

УДК: 595.1 : 597.6 (470.44)

ГЕЛЬМИНТОФАУНА БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ (AMPHIBIA: ANURA) БАССЕЙНА Р. УСА (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 И.В. Чихляев, А.И. Файзулин

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

Статья поступила в редакцию 25.08.2023

Впервые сведены данные о составе и структуре гельминтофауны, степени инвазии гельминтами земноводных бассейна реки Уса, Самарской области. В период с 1999 по 2023 гг. методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 100 экз. 4 видов бесхвостых амфибий: озерной *Pelophylax ridibundus*, остромордой *Rana arvalis*, травяной *R. temporaria* лягушек и чесночницы Палласа *Pelobates vespertinus*. Зарегистрирован 21 вид гельминтов двух классов: Trematoda (17) и Chromadorea (4). Наиболее богата гельминтофауна озерной лягушки (20 видов), «ядро» которой составляют пять видов трематод: *Skrjabinoeces similis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus*. Гельминтофауна чесночницы Палласа (5 видов), остромордой и травяной (по 1) лягушек обеднена. Структура гельминтофауны, особенности заражения отдельными видами трематод носят «речной» характер и сходны с таковыми в пойме р. Сок. На побережье Усинского залива у чесночницы Палласа отмечен патогенный вид трематод *Alaria alata* (Goeze, 1782), являющийся возбудителем аляриоза – опасного гельминтоза домашних и диких плотоядных животных.

Ключевые слова: гельминты, трематоды, нематоды, бесхвостые земноводные, бассейн реки Уса, Самарская область.

DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-88-98

EDN: VCZKUO

Исследования проведены по теме государственного задания «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (1021060107212- 5-1.6.20), в рамках подтемы «Современное состояние, прогноз изменения биоразнообразия низших наземных позвоночных и их гельминтов в природных и трансформированных экосистемах Волжского бассейна».

В настоящее время анализ состояния гельминтофауны земноводных проводится, как правило, на примере бассейнов крупных рек. Примером тому служат обзоры по гельминтам амфибий бассейна р. Волга [35, 39-45], Урал [6]. Однако, в большинстве случаев, такие обзоры формируются по принципу сведения ранее известных и неизвестных данных, часто не имеющих количественной составляющей и с трудом поддаются математическому, и статистическому анализу в итоге. Поэтому, более естественным представляется изучение фауны гельминтов амфибий бассейнов малых или средних рек, как ареалов местообитания конкретных популяций хозяев. Например, в Самарской области такая работа проведена по бассейну р. Сок [10].

Земноводное население поймы р. Уса Самарской области, судя по известным на-

ходкам, насчитывает 9 видов бесхвостых и хвостатых амфибий: озерная, прудовая, остромордая и травяная лягушки, обыкновенная (серая) и зеленая жабы, чесночница Палласа, краснобрюхая жерлянка и обыкновенный тритон [30]. Непосредственно русло реки обживает только один вид – озерная лягушка; остальные встречаются либо в пойменных открытых (краснобрюхая жерлянка) и лесных (прудовая лягушка, обыкновенный тритон) водоемах, либо по берегам в лесных (остромордая и травяная лягушки, обыкновенная (серая) жаба, чесночница Палласа) и антропогенных (зеленая жаба) ландшафтах водосборной территории.

Несмотря на широту исследования гельминтов амфибий Самарской области [9, 32, 34], правобережная часть региона, в частности бассейн р. Уса, изучен фрагментарно. Цель исследования: характеристика видового состава и структуры гельминтофауны, а также степени инвазии гельминтами бесхвостых земноводных из популяций, населяющих бассейн р. Уса.

Чихляев Игорь Вячеславович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории популяционной экологии. E-mail: diplo-discus@mail.ru
Файзулин Александр Ильдусович, кандидат биологических наук, зав. лабораторией биоразнообразия, старший научный сотрудник. E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Бассейн реки р. Уса, правобережного притока 1-го порядка р. Волга, расположен на территории Приволжской возвышенности, в лесостепной физико-географической области Русской равнины [7]. Река берет начало из родников на Волжско-Свияжском водоразделе. Длина ее составляет 76 км; площадь водосбора – 2240 км². Нижний участок речной долины затоплен в 1955-1957 гг. водами Куйбышевского водохранилища и превращен в обширный Усинский залив [13]. Рельеф водосбора волнистый, местами пересечен крутыми и обрывистыми оврагами. Несмотря на это, наличие развитой долины придает Усе характер равнинной реки. Долина реки пойменная, шириной до 3–4 км. Склоны долины пологие, супесчаные, высотой 20–30 м; правый склон выше, чем левый. Пойма двусторонняя, шириной до 3 км: левобережная – заболоченная, с сетью протоков и стариц; правобережная – открытая, частично распашена и застроена. Русло реки умеренно извилистое, слабдеформирующееся, зарастает водной растительностью. Уса используется для хозяйственного и бытового водоснабжения; Усинский залив судоходен. Качество воды оценивается как «загрязнённая» по железу. В реке наблюдается около 25 видов донной фауны [8].

В период за 1999, 2004–2006, 2011, 2016 и 2023 гг. получены сведения по четырем видам бесхвостых земноводных из трех родов и двух семейств: озерная *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), остромордая *Rana arvalis* Nilsson, 1842 и травяная *R. temporaria* Linnaeus, 1758 лягушки, чесночница Палласа *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771). Всего обследовано 100 экз. амфибий, включая 7 экз. головастиков чесночницы Палласа.

Отлов амфибий проводился в пяти локалитетах на территории двух административных районов Самарской области (табл. 1).

Амфибий исследовали методом полного гельминтологического вскрытия позвоночных [19]. Сбор, фиксация и обработка гельминтологического материала проводилась общепринятыми способами [1]. Видовая диагностика гельминтов выполнена по сводкам К.М. Рыжикова с соавт. [17] и В.Е. Сударикова с соавт. [28]. В работе отражены современные представления по систематике трематод [56-57, 68-71] и нематод [54]. В анализе зараженности амфибий гельминтами приводятся стандартные в паразитологии дескрипторы: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, min-max, экз.) инвазии, индекс обилия (ИО, экз.) паразитов [38]. Статистическая обработка данных произведена в пакете программ Microsoft Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего у земноводных Усинского бассейна зарегистрирован 21 вид гельминтов из 19 родов, 13 семейств, 6 отрядов и 2 классов: Trematoda – 17 (в том числе 1 на стадии мезо- и 5 – метациркарий) и Chromadorea – 4 (табл. 2–3). Ниже приводится список полных видовых названий гельминтов.

TREMATODA: *Halipegus ovocaudatus* (Vulpian, 1859), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760), *Gorgoderia asiatica* Pigulevsky, 1945, *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819), *H. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), mtc., *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), mrt., mtc., *Brandesia turgida* (Brandes, 1888), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Strigea strigis* (Schrank, 1788), mtc., *S. sphaerula* (Rudolphi, 1803), mtc., *Codonocephalus urniger* (Rudolphi, 1819), mtc., *Alaria alata* (Goeze, 1782), msc., *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1819), mtc.

Таблица 1. Район и материал исследования в бассейне р. Уса

№	Локалитет	Географический пункт	N	E	Вид	п, экз.
1	Смолькино	Сызранский р-н, окр. с. Смолькино, оз. Чайное (пруд на притоке р. Паяуны)	53.452	48.124	<i>P. ridibundus</i>	6
					<i>R. temporaria</i>	1
2	Биринск	Шигонский р-н, окр. д. Биринск, пойма р. Камышинская	53.572	48.655	<i>P. ridibundus</i>	14
3	Шигоны	Шигонский р-н, окр. с. Шигоны, левый берег р. Уса	53.374	48.656	<i>P. ridibundus</i>	17
4	Переволоки	Сызранский р-н, пойма на правом берегу р. Уса у пос. Переволоки	53.262	49.191	<i>P. vespertinus</i>	10
					<i>P. ridibundus</i>	30
					<i>R. arvalis</i>	1
5	Муранка	Шигонский р-н, окр. с. Муранка, Муранский бор, пойма Усинского залива	53.278	48.898	<i>P. vespertinus</i>	15
					<i>P. ridibundus</i>	15

Примечание: локалитеты №4 и №5 относятся к побережью Усинского залива р. Волга, в прошлом – руслу (низовью) р. Уса.

CHROMADOREA: *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Icosiella neglecta* (Diesing, 1851).

На взрослой стадии развития обнаружено 14 видов трематод и нематод, для которых земноводные выполняют функцию окончательных (дефинитивных) хозяев. Другие 6 видов трематод зарегистрированы на личиночной стадии (*Paralepoderma cloacicola*, mtc., *Strigea strigis*, mtc., *S. sphaerula*, mtc., *Codonocephalus urniger*, mtc., *Alaria alata*, msc., *Tylodelphys excavata*, mtc.) и используют амфибий в роли вставочных (мезоцеркарных), дополнительных (метацеркарных) и/или резервуарных (паратенических) хозяев. Еще один вид трематод (*Opisthioglyphe ranae*) совмещает взрослую (марита) и личиночную (метацеркарий) стадии развития в одной или разных особях земноводных, а значит характеризуют последних как амфиксенических хозяев.

С точки зрения гостальной специфичности 15 видов трематод и нематод являются широко специфичными и полигостальными паразитами бесхвостых земноводных; 6 видов гельминтов – специфичными и олигостальными для лягушек семейства Ranidae Rafinesque, 1814. Узко специфичных и моногостальных паразитов не выявлено.

Озерная лягушка *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)

Обследовано 73 экз. из пяти локалитетов на всем протяжении течения р. Уса и обоих берегов Усинского залива. Зарегистрировано 20 видов гельминтов из 18 родов, 13 семейств, 6 отрядов и 2 классов: Trematoda – 16 (включая 5 – на стадии метацеркарий) и Chromadorea – 4 (табл. 2). Состав гельминтов типичен для зеленых лягушек средней полосы Европейской части России. По числу видов доминируют трематоды, что объясняется полуводным образом жизни хозяина; нематод – меньшинство. Структура сообщества гельминтов – сложная и представлена тремя экологическими группами.

Первая и самая многочисленная группа гельминтов (11 видов) включает взрослые стадии (мариты) трематод, передающиеся трофическим путем через дополнительных хозяев (насекомых, ракообразных, моллюсков, молодь амфибий). Так, для *Halipegus ovocaudatus*, *Gorgoderia asiatica*, *Haematoloechus asper*, *Skrjabinocercis similis* и некоторых других видов трематод данную функцию выполняют личинки стрекоз [4, 15, 47, 55].

Для видов *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides medians* аналогичную роль играют жуки, ручейники, поденки, вислокрылки, бокоплав и равноногие ракообразные [31, 37, 49, 60]; для *Haematoloechus variegatus*

– личинки двукрылых [21, 67]. Трематоду *Opisthioglyphe ranae* лягушки получают через брюхоногих моллюсков [5, 51], либо через головастики и сеголетки собственного (каннибализм) или других (хищничество) видов амфибий. Поступление *Diplodiscus subclavatus* происходит случайно, при проглатывании с водой, илом и/или пищей, инвазионных адолескарий [20, 50]. Паразитов данной группы отличает локализация в полостных внутренних органах (легкие, желудочно-кишечный тракт, мочевого пузыря), за исключением вида *Halipegus ovocaudatus* (ротовая полость). Все они завершают свой жизненный цикл в организме земноводных, которые служат их окончательными хозяевами.

Вторую группу гельминтов (5 видов) образуют личинки трематод, паразитирующих на стадии метацеркарий и использующих амфибий как дополнительных и/или резервуарных хозяев. Места их локализации – это паренхиматозные органы (печень, жировые тела, гонады, мозг), брыжейки, мускулатура и полость тела. Заражение метацеркариями рода *Strigea* Abildgaard, 1790, имеющих тетраксенный цикл развития, обусловлено хищничеством, т.е. употреблением в пищу вставочных (интеркалярных) хозяев нижестоящего трофического уровня, зараженных мезоцеркариями паразитов. Поступление остальных видов трематод происходит путем прямого перкутанного и/или перорального проникновения церкарий с последующей миграцией к месту локализации и инцистированием. Все они далее в теле земноводных не развиваются; за исключением отдельных видов (*Tylodelphys excavata*, mtc.) находятся в стадии покоя, ожидая момента попадания в организм хищника вышестоящего трофического уровня – окончательного хозяина. Таковыми для *Paralepoderma cloacicola* служат – ужи и гадюки [3, 36]; для *Codonocephalus urniger* – выпи [23, 61]; для *Tylodelphys excavata* – цапли и поганки [26]. Трематоды *Strigea strigis* и *S. sphaerula* завершают развитие в кишечнике сов [23, 25, 62, 64] и врановых [23, 25, 63, 64], соответственно, а также обладают широким рядом резервуарных хозяев среди амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих [36].

Третья группа гельминтов (3 вида) – это нематоды-геогельминты, паразитирующие на взрослой стадии в полостных органах. Паразит легких *Rhabdias bufonis* заражает амфибий в результате активного перкутанного проникновения из почвы инвазионных личинок [52, 65]; либо – через резервуарных хозяев (малощетинковых червей, наземных моллюсков, насекомых) [18]. Заражение паразитами кишечника *Oswaldocruzia filiformis* и *Cosmocerca ornata* связано с пассивным пероральным переносом при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками на суше [53, 59] или в воде [58], соответственно.

Таблица 2. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в бассейне р. Уса

Виды гельминтов	Локалитеты				
	Смолькино	Биринск	Шигоны	Муранка	Переволоки
<i>H. ovocaudatus</i>	–	–	11.76(1-2)0.18	–	–
<i>D. subclavatus</i>	–	1/14(1)0.07	29.41(1-6)1.06	6/6(3-59)32.33	90.00(1-142)31.50
<i>G. asiatica</i>	–	2/14(1-2)0.21	5.88(1)0.06	–	–
<i>H. variegatus</i>	–	–	35.29(1-6)1.00	2/6(1-13)2.33	36.67(1-36)3.70
<i>H. asper</i>	–	–	–	3/6(1-6)1.67	–
<i>S. similis</i>	1/6(1)0.17	2/14(1-1)0.14	5.88(3)0.18	1/6(1)0.17	10.00(1-7)0.43
<i>P. cloacicola</i> , mtc.	2/6(9-10)3.17	–	–	6/6(1-25)7.00	13.33(1-24)1.03
<i>O. ranae</i>	4/6(2-10)4.33	10/14(2-36)5.00	94.12(1-104)18.65	6/6(44-320)146.83	76.67(1-2075)151.63
<i>B. turgida</i>	–	–	5.88(1)0.06	–	3.33(1)0.10
<i>P. claviger</i>	2/6(1-7)1.33	4/14(1-4)0.50	47.06(1-18)2.76	1/6(1)0.17	20.00(2-9)0.73
<i>P. medians</i>	3/6(6-34)9.67	9/14(1-22)4.29	23.53(1-9)0.88	2/6 (19-209)38.00	10.00(2-60)2.33
<i>P. confusus</i>	2/6(1-21)3.67	9/14(1-11)3.14	23.53(3-25)2.88	6/6 (4-122)39.50	20.00(1-17)1.33
<i>S. strigis</i> , mtc.	–	–	11.76(1-2)0.18	–	–
<i>S. sphaerula</i> , mtc.	–	–	5.88(2)0.12	–	–
<i>C. urniger</i> , mtc.	–	–	17.65(1-12)0.88	–	–
<i>T. excavata</i> , mtc.	–	–	35.29(2-288)31.65	–	–
<i>Rh. bufonis</i>	–	–	–	–	3.33(1)0.03
<i>O. filiformis</i>	–	–	11.76(2-2)0.24	–	3.33(2)0.07
<i>C. ornata</i>	2/6(1-3)0.67	–	17.65(2-5)0.59	–	3.33(1)0.03
<i>I. neglecta</i>	2/6(1-11)2.00	4/14(4-8)1.57	17.65(1-2)0.29	–	–
Всего видов	8	8	17	9	12
Trematoda	6	7	14	9	9
Chromadorea	2	1	3	–	3

Примечание: здесь и далее перед скобками – экстенсивность инвазии (ЭИ, %); в скобках – интенсивность инвазии (ИИ, min–max, экз.); за скобками – индекс обилия гельминтов (ИО, экз.). Расчет показателей инвазии проводится при выборке не менее 15 экз. амфибий [1]. В противном случае вместо показателя экстенсивности инвазии указывается количество зараженных хозяев от общего числа вскрытых через косую черту

Паразитирующая в мускулатуре горла, языка и конечностей, нематода *Icosiella neglecta* отличается от родственных ей в систематическом отношении геонематод тем, что цикл ее развития осуществляется со сменой промежуточных (кровососущие двукрылые семейства Ceratorogonidae) и окончательных хозяев [22]. Промежуточные хозяева – мокрецы вида *Forcipomyia velox* (Winnertz, 1852) – приобретают личинок-микрофилярий L1 вместе с кровью в процессе кормления на амфибиях [46]. В организме мокрецов личинки нематоды претерпевают две линьки и развиваются в течение 22-26 суток до стадии L3, после чего мигрируют в область ротового аппарата насекомых, чтобы при возможности перейти в кровь жертвы через рану от укуса [66]. Окончательные хозяева (зеленые; редко – бурые лягушки) заражаются при перкутанном проникновении инвазионных личинок

L3, мигрирующих затем с лимфо- и кровотоком в мускулатуру земноводных [33]. Итак, нематода *Icosiella neglecta* биологически и экологически существенно отличается от представителей первых трех групп паразитов озерной лягушки, и поэтому ее уместнее рассматривать как единственный вид, представляющий четвертую группу паразитов – группу нематод-биогельминтов.

Зараженность разными видами гельминтов озерной лягушки в бассейна р. Уса заметно варьирует. Наибольшие значения дескрипторов заражения имеют трематоды *Opisthioglyphe ranae* (76.67-94.12%; 18.65-151.63 экз.) и *Diplodiscus subclavatus* (29.41-90.00%; 1.06-31.50 экз.) (табл. 2). С одной стороны, это свидетельствует о доминировании в спектре питания хозяина брюхоногих моллюсков семейств Lymnaeidae и Planorbidae. С другой, о вероятном внутривидовом каннибализме в отноше-

нии головастиков и сеголетков собственного вида. Причиной тому может служить обедненная реофильная фауна водных беспозвоночных в условиях русла реки Усы.

Состав гельминтов озерной лягушки в разных популяциях Усинского бассейна сильно отличается и насчитывает от 8 видов трематод и нематод в локалитетах Смолькино и Биринск до 17 видов – в Шигонах (табл. 2). Из зарегистрированного 21 вида гельминтов только 5 видов трематод встречаются у данного хозяина во всех исследованных локалитетах: *Skrjabinoeces similis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus* (табл. 2). Эти виды представляют собой «ядро» гельминтофауны озерной лягушки в бассейне р. Уса.

Остромордая *Rana arvalis* Nilsson, 1842 и травяная *R. temporaria* Linnaeus, 1758 лягушки

Вскрыто по 1 экз. из окрестностей с. Смолькино Сызранского р-на области в истоках р. Уса. Недостаток материала объясняется низкой плотностью населения бурых лягушек (род *Rana* Linnaeus, 1758) в сравнении с зелеными (род *Pelophylax* Fitzinger, 1843) по причине наземного образа жизни.

У обоих хозяев зарегистрирован только один вид гельминтов – нематода *Oswaldocruzia filiformis* (табл. 3). Это полигостальный, широко специфичный и распространенный паразит бесхвостых земноводных; типичен для бурых лягушек Волжского бассейна. Паразитирует в кишечнике на взрослой стадии. Нематода – геогельминт; заражает амфибий на суше при случайном пероральном контакте хозяина с инвазионными личинками [53, 59].

Чесночница Палласа *Pelobates vespertinus* (Pallas, 1771)

Исследовано 25 экз. с обоих берегов Усинского залива, включая 7 экз. головастиков на разных этапах личиночного развития и 2 экз. сеголетков. Найдено 5 видов гельминтов из 5 родов,

5 семейств, 4 отрядов и 2 классов: Trematoda – 4 (в том числе 1 на стадии мезо- и 2 – метацеркарий) и Nematoda – 1 (табл. 2).

Состав гельминтов чесночницы Палласа сформирован, главным образом, личиночными стадиями трематод. Зараженность отдельными их видами, как, например, метацеркариями *Paralepoderma cloacicola* (100%; 106.93 экз.), *Opisthioglyphe ranae* (100%; 29.33 экз.) и мезоцеркариями *Alaria alata* (10/10; 36.80 экз.) очень высока. Это связано с длительным (70-117 сут.) периодом личиночного развития чесночниц [14], а иногда даже зимовкой головастиков [12], что кратно усиливает вероятность заражения церкариями трематод. Данная особенность указывает на важную роль чесночницы Палласа как вставочного, дополнительного и/или резервуарного хозяина в циркуляции паразитов их окончательных хозяев – ужей [3, 36], зеленых лягушек [5, 51] и псовых млекопитающих [16, 24, 27] Усинской бассейна.

Отметим, что трематода *Alaria alata* имеет патогенное значение, являясь возбудителем аляриоза – опасного гельминтоза диких, домашних плотоядных животных и, потенциально, человека. Чесночница Палласа, как основной вставочный (интеркалярный) хозяин, является его главным распространителем, передавая мезоцеркарии паразита окончательным хозяевам (псовым) напрямую или опосредованно через ряд резервуарных хозяев разного порядка [11]. Второй путь реализуется чаще из-за широты спектра последних. Так, в качестве резервуарного хозяина I порядка (батрахофаги) выступают крупные амфибии (лягушки, жабы), рептилии (ящерицы, змеи) и микромаммалии (грызуны, насекомоядные); роль резервуарного хозяина II порядка (миофаги) играют совы, дневные хищные, врановые, куриные птицы и куньи млекопитающие [24].

Взрослые стадии трематод представлены двумя видами – *Opisthioglyphe ranae* (46.67%; 1.47 экз. и 10/14; 5.00 экз.) и *Diplodiscus subclavatus*

Таблица 3. Гельминты остромордой *Rana arvalis*, травяной *R. temporaria* лягушек и чесночницы Палласа *Pelobates vespertinus* в бассейне р. Уса

Виды гельминтов	<i>R. arvalis</i>	<i>R. temporaria</i>	<i>P. vespertinus</i>	
	Переволоки	Смолькино	Муранка	Переволоки
<i>D. subclavatus</i>	–	–	40.00(1-2)0.73	4/10(3-5)1.60
<i>P. cloacicola</i> , mtc.	–	–	100(16-166)106.93	–
<i>O. ranae</i>	–	–	46.67(2-5)1.47	10/14(2-36)5.00
<i>O. ranae</i> , mtc.	–	–	100(3-85)29.33	9/10(2-52)18.60
<i>A. alata</i> , msc.	–	–	–	10/10(1-71)36.80
<i>O. filiformis</i>	1/1(1)1.00	1/1(1)1.00	–	1/10(1)1.00
Всего видов	1	1	3	4
Trematoda	–	–	3	3
Chromadorea	1	1	–	1

(40.00%; 0.73 экз. и 4/10; 1.60 экз.) (табл. 3). Судя по значениям показателей зараженности, это – обычные паразиты чесночницы Палласа в пойме р. Уса. Заражение обоими видами начинается уже на стадии головастиков и происходит при потреблении брюхоногих моллюсков. Для вида *Opisthioglyphe ranae* – это представители рода *Lymnaea* (Lamarck, 1799), содержащие непосредственно метацеркарии паразита [5, 51]; для *Diplodiscus subclavatus* – рода *Planorbis* (O.F. Müller, 1744), на панцирях которых оседают инвазионные адолескарии [20]. Более того, к заражению трематодой *Opisthioglyphe ranae* также приводит распространенный среди головастиков чесночниц внутри- и/или межвидовой каннибализм [29]. Заражение другими видами трематод возможно только весной в период пребывания хозяев в водоемах, но не происходит по причине «брачного поста» хозяев [12].

Из нематод у чесночницы Палласа в бассейне р. Уса обнаружен единственный вид – геогельминт *Oswaldocruzia filiformis* (1/10; 1.00 экз.). Вероятно, это связано с характерным для земноводных рода *Pelobates* Wagler, 1830, полурьющим образом жизни, при котором чесночница большую часть суток проводит, зарывшись в песчаный или супесчаный грунт, где затруднен контакт с инвазионными личинками нематод.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Видовой состав и структура гельминтов озерной лягушки и чесночницы Палласа в бассейне р. Уса, особенности их инвазии отдельными видами трематод напоминают таковые в пойме р. Сок [10]. Отмечается та же «речная» структура гельминтов с преобладанием по уровню заражения видов *Opisthioglyphe ranae* и *Diplodiscus subclavatus*. По многим критериям (наличие течения, более низкая температура воды, песчаный грунт, затененность берегов древесной растительностью, малая численность плавающей в толще и на поверхности воды высшей водной флоры) обе реки имеют сходство, что непосредственно отражается на фауне беспозвоночных и гельминтов амфибий, в частности. С другой стороны, земноводные бассейна р. Уса не отличаются богатством личиночных стадий гельминтов. Это может обусловлено фактором беспокойства хищников вышестоящего трофического уровня вблизи населенных пунктов и/или трансформацией местообитания, как например, в условиях побережья Усинского залива Куйбышевского водохранилища.

Полученные в бассейне р. Уса сведения расширяют представления о гельминтофауне земноводных Самарской области и Волжского бассейна в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены по теме государственного задания «Изменение, устойчивость и сохранение биологического разнообразия под воздействием глобальных изменений климата и интенсивной антропогенной нагрузки на экосистемы Волжского бассейна» (1021060107212-5-1.6.20), в рамках подтемы «Современное состояние, прогноз изменения биоразнообразия низших наземных позвоночных и их гельминтов в природных и трансформированных экосистемах Волжского бассейна».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Быховская-Павловская, И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Методы паразитологических исследований / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1969. – 108 с.
2. Быховская-Павловская, И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1985. – 121 с.
3. Добровольский, А.А. Жизненный цикл *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) / А.А. Добровольский // Вестник Ленинградского государственного университета. – 1969. – № 21. – С. 28 – 38.
4. Добровольский, А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) / А.А. Добровольский // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). Часть 4. – М.: Изд-во АН СССР, 1965. – С. 59 – 64.
5. Добровольский, А.А. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) / А.А. Добровольский // Helminthologia. – 1965. – В. 3. – Р. 205 – 221.
6. Заринова, Ф.Ф. К фауне гельминтов бесхвостых земноводных Южного Урала / Ф.Ф. Заринова, А.И. Файзулин, Р.А. Михайлов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20. – № 5(4). – С. 559 – 563.
7. Зинченко, Т.Д. Реки / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Голубая книга Самарской области: Редкие и охраняемые гидробиоценозы. – Под ред. Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. – Самара: СамНЦ РАН, 2007. – С. 22 – 29.
8. Зинченко, Т.Д. Экологический паспорт реки Усы (правобережный приток Волги) / Т.Д. Зинченко, С.В. Саксонов, С.А. Сенатор, А.К. Минеев, Л.В. Головатюк, О.Г. Горохова, С.Э. Болотов, Е.М. Курина, Э.В. Абросимова, М.В. Уманская, Р.С. Кузнецова, Р.А. Михайлов, Т.В. Попченко // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – Т. 28. – № 2. 2019. – С. 156 – 188. – DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10220
9. Кириллов А.А. Паразиты позвоночных животных Самарской области / А.А. Кириллов, Н.Ю. Кириллова, И.В. Чихляев. – Тольятти: Полиар, 2018. – 304 с.
10. Кириллов, А.А. Гельминтофауна низших наземных позвоночных (Amphibia, Reptilia) поймы р. Сок / А.А. Кириллов, И.В. Чихляев // Особенности

- пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна. – Под ред. Г.С. Розенберга, Т.Д. Зинченко. – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 178 – 184.
11. Крючкова, Е.Н. Экология гельминтов у домашних и диких плотоядных животных в Европейской части Российской Федерации: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук / Е.Н. Крючкова. – Иваново, 2012. – 47 с.
 12. Кузьмин, С.Л. Земноводные бывшего СССР (2-е изд.) / С.Л. Кузьмин. – М.: Т-во научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
 13. Матвеев, В.И. Реки и другие водоемы / В.И. Матвеев // Природа Куйбышевской области. – Сост. М.С. Горелов и др. Куйбышев: Куйбышев. кн. изд-во, 1990. – С. 100 – 126.
 14. Моткова, М.Ю. Роль личинок бесхвостых амфибий в трофических цепях пресных водоемов / М.Ю. Моткова, В.И. Гаранин // Экология урбанизированных территорий. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1987. – С. 33 – 42.
 15. Пигулевский, С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 / С.В. Пигулевский // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 7. Ч. 1 / К.И. Скрыбин. – М.: АН СССР, 1952. – 762 с.
 16. Потехина, Л.Ф. Цикл развития возбудителя аляриоза лисиц и собак / Л.Ф. Потехина // Труды Всесоюзного института гельминтологии имени К.И. Скрыбина (ВИГИС). – 1950. – Т. 4. – С. 7 – 17.
 17. Рыжиков, К.М. Гельминты амфибий фауны СССР / К.М. Рыжиков, В.П. Шарпило, Н.Н. Шевченко. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
 18. Савинов, В.А. Некоторые новые экспериментальные данные о резервуарном паразитизме у нематод / В.А. Савинов // Материалы к научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). Ч. 2. – М.: АН СССР, 1963. – С. 73 – 75.
 19. Скрыбин, К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека / К.И. Скрыбин. – М.: Изд-во МГУ, 1928. – 45 с.
 20. Скрыбин, К.И. Подотряд Paramphistomatata (Szidat, 1936) Skrjabin et Schulz, 1937 / К.И. Скрыбин // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 3. – М.: Наука, 1949. – 624 с.
 21. Скрыбин, К.И. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / К.И. Скрыбин, Д.Н. Антипин // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 20 / К.И. Скрыбин. – М.: Наука, 1962. – С. 49 – 166.
 22. Сонин, М.Д. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть 2. Диплотириеноидеи // Скрыбин К.И. Основы нематодологии. Т. 21 / К.И. Скрыбин. – М.: Наука, 1968. – 392 с.
 23. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 / В.Е. Судариков // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 16 / К.И. Скрыбин. – М.: Изд-во АН СССР, 1959а. – С. 219 – 631.
 24. Судариков, В.Е. Биологические особенности трематод рода *Alaria* / В.Е. Судариков // Труды Гельминтологической лаборатории Академии наук СССР (ГЕЛАН). – 1959б. – Т. 11. – С. 326 – 332.
 25. Судариков, В.Е. К биологии трематод *Strigea strigis* (Schr., 1788) и *S. sphaerula* (Rud., 1803) / В.Е. Судариков // Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР (ГЕЛАН). – 1960. – Т. 10. – С. 217 – 226.
 26. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть вторая / В.Е. Судариков // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрыбин. Т. 17. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 157 – 533.
 27. Судариков, В.Е. Подотряд Strigeata La Rue, 1926. Часть третья / В.Е. Судариков // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии / К.И. Скрыбин. – Т. 18. – М.: АН СССР, 1960. – С. 453 – 694.
 28. Судариков, В.Е. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В.Е. Судариков, А.А. Шигин, Ю.В. Курочкин, В.В. Ломакин, Р.П. Стенько, Н.И. Юрлова // Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. – М.: Наука, 2002. – 298 с.
 29. Топоркова, Л.А. К экологии чесночницы обыкновенной на северо-восточном пределе ее ареала / Л.А. Топоркова, А.П. Меншиков // Фауна Урала и Европейского Севера. Сб. 2. – Свердловск: Изд-во Урал. гос. ун-та, 1974. – С. 46 – 50.
 30. Файзулин, А.И. Амфибии Самарской области / А.И. Файзулин, И.В. Чихляев, А.Е. Кузовенко. – Тольятти: ООО «Кассандра», 2013. – 140 с.
 31. Хотеновский, И.А. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 / И.А. Хотеновский // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 23 / К.И. Скрыбин. – М.: Наука, 1970. – С. 139 – 306.
 32. Чихляев, И.В. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / И.В. Чихляев. – М., 2004. – 20 с.
 33. Чихляев, И.В. Нематода *Icosiella neglecta* (Diesing, 1851) – новый элемент гельминтофауны лягушек (Anura, Ranidae) в бассейне Средней и Верхней Волги / И.В. Чихляев // Современная паразитология – основные тренды и вызовы: Материалы VI Съезда Паразитологического общества при РАН. – СПб.: Лема, 2018. – С. 257.
 34. Чихляев, И.В. Обзор гельминтов земноводных (Amphibia) Самарской области / И.В. Чихляев, Н.Ю. Кириллова, А.А. Кириллов // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2018. – Т. 20. – № 5(3). – С. 385 – 400.
 35. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. – 2016. – № 3. – С. 175 – 180. – DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.329
 36. Шарпило, В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР / В.П. Шарпило. – К.: Наукова думка, 1976. – 286 с.
 37. Шевченко, Н.Н. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prostocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 / Н.Н. Шевченко, Г.И. Вергун // Helminthologia. – 1961. – Вып. 3(1-4). – С. 294 – 298.
 38. Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575 – 583.
 39. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin // Acta Parasitologica. 2014. Vol. 59. No. 3. P. 459 – 471. DOI 10.2478/s11686-014-0268-5
 40. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. An overview of the helminths of Moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842

- (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. 2021. Vol. 13. 61. <https://doi.org/10.3390/d13020061>
41. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. An overview of helminths of the Fire-bellied toad *Bombina orientalis* (Amphibia, Anura) in the Volga basin // Biosystems Diversity. 2021. Vol. 29(4). P. 407 – 414. DOI: 10.15421/10.15421/012152
 42. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. The helminth fauna study of European common toad in the Volga basin // Nature Environment and Pollution Technology. 2016. Vol. 15. No. 3. P. 1103 – 1109.
 43. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. Short communication: An overview of the trematodes fauna of Pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) in the Volga basin, Russia: 1. Adult stages // Nusantara Bioscience. 2018. Vol. 10. No. 4. P. 256 – 262. DOI: 10.13057/nusbiosci/n100410
 44. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. Short communication: An overview of the trematodes fauna of Pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) in the Volga basin, Russia: 2. Larval stages // Nusantara Bioscience. 2019. Vol. 11. No. 1. P. 106 – 111. DOI: 10.13057/nusbiosci/n110118
 45. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. Parasitic nematodes of Pool frog (*Pelophylax lessonae*) in the Volga basin // Journal MVZ Cordoba. 2019. Vol. 24. No. 3. P. 7314 – 7321. DOI: 10.21897/rmvz.1501
 46. Desportes C. *Forcipomyia velox* Winn et *Sycorax silacea* Curtis, vecteurs d'*Icosiella neglecta* (Diesing, 1850) filaire commune de la grenouille verte // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. 1942. Vol. 19. P. 55 – 68.
 47. Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1960. Vol. 8. P. 357 – 366.
 48. Grabda-Kazubska B. A study of the trematode genus *Paralepoderma* Dollfus, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1975. Vol. 23. P. 463 – 484.
 49. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1971. Vol. 19. P. 337 – 348.
 50. Grabda-Kazubska B. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1980. Vol. 27. P. 261 – 271.
 51. Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthoglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1969. Vol. 16. P. 20 – 27.
 52. Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I.: Rhabditida und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1975. Vol. 62. 256 p.
 53. Hendrix W.M.L. Observations of the routes of infection of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda, Trichostrongylidae) in amphibian // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1983. Vol. 69(1). P. 119 – 126.
 54. Hodda M. Phylum Nematoda Cobb, 1932 // Zhang Z.-Q. (ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. 2011. Vol. 3148. P. 1 – 237. DOI: 10.11646/ZOOTAXA.3148.1.11
 55. Kechemir N. Cycle a quatre notes obligatoires du trematode hemiuride *Halipegus ovocaudatus* // Bulletin de la Societe Zoologique de France. 1976. Vol. 101. N° 5. P. 1061 – 1062.
 56. Keys to the Trematoda. Volume 1 (Eds. D.I. Gibson, A. Jones and R.A. Bray). London: CABI Publishing, Wallingford, UK and The Natural History Museum, 2002. 521 p.
 57. Keys to the Trematoda. Volume 3 (Eds. R.A. Bray, D.I. Gibson and A. Jones). London: CABI Publishing, Wallingford, UK and The Natural History Museum, 2008. 848 p.
 58. Kirillova N.Y., Kirillov A.A. Life cycle of *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae), a parasite of amphibians // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14(3). P. 316 – 330. DOI: 10.1134/S1995082921020061
 59. Moravec F., Vojtkova L. Variabilität von zwei Nematodenarten *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) und *Oxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) // Der gemeinsamen Parasiten der Europäischen Amphibien und Reptilien. Scripta Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis. Biologia. Brno: Universita J.E. Purkyně, 1975. Vol. 2(5). P. 61 – 76.
 60. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Ols. // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
 61. Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta Parasitologica Polonica. 1964. Vol. 12. P. 283 – 296.
 62. Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea strigis* (Schrank) im Raum Berlin // Monatlichen Beitrag von der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1966. Vol. 8. P. 696 – 697.
 63. Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea sphaerula* (Rudolphi) im Raum Berlin // Monatlichen Beitrag von der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1966. Vol. 8. P. 695 – 696.
 64. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1967. Vol. 94. P. 1 – 67.
 65. Schaake M. Infektionsmodus und Infektionsweg der *Rhabdias bufonis* Schrank (*Angiostomum nigrovenosum*) und die Metamorphose des Genitalapparaten der Hermaphroditischen Generation // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1931. Vol. 3(4). P. 517 – 648.
 66. Szadziewski R. Pasożyt plazow – *Forcipomyia velox* (Diptera, Ceratopogonidae) w Polsce // Wiadomosci Parazytologiczne. 1986. Vol. 32(4-6). P. 389 – 392.
 67. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
 68. Tkach V.V., Grabda-Kazubska B., Pawlowski J., Swiderski Z. Molecular and morphological evidence for close phylogenetic affinities of the genera *Macrodera*, *Leptophallus*, *Metaleptophallus* and *Paralepoderma* (Digenea, Plagiorchiata) // Acta Parasitologica. 1999. Vol. 44. P. 170 – 179.
 69. Tkach V.V., Littlewood D.T.J., Olson P.D., Kinsella J.M., Swiderski Z. Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901 (Trematoda: Digenea) // Systematic Parasitology. 2003. Vol. 56. P. 1 – 15.
 70. Tkach V.V., Pawlowski J., Mariaux J. Phylogenetic analysis of the suborder Plagiorchiata (Plathelminthes, Digenea) based on partial 28S rDNA sequences // International Journal of Parasitology. 2000. Vol. 30. P. 83 – 93.

71. Tkach V.V., Pawlowski J., Mariaux J., Swiderski Z. Molecular phylogeny of the suborder Plagiorchiata and its position in the system of Digenea // Littlewood D.T.J., Bray R.A. (Eds.) Interrelations of the Platyhelminthes. London: Taylor & Francis, 2001. P. 186 – 193.

HELMINTH FAUNA OF TAILLESS AMPHIBIANS (AMPHIBIA: ANURA) OF THE USA RIVER BASIN

© 2023 I.V. Chikhlyayev, A.I. Faizulin

Samara Federal Research Scientific Center RAS,
Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

For the first time data on the composition and structure of helminth fauna and the degree of helminth infection of amphibians of the Usa River basin, Samara region, are summarised. In the period from 1999 to 2023, 100 specimens of 4 species of tailless amphibians were examined by the method of complete helminthological autopsy: *Pelophylax ridibundus*, *Rana arvalis*, *R. temporaria* and *Pelobates vespertinus*. Twenty-one species of helminths of two classes, Trematoda (17) and Chromadorea (4), were recorded. The helminthofauna of *Pelophylax ridibundus* is the richest (20 species), the “core” of which consists of five trematode species: *Skrjabinoeces similis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* and *Prosotocus confusus*. The helminthofauna of *Pelobates vespertinus* (5 species), *Rana arvalis* and *R. temporaria* (1 each) is impoverished. The structure of the helminthofauna and peculiarities of infection by certain trematode species are of “river” character and are similar to those in the floodplain of the Sok River. On the coast of the Usinsky Bay, *Pelobates vespertinus* has a pathogenic trematode species *Alaria alata* (Goeze, 1782), which is the causative agent of alariasis, a dangerous helminthiasis of domestic and wild carnivores.

Key words: helminths, trematodes, nematodes, tailless amphibians, Usa River basin, Samara region.

DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-88-98

EDN: VCZKUO

REFERENCES

1. *Byhovskaya-Pavlovskaya, I.E.* Parazitologicheskoe issledovanie ryb. Metody parazitologicheskikh issledovaniy / I.E. Byhovskaya-Pavlovskaya. – L.: Nauka, 1969. – 108 s.
2. *Byhovskaya-Pavlovskaya, I.E.* Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu / I.E. Byhovskaya-Pavlovskaya. – L.: Nauka, 1985. – 121 s.
3. *Dobrovol'skij, A.A.* Zhiznennyj cikl Paralepoderma cloacicola (Luhe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovol'skij // Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. – 1969. – № 21. – S. 28 – 38.
4. *Dobrovol'skij, A.A.* Zhiznennyj cikl Pneumonoeces asper Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) / A.A. Dobrovol'skij // Materialy nauchnoj konferencii Vsesoyuznogo obshchestva gel'mintologov (VOG). Chast' 4. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1965. – S. 59 – 64.
5. *Dobrovol'skij, A.A.* Nekotorye dannye o zhiznennom cikle sosal'shchika *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovol'skij // Helminthologia. – 1965. – V. 3. – P. 205 – 221.
6. *Zaripova, F.F.* K faune gel'mintov beskhvostykh zemnovodnykh YUzhnogo Urala / F.F. Zaripova, A.I. Fajzulin, R.A. Mihajlov // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk. – 2018. – T. 20. – № 5(4). – S. 559 – 563.
7. *Zinchenko, T.D.* Reki / T.D. Zinchenko, L.V. Golovatyuk // Golubaya kniga Samarskoj oblasti: Redkie i ohranyaemye gidrobiocenozy. – Pod red. G.S. Rozenberga i S.V. Saksonova. – Samara: SamNC RAN, 2007. – S. 22 – 29.
8. *Zinchenko, T.D.* Ekologicheskii' pasport reki Usy (pravoberezhnyi' pritok Volgi) / T.D. Zinchenko, S.V. Saksonov, S.A. Senator, A.K. Mineev, L.V. Golovatyuk, O.G. Gorohova, S.E. Bolotov, E.M. Kurina, E.V. Abrosimova, M.V. Umanskaya, R.S. Kuznecova, R.A. Mihajlov, T.V. Popchenko // Samarskaya Luka: problemy regional'noj i global'noj ekologii. – T. 28. – № 2. 2019. – S. 156 – 188. – DOI: 10.24411/2073-1035-2019-10220
9. *Kirillov, A.A.* Parazity pozvonochnykh zhivotnykh Samarskoj oblasti / A.A. Kirillov, N.Yu. Kirillova, I.V. Chihlyayev. – Tol'yatti: Poliar, 2018. – 304 s.
10. *Kirillov, A.A.* Gel'mintofauna nizshih nazemnykh pozvonochnykh (Amphibia, Reptilia) pojmy r. Sok / A.A. Kirillov, I.V. Chihlyayev // Osobennosti presnovodnykh ekosistem malyh rek Volzhskogo bassejna. – Pod red. G.S. Rozenberga, T.D. Zinchenko. – Tol'yatti: Kassandra, 2011. – S. 178 – 184.
11. *Kryuchkova, E.N.* Ekologiya gel'mintov u domashnih i dikih plotoyadnykh zhivotnykh v Evropejskoj chasti Rossijskoj Federacii: Avtoref. diss. ... dokt. biol. nauk / E.N. Kryuchkova. – Ivanovo, 2012. – 47 s.
12. *Kuz'min, S.L.* Zemnovodnye byvshego SSSR (2-e izd.) / S.L. Kuz'min. – M.: T-vo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. – 370 s.
13. *Matveev, V.I.* Reki i drugie vodoemy / V.I. Matveev // Priroda Kujbyshevskoj oblasti. – Sost. M.S. Gorelov i dr. Kujbyshev: Kujbyshev. kn. izd-vo, 1990. – S. 100 – 126.
14. *Motkova, M.Yu.* Rol' lichinok beskhvostykh amfibij v troficheskikh cepyah presnykh vodoemov / M.Yu. Motkova, V.I. Garanin // Ekologiya urbanizirovannykh territorij. – Kazan': Izd-vo Kazan.un-ta, 1987. – S. 33 – 42.

15. *Pigulevskij, S.V.* Semejstvo Gorgoderidae Looss, 1901 / S.V. Pigulevskij // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 7. CH. 1 / K.I. Skryabin. – M.: AN SSSR, 1952. – 762 s.
16. *Potekhina, L.F.* Cikel razvitiya vozбудitelya alyarioza lisic i sobak / L.F. Potekhina // Trudy Vsesoyuznogo instituta gel'mintologii imeni K.I. Skryabina (VIGIS). – 1950. – T. 4. – S. 7 – 17.
17. *Ryzhikov, K.M.* Gel'minty amfibij fauny SSSR / K.M. Ryzhikov, V.P. SHarpilo, N.N. SHEvchenko. – M.: Nauka, 1980. – 279 s.
18. *Savinov, V.A.* Nekotorye novye eksperimental'nye dannye o rezervuarnom parazitizme u nematod / V.A. Savinov // Materialy k nauchnoj konferencii Vsesoyuznogo obshchestva gel'mintologov (VOG). Ch. 2. – M.: AN SSSR, 1963. – S. 73 – 75.
19. *Skryabin, K.I.* Metod polnyh gel'mintologicheskikh vskrytij pozvonochnyh, vglyuchaya cheloveka / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo MGU, 1928. – 45 s.
20. *Skryabin, K.I.* Podotryad Paramphistomatata (Sizdat, 1936) Skryabin et Schulz, 1937 / K.I. Skryabin // Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 3. – M.: Nauka, 1949. – 624 s.
21. *Skryabin, K.I.* Nadsemejstvo Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / K.I. Skryabin, D.N. Antipin // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 20 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1962. – S. 49 – 166.
22. *Sonin, M.D.* Filyariaty zhitovnyh i cheloveka i vyzyvaemye imi zabolevaniya. CHast' 2. Diplotrienoidei / // Skryabin K.I. Osnovy nematodologii. T. 21 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1968. – 392 s.
23. *Sudarikov, V.E.* Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 / V.E. Sudarikov // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 16 / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1959a. – S. 219 – 631.
24. *Sudarikov, V.E.* Biologicheskie osobennosti trematod roda Alaria / V.E. Sudarikov // Trudy Gel'mintologicheskoy laboratorii Akademii nauk SSSR (GELAN). – 1959b. – T. 11. – S. 326 – 332.
25. *Sudarikov, V.E.* K biologii trematod Strigea strigis (Schr., 1788) i S. sphaerula (Rud., 1803) / V.E. Sudarikov // Trudy Gel'mintologicheskoy laboratorii AN SSSR (GELAN). – 1960. – T. 10. – S. 217 – 226.
26. *Sudarikov, V.E.* Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' vtoraya / V.E. Sudarikov // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii / K.I. Skryabin. T. 17. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1960. – S. 157 – 533.
27. *Sudarikov, V.E.* Podotryad Strigeata La Rue, 1926. CHast' tret'ya / V.E. Sudarikov // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii / K.I. Skryabin. – T. 18. – M.: AN SSSR, 1960. – S. 453 – 694.
28. *Sudarikov, V.E.* Metacerkarii trematod – parazity presnovodnyh gidrobiontov Central'noj Rossii / V.E. Sudarikov, A.A. SHigin, Yu.V. Kurochkin, V.V. Lomakin, R.P. Sten'ko, N.I. Yurlova // Metacerkarii trematod – parazity gidrobiontov Rossii. T. 1. – M.: Nauka, 2002. – 298 s.
29. *Toporkova, L.A.* K ekologii chesnochnicy obyknovvennoj na severo-vostochnom predele ee areala / L.A. Toporkova, A.P. Menshchikov // Fauna Urala i Evropejskogo Severa. Sb. 2. – Sverdlovsk: Izd-vo Ural. gos. un-ta, 1974. – S. 46 – 50.
30. *Fajzulin, A.I.* Amfibii Samarskoj oblasti / A.I. Fajzulin, I.V. Chihlyayev, A.E. Kuzovenko. – Tol'yatti: OOO «Kassandra», 2013. – 140 s.
31. *Hotenovskij, I.A.* Semejstvo Pleurogenidae Looss, 1899 / I.A. Hotenovskij // Skryabin K.I. Trematody zhitovnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 23 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1970. – S. 139 – 306.
32. *Chihlyayev, I.V.* Gel'minty zemnovodnyh (Amhibia) Srednego Povolzh'ya (fauna, ekologiya): Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk / I.V. CHihlyayev. – M., 2004. – 20 s.
33. *Chihlyayev, I.V.* Nematoda Icosiella neglecta (Diesing, 1851) – novyj element gel'mintofauny lyagushek (Anura, Ranidae) v bassejne Srednej i Verhnej Volgi / I.V. CHihlyayev // Sovremennaya parazitologiya – osnovnye trendy i vyzovy: Materialy VI S'ezda Parazitologicheskogo obshchestva pri RAN. – SPb.: Lema, 2018. – S. 257.
34. *Chihlyayev, I.V.* Obzor gel'mintov zemnovodnyh (Amphibia) Samarskoj oblasti / I.V. CHihlyayev, N.Yu. Kirillova, A.A. Kirillov // Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk. – 2018. – T. 20. – № 5(3). – S. 385 – 400.
35. *Chihlyayev, I.V.* Materialy k gel'mintofaune s»edobnoj lyagushki Pelophylax esculentus (Linnaeus, 1758) v Volzhskom bassejne / I.V. CHihlyayev, A.I. Fajzulin // Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya. – 2016. – № 3. – S. 175 – 180. – DOI: 10.21638/11701/spbu03.2016.329
36. *Sharpilo V.P.* Paraziticheskie chervi presmykayushchihsy fauny SSSR / V.P. SHarpilo. – K.: Naukova dumka, 1976. – 286 s.
37. *Shevchenko, N.N.* O zhiznennom cikle trematody amfibij Prosotocus confusus (Looss, 1894) Looss, 1899 / N.N. SHEvchenko, G.I. Vergun // Helminthologia. – 1961. – Vyp. 3(1-4). – S. 294 – 298.
38. *Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W.* Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // Journal of Parasitology. 1997. Vol. 83. P. 575 – 583.
39. *Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B.* The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin // Acta Parasitologica. 2014. Vol. 59. No. 3. P. 459 – 471. DOI 10.2478/s11686-014-0268-5
40. *Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B.* An overview of the helminths of Moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. 2021. Vol. 13. 61. <https://doi.org/10.3390/d13020061>
41. *Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B.* An overview of helminths of the Fire-bellied toad *Bombina bombina* (Amphibia, Anura) in the Volga basin // Biosystems Diversity. 2021. Vol. 29(4). P. 407 – 414. DOI: 10.15421/10.15421/012152
42. *Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I.* The helminth fauna study of European common toad in the Volga basin // Nature Environment and Pollution Technology. 2016. Vol. 15. No. 3. P. 1103 – 1109.
43. *Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I.* Short communication: An overview of the trematodes fauna of Pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) in the Volga basin, Russia: 1. Adult stages // Nusantara Bioscience. 2018. Vol. 10. No. 4. P. 256 – 262. DOI: 10.13057/nusbiosci/n100410

44. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. Short communication: An overview of the trematodes fauna of Pool frog *Pelophylax lessonae* (Camerano, 1882) in the Volga basin, Russia: 2. Larval stages // Nusantara Bioscience. 2019. Vol. 11. No. 1. P. 106 – 111. DOI: 10.13057/nusbiosci/n110118
45. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B., Fayzulin A.I. Parasitic nematodes of Pool frog (*Pelophylax lessonae*) in the Volga basin // Journal MVZ Cordoba. 2019. Vol. 24. No. 3. P. 7314 – 7321. DOI: 10.21897/rmvz.1501
46. Desportes C. *Forcipomyia velox* Winn et *Sycorax silacea* Curtis, vecteurs d'*Icosiella neglecta* (Diesing, 1850) filaire commune de la grenouille verte // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. 1942. Vol. 19. P. 53 – 68.
47. Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1960. Vol. 8. P. 357 – 366.
48. Grabda-Kazubska B. A study of the trematode genus *Paralepoderma* Dollfus, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1975. Vol. 23. P. 463 – 484.
49. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1971. Vol. 19. P. 337 – 348.
50. Grabda-Kazubska B. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1980. Vol. 27. P. 261 – 271.
51. Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1969. Vol. 16. P. 20 – 27.
52. Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I.: Rhabditida und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1975. Vol. 62. 256 p.
53. Hendrix W.M.L. Observations of the routes of infection of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda, Trichostrongylidae) in amphibian // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1983. Vol. 69(1). P. 119 – 126.
54. Hodda M. Phylum Nematoda Cobb, 1932 // Zhang Z.-Q. (ed.) Animal biodiversity: An outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness. Zootaxa. 2011. Vol. 3148. P. 1 – 237. DOI: 10.11646/ZOOTAXA.3148.1.11
55. Kechemir N. Cycle a quatre hotes obligatoires du trematode hemiuride *Halipegus ovocaudatus* // Bulletin de la Societe Zoologique de France. 1976. Vol. 101. № 5. P. 1061 – 1062.
56. Keys to the Trematoda. Volume 1 (Eds. D.I. Gibson, A. Jones and R.A. Bray). London: CABI Publishing, Wallingford, UK and The Natural History Museum, 2002. 521 p.
57. Keys to the Trematoda. Volume 3 (Eds. R.A. Bray, D.I. Gibson and A. Jones). London: CABI Publishing, Wallingford, UK and The Natural History Museum, 2008. 848 p.
58. Kirillova N.Y., Kirillov A.A. Life cycle of *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae), a parasite of amphibians // Inland Water Biology. 2021. Vol. 14(3). P. 316 – 330. DOI: 10.1134/S1995082921020061
59. Moravec F., Vojtkova L. Variabilität von zwei Nematodenarten *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) und *Oxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) // Der gemeinsamen Parasiten der Europäischen Amphibien und Reptilien. Scripta Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Purkynianae Brunensis. Biologia. Brno: Universita J.E. Purkyně, 1975. Vol. 2(5). P. 61 – 76.
60. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Olss. // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
61. Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta Parasitologica Polonica. 1964. Vol. 12. P. 283 – 296.
62. Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea strigis* (Schrank) im Raum Berlin // Monatlichen Beitrag von der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1966. Vol. 8. P. 696 – 697.
63. Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea sphaerula* (Rudolphi) im Raum Berlin // Monatlichen Beitrag von der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1966. Vol. 8. P. 695 – 696.
64. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1967. Vol. 94. P. 1 – 67.
65. Schaake M. Infectionsmodus und Infectionsweg der *Rhabdias bufonis* Schrank (*Angiostomum nigrovenosum*) und die Metamorphose des Genitalapparaten der Hermafroditischen Generation // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1931. Vol. 3(4). P. 517 – 648.
66. Szadziewski R. Pasożyt plazow – *Forcipomyia velox* (Diptera, Ceratopogonidae) w Polsce // Wiadomości Parasytologiczne. 1986. Vol. 32(4-6). P. 389 – 392.
67. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
68. Tkach V.V., Grabda-Kazubska B., Pawlowski J., Swiderski Z. Molecular and morphological evidence for close phylogenetic affinities of the genera *Macrodera*, *Leptophallus*, *Metaleptophallus* and *Paralepoderma* (Digenea, Plagiorchiata) // Acta Parasitology. 1999. Vol. 44. P. 170 – 179.
69. Tkach V.V., Littlewood D.T.J., Olson P.D., Kinsella J.M., Swiderski Z. Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901 (Trematoda: Digenea) // Systematic Parasitology. 2003. Vol. 56. P. 1 – 15.
70. Tkach V.V., Pawlowski J., Mariaux J. Phylogenetic analysis of the suborder Plagiorchiata (Plathelminthes, Digenea) based on partial 28S rDNA sequences // International Journal of Parasitology. 2000. Vol. 30. P. 83 – 93.
71. Tkach V.V., Pawlowski J., Mariaux J., Swiderski Z. Molecular phylogeny of the suborder Plagiorchiata and its position in the system of Digenea // Littlewood D.T.J., Bray R.A. (Eds.) Interrelations of the Platyhelminthes. London: Taylor & Francis, 2001. P. 186 – 193.

Igor Chikhlyayev, Ph.D. in Biology, Senior Researcher.

E-mail: diplodiscus@mail.ru

Alexander Faizulin, Candidate of Biological Sciences, Head of Biodiversity Laboratory, Senior Researcher.

E-mail: alexandr-faizulin@yandex.ru