. [In Russian]
- Shevchenko N.N., Vergun G.I. 1961. On the life cycle of amphibian trematodes *Prostotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899. *Helminthologia* 3(1–4): 294–298. [In Russian]
- Stein G.A. 1959. Materials on the parasitology of arthropods of some lakes of Karelia. III. Larvae of Acanthocephala (Acanthocephala) from crustaceans. In: *Ecological parasitology*. Leningrad: Publisher of Leningrad State University. P. 195–204. [In Russian]
- Tomba A.M. 2006. *Effects of trematode parasites on habitat use and disturbance response of freshwater snails in the genus Elimia*. PhD Thesis. Auburn, Alabama. 76 p.
- Wisniewski L.W. 1958. Characterization of the parasitofauna of an eutrophic lake. *Acta Parasitologica Polonica* 6(1): 1–61.
- Yeo S.E., Spieler R.E. 1980. Habitat effects on the occurrence of parasites inhabiting the sergeant major, *Abudefduf saxatilis* (Linneaus), with a list of parasites of caribbean damselfishes. *Bulletin of Marine Science* 30(Suppl. 1): 313–324.
- Yildirimhan H.S., Bursley C.R., Goldberg S.R. 2005. Helminth Parasites of the Caucasian Salamander, *Mertensiella caucasica*, from Turkey. *Comparative Parasitology* 72(1): 75–87. DOI: 10.1654/4152

ECOLOGICAL ANALYSIS OF TREMATODES (TREMATODA) OF MARSH FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (RANIDAE, ANURA) FROM VARIOUS HABITATS OF THE NATIONAL PARK «SAMARSKAYA LUKA» (RUSSIA)

Igor V. Chikhlyayev*, Nadezhda Yu. Kirillova, Alexander A. Kirillov**

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Russia
e-mail: *diplodiscus@mail.ru, **parasitolog@yandex.ru

A comparative analysis of the trematode fauna of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* from different habitats of the National Park «Samarskaya Luka» is given. It is based on the authors' own materials collected in 1998–2001 on three locations: on the coast of the Volga channel, floodplain lakes and nearby islands. Twenty-two trematode species were found. Differences in the composition of trematodes and the nature of infestation of amphibians from different biotopes have been revealed. It has been established that the diversity of trematodes and their infectivity are higher in amphibians in floodplain lakes with relatively constant environmental conditions. Frogs from river coast habitats with dynamic environmental conditions are less infected with the same diversity of species. Amphibians of isolated island habitats are characterised by relatively small number of trematode species and a low level of helminth invasion. The causes of differences in amphibian infestation by trematodes in different biotopes are complex. Diversity, high abundance of mollusks and arthropods (intermediate hosts) cause a high level of infestation of frogs with sexually mature flukes, transmitted through food chains. The high density of the amphibians themselves, and, accordingly, of the predators batrachophages, leads to intensive infestation of frogs by larval stages of trematodes. A literature review of the data on the influence of abiotic and biotic factors of the environment on amphibian trematode is given. The formation of the trematode fauna of frogs is influenced by a number of environmental factors acting in the aggregate: the hydrological regime of the reservoir, the diversity and density of populations of intermediate, reservoir and definitive hosts of trematodes in the biocoenosis.

Key words: different habitats, marsh frog, National Park «Samarskaya Luka», *Pelophylax ridibundus*, Russia, trematodes