

УДК 595.1 : 597.8 (470.44)

**МАТЕРИАЛЫ К ИЗУЧЕНИЮ СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA: ANURA)
 В БАССЕЙНЕ РЕКИ БОЛЬШАЯ ГЛУШИЦА (САМАРСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

© 2025 И.В. Чихляев

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

Статья поступила в редакцию 14.10.2025

Представлены результаты экологического анализа состава и структуры сообщества гельминтов озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) из бассейна р. Большая Глушица в степной природно-климатической зоне на территории Самарской области. В 2007 г. методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 36 экз. амфибий из двух популяций. Обнаружено 15 видов гельминтов двух классов: Trematoda (13) и Chromadorea (2). Состав гельминтов типичен для данного хозяина в условиях средней полосы Европейской части России, но обеднен по числу видов; «ядро» гельминтофауны образуют 8 видов трематод. Структура сообщества гельминтов сложного или упрощенного типа; в последнем случае за счет редукции группы автогенных геогельминтов. Зараженность большинством видов гельминтов низка/невысока; по численности сильно доминируют 3 вида трематод (*Opisthioglyphe ranae*, *Prosotocus confusus* и *Codonoccephalus urniger*, mtc.), на долю которых приходится 83.62% общего обилия гельминтов. Параметры заражения хозяина трематодой *Opisthioglyphe ranae* определяют «речной» характер сообщества гельминтов, аналогичный таковому в бассейнах рек Самарской области. Негативные тенденции в сообществе гельминтов связаны с неблагоприятными для озерной лягушки и ее гельминтов внешними условиями степной природно-климатической зоны.

Ключевые слова: сообщество гельминтов, трематоды, нематоды, *Pelophylax ridibundus*, бассейн реки Большая Глушица, Самарская область.

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-289-302

EDN: PHNLSR:

*Исследования проведены по теме Государственного задания № 1023062000002-6-1.6.20; 1.6.19
 «Наземные позвоночные Среднего Поволжья и сопредельных территорий и их паразитические черви:
 экологические, фаунистические, биологические аспекты организации и функционирования
 сообществ на фоне природных и антропогенных изменений».*

ВВЕДЕНИЕ

Анализ состояния речных паразитоценозов в степной природно-климатической зоне невозможен без изучения популяций озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) [36]. Из зеленых лягушек (род *Pelophylax*) Европейской части России, только она способна населять водоемы степей, а также полупустынь и пустынь [15, 38]. Одной из причин этого является устойчивость данного вида земноводных к солености воды. Так, известен факт освоения озерной лягушкой опресненных вод северного побережья Азовского моря [43]; отмечено постоянное пребывание на прибрежном мелководье Финского залива Балтийского моря [60]; обитание в солоноватых озерах Казахстана [46]. На суше она населяет проточные и стоячие водоемы от мелких ручьев и луж до крупных рек и озер, предпочитая открытые, прогреваемые места с богатой водной флорой, где, как правило, обычна или многочисленна [15]. Например, в степных водоемах и водохранилищах Волгоградской области плотность ее населения достигает – 490 [13], а в Калмыкии – 110 [1] особей/га.

Благодаря высокой плотности, а также крупным размерам, широкому спектру питания и комплексу хищников, озерная лягушка принимает важное участие в качестве промежуточного звена между беспозвоночными гидробионтами и наземными позвоночными в формировании обширной сети паразитарных связей в речной экосистеме [36].

Гельминты озерной лягушки в природных биоценозах бассейнов малых и средних рек Поволжья изучались редко и, как правило, только в лесостепной природно-климатической зоне. Например, в таких регионах, как: Тамбовская [16], Рязанская [39], Оренбургская [37] области. На территории Самарской области аналогичные работы проводились в бассейнах рек Большой Черемшан [36], Сок [12] и Уса [34]. С точки зрения региональной паразитологии амфибий, реки, протекающие по юж-

Чихляев Игорь Вячеславович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии и паразитологии. E-mail: diplodiscus@yandex.ru

ной, степной природно-климатической зоне Самарской области (р. Большой Иргиз и его притоки) остаются неизученными, а значит их исследование до сих пор актуально.

Батрахофауна бассейна р. Большая Глушица на сегодняшний день насчитывает всего 5 видов бесхвостых земноводных: озерная и остромордая лягушки, зеленая жаба, чесночница Палласа и краснобрюхая жерлянка [14, 32]. Одни из них населяют непосредственно водоемы (озерная лягушка, краснобрюхая жерлянка); другие – распространяются далеко в степь по берегам влажных оврагов (остромордая лягушка); третьи – населяют антропоценозы (зеленая жаба, чесночница Палласа). Из них в паразитологическом отношении в данном бассейне ранее изучалась только зеленая жаба *Bufo viridis* (Laurenti, 1768), у которой было обнаружено 4 вида гельминтов, в том числе 1 вид моногеней и 3 – нематод [35]. Паразиты других видов земноводных и по сей день остаются неизвестными.

Это исследование продолжает серию работ по изучению гельминтофауны амфибий в бассейнах малых и средних рек Самарского Поволжья. Его цель – характеристика видового состава и структуры гельминтофауны, экологический анализ сообщества гельминтов озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771), населяющих разные популяции в бассейне р. Большая Глушица.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Большая Глушица – малая река Самарской области и левобережный приток Волги 2-го порядка. Протекает целиком по территории Большечерниговского района; длина реки – 65 км, площадь бассейна – 994 км². Берет свое начало на невысоком Синем сырте (Возвышенное Сыртовое Заволжье) в нескольких километрах от юго-восточной границы с Оренбургской областью и вблизи д. Утекаево впадает в реку Большой Иргиз, являясь его левым притоком. Имеет собственные притоки – Кочевная и Гусиха; бассейн включает также множество степных озер, прудов и обводненных оврагов. Река сильно меандрирует. Изначально бассейн Большой Глушицы был занят степной флорой; в настоящее время под антропогенным воздействием первичный растительный покров сильно изменен и представлен участками со вторичной степной растительностью, пашнями и лесополосами [8, 9].

Материалом для настоящей работы послужили личные сборы гельминтов от 36 экз. озерных лягушек из бассейна р. Большая Глушица, протекающей в окрестностях с/п Большая Черниговка. Отлов амфибий проводился 25–26.09.2007 г. в двух локалитетах: 1) окрестности с. Большая Черниговка (N 52.103224, E 50.839719); 2) балка Верблюдка (N 52.073704, E 50.748174) (рис. 1).

Локалитет №1. Северо-западные окрестности с. Большая Черниговка (рис. 2): узкий и неглубокий обводненный овраг длиной около 1.5 км, простирающийся с юго-запада на северо-восток в сторону р. Большая Глушица по краю промзоны с. Большая Черниговка. Берега с протяженными травянистыми зарослями рогоза широколистного, тростника обыкновенного, осок и одиночных кустов ивняка; овраг окружен степной и местами полупустынной флорой на засоленных почвах. Батрахофауну представляют озерная и остромордая лягушки (личное наблюдение). В местах пересечения с проселочными дорогами овраг сильно обмелен (иногда закопан) и несет транспортную нагрузку.

Локалитет №2. Балка Верблюдка (рис. 3): участок естественного степного сообщества (разнотравно-типчаково-ковыльной степи), оставшийся целинным по склонам балки в 6 км к западу от с. Большая Черниговка. Территория представляет собой малоразветвленную с севера на юг сеть неглубоких оврагов, поросших лугово-степной растительностью в окружении агроценозов с редкими лесополосами и каскадом прудов, наполняющихся талой водой. Водную и околотоводную флору представляют рогоз широколистный, тростник обыкновенный, рдест узколистный, ситняг болотный, осоки, окруженные зарослями кленового ивняка [31, 40]; батрахофауну – озерная лягушка и зеленая жаба (личное наблюдение). С начала XX века на Верблюдке отмечается деградация растительного сообщества, на что указывает уменьшение плотности многолетних степных трав, которые вытесняются сорными и адвентивными видами или замещаются на полупустынную флору [10, 11]. Каскад прудов также приходил в упадок (плотины были размыты, водоемы сильно обмелели), пока не были сданы в аренду для рыбозаведения в рекреационных целях [31]. Еще более усугубляют негативное воздействие на природные ценозы частые степные пожары [18, 40].

Амфибий исследовали классическим методом полного гельминтологического вскрытия позвоночных животных [3, 4, 22]; сбор, фиксация и обработка гельминтологического материала проведены в Институте экологии Волжского бассейна РАН (г. Тольятти) в 2007 г. Определение гельминтов сделано по трудам К.М. Рыжикова с соавт. [20] и В.Е. Сударикова с соавт. [25]; таксономия построена на основе современных представлений по систематике трематод [56–59, 67–69] и нематод [55].

В первичном анализе зараженности гельминтами использованы стандартные показатели: экстенсивность (Р, %) и интенсивность (R, min–max, экз.) инвазии, индекс обилия (А, экз.) паразитов [44]. Сходство составов гельминтов определяли по коэффициенту Жаккара (С_j) [17]. Общее сравнение зараженности земноводных в разных популяциях и значимость различий выясняли на основе критерия Манна-Уитни (U). В качестве дескриптора – общее количество особей всех видов гельмин-

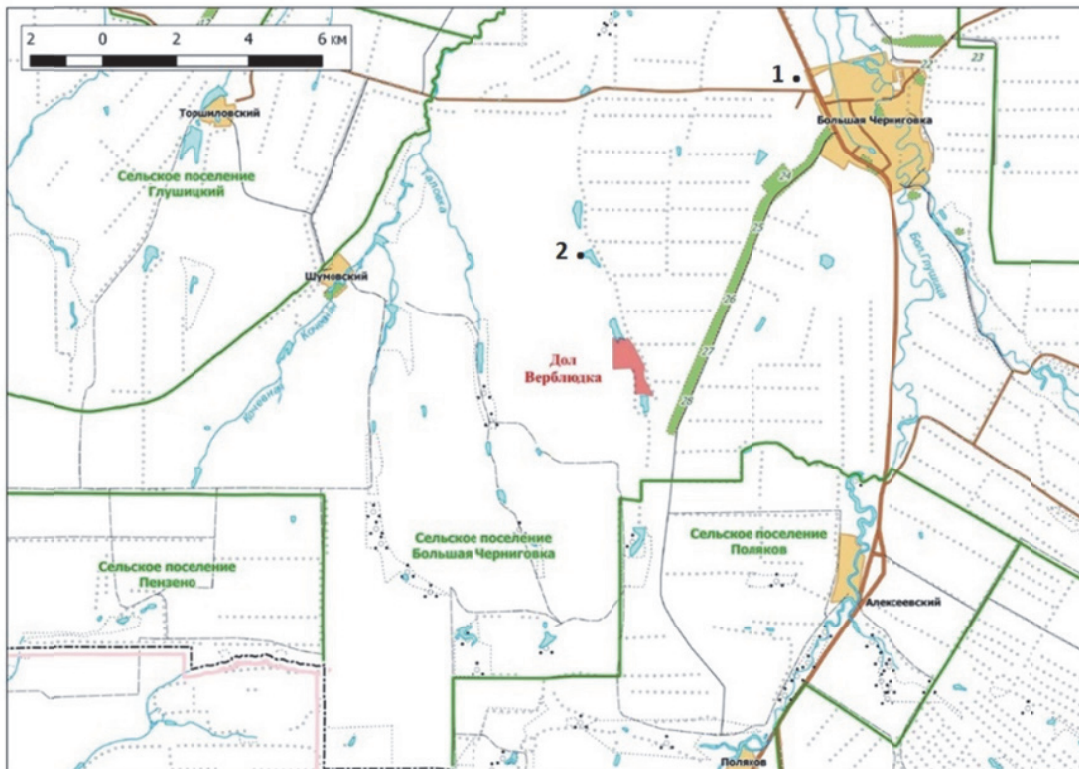


Рис. 1. Карта мест отлова амфибий в бассейне р. Большая Глушица.
Условные обозначения: 1 – окрестности с. Большая Черниговка; 2 – бал. Верблюдка



Рис. 2. Обводненный овраг в окрестностях с. Большая Черниговка – место обитания озерной лягушки *Pelophylax ridibundus*. Фото И.В. Чихляева (2007)

тов в одной особи хозяина (в биоразнообразии – «обилие»); различия считались значимыми при $p < 0.05$. Степень доминирования видов определяли на основе индекса Ковнацкого (d), где: 100–10 – доминантные, 10–1 – субдоминантные и 1–0.001 – адоминантные паразиты [2]. Видовое разнообразие сообщества гельминтов оценивали с помощью индекса Шеннона (H'); его равномерность (выравненность) – по дополнению до единицы индекса Симпсона ($1-D$) [17]. При расчете индекса Шеннона (H') использовали натуральный логарифм ($\ln$) и учитывали только взрослые стадии гельминтов (личиночные стадии способны к аккумуляции в организме хозяина). Статистическая обработка данных выполнена в пакете программ Microsoft Excel 2016 и PAST 2.16 [52].



Рис. 3. Запруженная часть балки Верблюдка – место обитания озерной лягушки *Pelophylax ridibundus*. Фото И.В. Чихляева (2007)

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Состав гельминтов озерной лягушки в бассейне р. Большой Глушицы насчитывает 15 видов гельминтов из 14 родов, 10 семейств, 4 отрядов и двух классов: Trematoda – 13 (в том числе 4 вида на стадии метацеркарий) и Chromadorea (Nematoda) – 2. Ниже дается список полных видовых названий гельминтов и таблица первичного анализа зараженности ими хозяев (табл. 1).

TREMATODA: *Gorgodera pagenstecheri* Sinitzin, 1905, *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819), *H. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), mtc., *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760), *Strigea falconis* Szidat, 1928, mtc., *Codonocephalus urniger* (Rudolphi, 1819), mtc., *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850), mtc.

CHROMADOREA: *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782).

В составе гельминтов 10 видов трематод и нематод на взрослой стадии развития, для которых земноводные играют роль окончательных хозяев. Все они паразитируют в полостных органах: мочевом пузыре (1), легких (4) и желудочно-кишечном тракте (5). Другие 4 вида трематод (*Paralepoderma cloacicola*, *Strigea falconis*, *Codonocephalus urniger*, *Pharyngostomum cordatum*) представлены на стадии метацеркарий и характеризуют озерных лягушек как дополнительных (метацеркарных) и/или резервуарных (паратенических) хозяев. Данные виды встречаются в полости тела и/или имеют паренхиматозную локализацию: мускулатура языка и конечностей, серозные покровы внутренних органов (сердце, легкие, печень, почки, мочевой пузырь, яичники, жировые тела), брыжейки и подкожная клетчатка. Еще 1 вид трематод (*Opisthioglyphe ranae*) совмещает личиночную и взрослую (метацеркарий и марита) стадии развития в одной и/или разных по возрасту особях лягушек и определяют роль амфибий как амфиксенических хозяев.

Две трети состава гельминтов, или 10 видов трематод и нематод, являются широко специфичными и полигостальными паразитами бесхвостых амфибий с точки зрения степени гостальной специфичности. Еще 5 видов трематод (*Gorgodera pagenstecheri*, *Haematoloechus asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Codonocephalus urniger*, mtc., *Pharyngostomum cordatum*, mtc.) встречаются только у зеленых лягушек (род *Pelophylax* Fitzinger, 1843) и относятся к числу их специфичных и олигостальных паразитов. Узко специфичных и моногостальных паразитов не обнаружено.

С учетом разной стадийности развития большинство гельминтов, а именно 11 видов трематод, обладают триксенным жизненным циклом. Еще 2 вида нематод (*Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*) имеют моноксенный и по 1 виду гельминтов – диксенный (*Diplodiscus subclavatus*) и тетраксенный (*Strigea falconis*, mtc.) цикл развития.

По широте географического распространения гельминты распределяются следующим образом: 11 видов встречаются на территории Палеарктики; по 1 виду нематод (*Rhabdias bufonis*) и трематод

Таблица 1. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в бассейне р. Большая Глушица (Самарская обл.)

Виды гельминтов	с. Большая Черниговка	бал. Верблюдка
<i>Gorgoder a pagenstecheri</i>	9.52±6.40 (1–2) 0.14±0.10	–
<i>Haematoloechus variegatus</i>	4.76±4.65 (1) 0.05±0.05	6.67±6.44 (2) 0.13±0.13
<i>Haematoloechus asper</i>	28.57±9.86 (1–7) 0.81±0.37	13.33±8.78 (5–22) 1.80±1.48
<i>Skrjabinoeces similis</i>	4.76±4.65 (6) 0.29±0.29	–
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , mtc.	9.52±6.40 (1–1) 0.10±0.07	28.57±12.07 (1–2) 0.36±1.17
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	85.71±7.64 (1–23) 7.81±1.58	93.33±6.44 (3–59) 16.40±4.42
<i>Pleurogenes claviger</i>	14.29±7.64 (1–8) 0.52±0.39	–
<i>Pleurogenoides medians</i>	23.81±9.29 (1–32) 3.29±1.80	6.67±6.44 (2) 0.13±0.13
<i>Prosotocus confusus</i>	38.10±10.60 (7–116) 20.71±7.85	6.67±6.44 (3) 0.20±0.20
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	–	20.00±10.33 (1–5) 0.53±0.38
<i>Strigea falconis</i> , mtc.	4.76±4.65 (2) 0.10±0.10	28.57±12.07 (1–5) 0.79±0.41
<i>Codonocephalus urniger</i> , mtc.	4.76±4.65 (67) 3.19±3.19	92.86±6.88 (1–83) 37.71±8.54
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	–	21.43±10.96 (2–9) 0.93±0.65
<i>Rhabdias bufonis</i>	14.29±7.64 (1–17) 0.90±0.81	–
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	4.76±4.65 (1) 0.05±0.05	–
Всего видов	13[3]	10[4]
Трематоды	11[3]	10[4]
Нематоды	2	–
Исследовано (n), экз.	21	15

Примечание: перед круглыми скобками – экстенсивность инвазии (P, %) ± ошибка экстенсивности, в круглых скобках – интенсивность инвазии (R, min–max, экз.), за круглыми скобками – индекс обилия гельминтов (A, экз.) ± стандартная ошибка; в квадратных скобках – количество видов гельминтов в личиночной стадии

(*Haematoloechus asper*) – в Голарктике и Европе, соответственно; 2 вида трематод (*Pleurogenes claviger*, *Strigea falconis*, mtc.) – космополиты.

Состав гельминтов озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица, хотя и характерен для данного хозяина в условиях средней полосы Европейской части России, но обеднен по количеству видов. Основную роль в формировании гельминтофауны выполняют трематоды, доминирующие по числу видов. Причина тому – полуводный образ жизни хозяина, который подразумевает продолжительное пребывание в воде, а также биотопическая приуроченность и питание беспозвоночными гидробионтами. По этим же причинам второстепенную роль в гельминтофауне играют нематоды, которых заметное меньшинство. Структура сообщества гельминтов – сложного или упрощенного типа и включает три или две экологические группы видов, различающихся спецификой цикла развития и способом заражения хозяина.

Группа I (автогенные биогельминты): 9 видов трематод на взрослой (марита) стадии развития, для которых амфибии являются окончательными хозяевами. Заражают лягушек трофическим способом через дополнительных (метацеркарных) хозяев – беспозвоночных гидробионтов. Для видов *Gorgoder a pagenstecheri*, *Haematoloechus asper* и *Skrjabinoeces similis* эту роль играют личинки стрекоз [6, 19, 47]; для *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus* – личинки и имаго жуков, ручейников и поденок, а также вислокрылки, бокоплав и равноногие ракообразные [33, 42, 49, 62]; для *Haematoloechus variegatus* – личинки и имаго двукрылых [23, 66]. Заражение видом *Opisthioglyphe ranae* возможно как через брюхоногих моллюсков, так и через головастиков и сеголетков своего (каннибализм) или других (хищничество) видов бесхвостых земноводных [7, 51]. Трематоду *Diplodiscus subclavatus* амфибии приобретают случайно, проглатывая вместе с водой, илом и/или пищей инцистированных адолескариев [24, 50].

Группа II (аллогенные биогельминты): 4 вида трематод на личиночной (метацеркарий) стадии развития, которые используют амфибий в качестве дополнительных (метацеркарных) и/или резервуарных (паратенических) хозяев. Заражают лягушек в воде путем активного (перкутанного, перорального) проникновения церкарий с последующим инцистированием до стадии метацеркарий в ожидании попадания в организм хищника высшего трофического уровня. Окончательными хозяевами являются рыбы.

вами *Paralepoderma cloacicola* являются змеи (ужи, гадюки) [5, 41, 48]; *Codonocephalus urniger* – околоводные голенастые птицы (выпи, цапли) [26, 63]; *Pharyngostomim cordatum* – псовые млекопитающие (домашняя и енотовидная собаки, лисица, волк) [29, 30]. Трематода *Strigea falconis* завершает развитие в кишечнике дневных хищных птиц (болотный лунь, чеглок, ястреб-перепелятник и тетеревиатник, пустельга, канюк, черный коршун) [27, 28, 64]. При этом заражение окончательных хозяев происходит не только через дополнительных (метацеркарных) хозяев (бесхвостые амфибии), но и через резервуарных (паратенических) хозяев (змеи, насекомоядные и куньи млекопитающие).

Группа III (автогенные геогельминты): 2 вида нематод на взрослой стадии развития с прямым (моноксенным) жизненным циклом, для которых амфибии являются окончательными хозяевами. Заражают хозяина спонтанно (случайно) на суше разными способами. В случае с нематодой *Rhabdias bufonis* – это активное перкутанное проникновение из почвы инвазионных личинок [53, 65] с использованием резервуарных (паратенических) хозяев (дождевых червей, наземных брюхоногих моллюсков) [21]; для *Oswaldocruzia filiformis* – пассивный пероральный перенос при контакте хозяина с инвазионными личинками [54, 61].

У земноводных в окрестностях с. Большая Черниговка обнаружено 13 видов гельминтов: трематод – 11 (2 вида на стадии метацеркарий) и нематод – 2 (табл. 1). Общая зараженность составляет 100%; общий индекс обилия – 37.95 экз. У амфибий из бал. Верблюдка отмечено 10 видов трематод (4 вида на стадии метацеркарий); нематоды не обнаружены (табл. 1). Общая зараженность также достигает 100%; общий индекс обилия значительно выше – 58.99 экз. Состав гельминтов озерной лягушки в исследованных популяциях обладает некоторой долей сходства. Из 15 обнаруженных видов гельминтов только 8 видов трематод (53.33% состава гельминтов) являются общими для обеих популяций амфибий и представляют собой «ядро» гельминтофауны данного хозяина в бассейне р. Большая Глушица (табл. 1). Доля общих видов гельминтов (размер «ядра») достигает от 61.54% от состава гельминтофауны близ села до 80.00% – в бал. Верблюдка (индекс Жаккара $C_j = 0.53$). Некоторые виды, например, трематоды *Gorgoderia pagenstecheri*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger* и все нематоды, отмечены только у лягушек в окрестностях с. Большая Черниговка; трематоды *Diplodiscus subclavatus* и *Pharyngostomum cordatum*, mtc. – исключительно в бал. Верблюдка (табл. 1).

Структура сообщества гельминтов в сельской популяции озерной лягушки – сложного типа и включает все 3 экологические группы паразитов: автогенные (I) и аллогенные (II) биогельминты, автогенные геогельминты (III) (табл. 1). Это свидетельствует о биологическом равновесии в биоценозе (экологический гомеостаз) под влиянием благоприятных внешних условий (абиотических факторов), что способствует разнообразию паразитарных связей и общему прогрессу гельминтоценоза [45]. Природная популяция озерной лягушки, как ни странно, характеризуется упрощенным типом структуры сообщества гельминтов, за счет редукции III группы паразитов – автогенных геогельминтов (табл. 1). Нематоды *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis* заражают земноводных напрямую [53, 54, 61, 65], а для контакта паразита и хозяина на суше необходимо, чтобы инвазионные личинки сохраняли свою жизнеспособность на поверхности субстрата. Поэтому их отсутствие в сообществе гельминтов озерной лягушки в бал. Верблюдка, вероятно, связано с неблагоприятными факторами внешней среды (перегрев, засушливость или засоленность почвы), характерными для степной природно-климатической зоны.

Зараженность озерной лягушки отдельными видами гельминтов в бассейне р. Большая Глушица сильно разнится. Амфибий сельской популяции отличает более высокие значения показателей инвазии взрослыми стадиями (маритами) трематод таких видов, как *Prosotocus confusus* (38.10%; 20.71 экз.), *Haematoloechus asper* (28.57%; 0.81 экз.) и *Pleurogenoides medians* (23.81%; 3.29 экз.) (табл. 1). Это указывает на активное потребление озерной лягушкой в черте села беспозвоночных гидробионтов (личинки и имаго стрекоз, жуков, ручейников, поденок, ракообразных). Зараженность личиночными стадиями (метацеркариями) трематод, например, *Codonocephalus urniger*, mtc. (92.86%; 37.71 экз.), *Strigea falconis*, mtc. (28.57%; 0.79 экз.) и *Paralepoderma cloacicola*, mtc. (28.57%; 0.36 экз.) выше у лягушек из бал. Верблюдка (табл. 1). Данное обстоятельство связано с более высокой численностью их окончательных хозяев (змей, околоводных голенастых и дневных хищных птиц) в охраняемом природном биоценозе. Обращает на себя внимание очень высокий уровень инвазии трематодой *Opisthoglyphe ranae* в обеих популяциях: сельской (85.71%; 7.81 экз.) и природной (93.33%; 16.40 экз.) (табл. 1). С одной стороны, это свидетельствует о «речном» характере сообщества гельминтов в обеих популяциях хозяина, хотя ни одна из них не обитает в настоящих речных гидрологических условиях, обязательным параметром которых является наличие течения (проточность воды). С другой, связано с увеличением доли потребления дополнительных (метацеркарных) хозяев паразита – брюхоногих моллюсков семейства Lymnaeidae, головастики и сеголетки самих земноводных (каннибализм) [7, 51]. Основанием для этого может служить обедненная фауна водных беспозвоночных, которые обитают в неустойчивых/экстремальных гидрологических условиях, характерных для степной природной зоны с засушливым климатом, маловодностью, опустыниванием, засолен-

ностью почв и вод. Зараженность остальными видами гельминтов примерно одинакова у амфибий обоих локалитетов (табл. 1).

Общее сравнение значений обилия (общей численности) по всему составу гельминтов с использованием критерия Манна-Уитни подтвердило статистически достоверные различия в зараженности озерной лягушки из разных биоценозов ($U = 95.0$; $p = 0.0466$). Еще большие различия зарегистрированы в инвазии взрослыми стадиями (маритами) трематод ($U = 147.0$), однако значимость их статистически недостоверна ($p = 0.7481$). И наоборот, наибольшую статистическую значимость ($p = 0.000003$) имеют различия в зараженности амфибий разных популяций личиночными стадиями (метацеркариями) трематод, только они не являются ярко выраженными ($U = 22.0$).

Согласно индексу доминирования Ковнацкого (d), в сообществе гельминтов амфибий из популяции в окрестностях с. Большая Черниговка доминантами являются два вида трематод *Prosotocus confusus* ($d = 54.58$) и *Opisthioglyphe ranae* (20.58) (табл. 2). К субдоминантам относятся 5 видов трематод и нематод: *Pleurogenoides medians* (8.66), *Codonocephalus urniger*, mtc. (8.41), *Rhabdias bufonis* (2.38), *Haematoloechus asper* (2.13) и *Pleurogenes claviger* (1.38). Остальные 6 видов гельминтов – адоминанты. В сообществе гельминтов лягушек из бал. Верблюдка также 2 вида трематод относятся к доминантам: *Codonocephalus urniger*, mtc. (62.49) и *Opisthioglyphe ranae* (29.11). Субдоминантов меньше, чем в предыдущей выборке, всего 3 вида трематод: *Haematoloechus asper* (3.20), *Pharyngostomum cordatum*, mtc. (1.54) и *Strigea falconis*, mtc. (1.30). Еще 5 видов гельминтов являются адоминантами.

Таблица 2. Индексы разнообразия и степень доминирования (d) гельминтов озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в бассейне р. Большая Глушица (Самарская обл.)

Виды гельминтов	с. Большая Черниговка	бал. Верблюдка
<i>Gorgoderia pagenstecheri</i>	0.38	–
<i>Haematoloechus variegatus</i>	0.13	0.24
<i>Haematoloechus asper</i>	2.13	3.20
<i>Skryabinocetes similis</i>	0.75	–
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , mtc.	0.25	0.59
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	20.58	29.11
<i>Pleurogenes claviger</i>	1.38	–
<i>Pleurogenoides medians</i>	8.66	0.24
<i>Prosotocus confusus</i>	54.58	0.36
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	–	0.95
<i>Strigea falconis</i> , mtc.	0.25	1.30
<i>Codonocephalus urniger</i> , mtc.	8.41	62.49
<i>Pharyngostomum cordatum</i> , mtc.	–	1.54
<i>Rhabdias bufonis</i>	2.38	–
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	0.13	–
Индекс Шеннона (H')	1.1731	0.5630
Индекс Симпсона ($1-D$)	0.6517	0.9144

Таким образом, в обеих популяциях хозяев представлены все категории паразитов по степени доминирования: доминанты–субдоминанты–адоминанты. Каждая категория имеет индивидуальный состав в разных биоценозах, который можно выразить в виде следующей формулы: 2–5–6 в сельской популяции и 2–3–5 – в природной. Очевидно, что доминанты в равной мере представлены в обеих популяциях (по 2 вида), при этом один из них обязательно трематода *Opisthioglyphe ranae*; место второго занимает либо *Prosotocus confusus*, либо *Codonocephalus urniger*, mtc. На долю этих трех видов приходится до 83.62% обилия (общей численности) гельминтов обеих популяций озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица. Субдоминантов больше в окрестностях с. Большая Черниговка (5 видов) и меньше – в бал. Верблюдка (3); аналогичным образом распределяются и адоминанты (6 видов против 5, соответственно).

Наиболее высокие значения индекса Шеннона ($H' = 1.1731$) и наиболее низкие – индекса Симпсона ($1-D = 0.6517$) принадлежат сообществу гельминтов озерной лягушки, населяющей обводненный овраг в окрестностях с. Большая Черниговка (табл. 2). Если первый показатель указывает на высокий уровень видового разнообразия; то второй – подразумевает большую степень отличий обилия видов гельминтов между собой, а значит малую выравненность их сообщества. Причина в том, что отдельные виды гельминтов сильно доминируют над другими по численности, как напри-

мер, трематоды *Prosotocus confusus*, *Pleurogenoides medians* и *Opisthioglyphe ranae* (табл. 1). Сообщество гельминтов озерной лягушки из бал. Верблюдка, напротив, оказалось наименее разнообразным, но более выровненным ($H' = 0.5630$; $1-D = 0.9144$) (табл. 2). Сказалось отсутствие нематод и низкая зараженность хозяина большинством видов трематод, за исключением *Opisthioglyphe ranae* и *Codonocephalus urniger*, mtc. (табл. 1). Причина, вероятно, в том, что популяция озерной лягушки, населяющая обводненный овраг в окрестностях с. Большая Черниговка, несмотря на скудность условий обитания, является по-настоящему естественной, в то время как, популяция в бал. Верблюдка обживает искусственно созданный водоем на ООПТ со всеми вытекающими отсюда последствиями.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в результате исследования данные позволяют сделать следующие выводы. Состав гельминтов озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица (15 видов) типичен для данного хозяина в условиях средней полосы Европейской части России, но обеднен по количеству видов по сравнению с другими популяциями Самарской области, населяющими бассейны р. Сок (25), Уса (20) и Большой Черемшан (17). Если первое объясняется сходством комплекса абиотических и биотических факторов, действующих в соседних биомах на едином пространстве Восточно-Европейской равнины, то второе, напротив, следствие их различий между лесостепной и степной природно-климатическими зонами.

Обеднение состава гельминтов наблюдается на фоне низкой/невысокой зараженности ими хозяина (за исключением трематод *Opisthioglyphe ranae* и *Codonocephalus urniger*, mtc.). Причиной этого являются ландшафтно-климатические особенности местности (засушливый климат, маловодность и дефицит влаги в почве, опустынивание, перегрев и засоленность почв и вод), которые негативно влияют на развитие и распространение свободноживущих инвазионных стадий био- и геогельминтов в воде и на суше, разнообразие и численность беспозвоночных промежуточных хозяев и популяций самих амфибий. Негативная тенденция основных параметров гельминтофауны (состава гельминтов, зараженности хозяина) сближает популяции озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица с аналогичными в Республике Калмыкия [38]. И это имеет свою логику, так как их объединяет один биом – степная природно-климатическая зона.

Характерная черта гельминтофауны озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица – это высокая зараженность трематодами *Opisthioglyphe ranae* и *Codonocephalus urniger*, mtc. Для первого вида, это, вероятно, связано с упрощением (?) комплекса трофических связей хозяина с объектами питания ввиду скудности условия обитания в степных гидробиоценозах. По данной причине амфибии потребляют самый доступный корм – брюхоногих моллюсков и молодь собственного вида. Для второго вида – отмеченный факт свидетельствует о широком участии озерной лягушки в роли дополнительного (метацеркарного) хозяина в циркуляции паразитов околотовных голенастых птиц.

Структура сообщества гельминтов озерной лягушки в бассейне р. Большая Глушица варьирует от сложного (3 экологические группы паразитов) до упрощенного (2 группы) типа. Последнее связано с редукцией автогенных геогельминтов, вероятно, под неблагоприятным влиянием внешних условий (или отдельных факторов) степной природно-климатической зоны, воспрепятствующих контакту паразита и хозяина. Высокая степень доминирования по численности (обиолиу) трематоды *Opisthioglyphe ranae* в обеих популяциях хозяина на фоне низких/невысоких показателей большинства остальных видов типично для озерной лягушки в бассейнах других рек Самарской области и служит биоиндикатором «речного» характера сообщества гельминтов.

Полученные в результате проведенного исследования данные расширяют представления о формировании и функционировании сообщества гельминтов бесхвостых земноводных в бассейнах рек степной природно-климатической зоны Самарской области и аналогичного биома Волжского бассейна в целом.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования проведены по теме Государственного задания «Наземные позвоночные Среднего Поволжья и сопредельных территорий и их паразитические черви: экологические, фаунистические, биологические аспекты организации и функционирования сообществ на фоне природных и антропогенных изменений» (1023062000002-6-1.6.20;1.6.19).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бадмаева, В.И. Биотопическое распределение и количественный учет озерной лягушки Ики-Бурульского района Калмыцкой АССР / В.И. Бадмаева, Г.Н. Мармакова // Фауна и экология некоторых видов беспозвоночных и позвоночных животных Предкавказья. – Краснодар, 1990. – С. 43 – 47.

2. Баканов, А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А.И. Баканов. – Борок, 1987. – 64 с. – Деп. в ВИНТИ 08.12.87, №8593–В87.
3. Быховская-Павловская, И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Методы паразитологических исследований / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1969. – 108 с.
4. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1985. – 121 с.
5. 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.
6. Добровольский, А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) / А.А. Добровольский // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). Часть 4. – М.: Издательство АН СССР, 1965. – С. 59 – 64.
7. Добровольский, А.А. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) / А.А. Добровольский // Helminthologia. – 1965. – В. 3. – Р. 205 – 221.
8. Дунин, П.М. Пространственное распределение пауков (Arachnida, Aranei) в пойме малой реки Большая Глушица (Самарская область) // Самарская Лука: Бюллетень. – 2005. – № 16. – С. 246 – 254.
9. Захаров, А.С. Рельеф / А.С. Захаров // Природа Куйбышевской области. – Куйбышев: Куйбышевское книжное издательство, 1990. – С. 45 – 75.
10. «Зеленая книга» Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области / А.С. Захаров, М.С. Горелов. – Самара: Самарское книжное издательство, 1995. – 350 с.
11. Каталог памятников природы Куйбышевской области / А.С. Захаров. – Куйбышев, 1986. – 77 с.
12. 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 / Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 178 – 184.
13. Косарева, Н.А. Материалы по экологии озерной лягушки в Волгоградской области / Н.А. Косарева // Вопросы морфологии, экологии и паразитологии животных. – Волгоград, 1970. – С. 50 – 56.
14. Кузовенко, А.Е. Амфибии малых рек Среднего Поволжья: видовой состав, оценка численности и состояние охраны / А.Е. Кузовенко, Ж.А. Баязян, А.И. Файзулин // Экология малых рек в XXI веке: биоразнообразие, глобальные изменения и восстановление экосистем: Тезисы докладов Всероссийской конференции с международным участием. – Тольятти: Кассандра, 2011. – С. 96.
15. Кузьмин, С.Л. Земноводные бывшего СССР (2-е изд.) / С.Л. Кузьмин. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2012. – 370 с.
16. Лада, Г.А. Материалы по питанию и гельминтофауне озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в Тамбовской области / Г.А. Лада, М.В. Пятова, Е.А. Равковская, С.А. Алпацкий, Т.М. Добычина, Е.А. Жмырева, В.Н. Кожевникова, И.А. Некрылова // Вестник Тамбовского государственного университета. – 2017. – Т. 22. Вып. 1. – С. 81 – 91. DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-1-81-91
17. Мэггарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэггарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.
18. Особо охраняемые природные территории регионального значения Самарской области: Материалы Государственного кадастра / А.С. Паженков. – Самара: «Офорт», 2013. – 502 с.
19. Пигулевский, С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Часть первая / С.В. Пигулевский // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 7 / К.И. Скрябин. – М.–Л.: Издательство АН СССР, 1952. – С. 605 – 760.
20. Рыжиков, К.М. Гельминты амфибий фауны СССР / К.М. Рыжиков, В.П. Шарпило, Н.Н. Шевченко. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
21. 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.: Издательство АН СССР, 1963. – С. 73 – 75.
22. Скрябин, К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека / К.И. Скрябин. – М.: Издательство МГУ, 1928. – 45 с.
23. Скрябин, К.И. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / К.И. Скрябин, Д.Н. Антипин // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 20 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1962. – С. 49 – 166.
24. Скрябин, К.И. Подотряд Paramphistomatata (Szidat, 1936) Skrjabin et Schulz, 1937 / К.И. Скрябин // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 3 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1949. – 624 с.
25. 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.
26. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть первая / В.Е. Судариков // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 16 / К.И. Скрябин. – М.: Издательство АН СССР, 1959. – С. 219 – 631.
27. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть вторая / В.Е. Судариков // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 17 / К.И. Скрябин. – М.: Издательство АН СССР, 1960. – С. 157 – 533.
28. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть пятая. А. Метацеркарии / В.Е. Судариков // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 24 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1971. – С. 69 – 272.
29. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть пятая. Б. Метацеркарии и мезоцеркарии / В.Е. Судариков // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 25 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1974. – С. 27 – 244.

30. Судариков, В.Е. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги / В.Е. Судариков, В.В. Ломакин, Н.Н. Семенова // Гельминты животных: Труды Гельминтологической лаборатории АН СССР (ГЕЛАН). Т. 38. – М.: Наука, 1991. – С. 142 – 147.
31. Тарасова, Н.Г. Альгофлора планктона оз. Солёное-3 (Большечерниговский р-н, Самарская обл.) / Н.Г. Тарасова // Фиторазнообразие Восточной Европы. – 2009. – № 7. – С. 206 – 211.
32. Файзулин, А.И. Амфибии Самарской области / А.И. Файзулин, И.В. Чихляев, А.Е. Кузовенко. – Тольятти: Касандра, 2013. – 140 с.
33. Хотеновский, И.А. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 / И.А. Хотеновский // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 23 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1970. – С. 139 – 306.
34. Чихляев, И.В. Гельминтофауна бесхвостых земноводных (Amphibia: Anura) бассейна реки Уса (Самарская область) / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин // Известия Самарского Научного центра РАН. – 2023. – Т. 25. № 5. – С. 88 – 98. DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-88-98
35. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне зеленой жабы *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia: Anura) в Самарской области / И.В. Чихляев // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2014. – Т. 23. № 2. – С. 185 – 190.
36. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura) в бассейне реки Большой Черемшан (Самарская область) / И.В. Чихляев // Известия Самарского Научного центра РАН. – 2024. – Т. 26. № 5. – С. 57–67. DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-57-67
37. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) в Национальном парке «Бузулукский бор» (Оренбургская область) / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин // Современные проблемы паразитологии и экологии. Чтения, посвященные памяти С.С. Шульмана. – Тольятти: Полиар, 2018. – С. 307 – 315.
38. Чихляев, И.В. О гельминтах озерной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в Калмыкии / И.В. Чихляев // Актуальные проблемы герпетологии и токсинологии. Вып. 10. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. – С. 185 – 189.
39. Чихляев, И.В. О гельминтах озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura) в Рязанской области / И.В. Чихляев // Биоразнообразие паразитов: Труды Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции РАН. Т. 50. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2018. – С. 268 – 270.
40. Шаронова, И.В. Ботанико-зоологические исследования на территории Самарской области, в том числе материалы о распространении видов животных и растений, внесенных в региональную Красную книгу. Сообщение 1. Алексеевский, Большеглушицкий, Большечерниговский, Борский и Елховский районы Самарской области / И.В. Шаронова, А.С. Курочкин // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2015. – Т. 24. № 1. – С. 38 – 97.
41. Шарпило, В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР / В.П. Шарпило. – К.: Наукова думка, 1976. – 286 с.
42. Шевченко, Н.Н. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosoctus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 / Н.Н. Шевченко, Г.И. Вергун // Helminthologia. – 1961. – Вып. 3(1-4). – С. 294 – 298.
43. Щербак, Н.Н. Земноводные и пресмыкающиеся Крыма. Herpetologia taurica / Н.Н. Щербак. – К.: Наукова думка, 1966. – 239 с.
44. 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.
45. Chikhlyaev I.V., Ruchin A.B. Ecological analysis and biodiversity of the helminth community of the pool frog *Pelophylax lessonae* (Amphibia: Anura) from floodplain and forest water bodies // Diversity. 2022. 14(4). 247. <https://doi.org/10.3390/d14040247>
46. Dujsebayaeva T.N., Ivanov A.Yu., Kaptyonkina A.G., Ualiyeva D.A., Krainyuk V.N., Cherednichenko A.V., Khromov V.A. The marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* complex) in Central Kazakhstan: expansion and retreat // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6(3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-3>
47. Grabda B. Life cycle of *Haematolechus 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. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4(1). 9 p.
53. Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I.: Rhabditida und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1975. Vol. 62. 256 p.
54. Hendriks 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.
55. 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
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. León-Règagnon V., Brooks D.R. Molecular phylogeny of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiidae), with emphasis on North American species // Journal of Parasitology. 2003. Vol. 89. P. 1206 – 1211. <https://doi.org/10.1645/GE-95R>
59. León-Règagnon V., Topan J. Taxonomic revision of species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchioidea), with molecular phylogenetic analysis and the description of three new species from Mexico // Zootaxa. 2018. Vol. 4526 (3). P. 251 – 302. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4526.3.1>
60. Milto K.D. Amphibian breeds in the Baltic Sea // Russian Journal of Herpetology. 2008. Vol. 15(1). P. 8 – 10.
61. 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.
62. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Olss. // Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Systematic. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
63. Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819): Strigeidae // Acta Parasitologica Polonica. 1964. Vol. 12. P. 283 – 296.
64. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schränk) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zoologische Jahrbucher, 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 Hermafroditischen Generation // Zeitschrift für Parasitenkunde. 1931. Vol. 3(4). P. 517 – 648.
66. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
67. 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.
68. 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.
69. 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.

**MATERIALS FOR THE RESEARCH OF THE HELMINTH COMMUNITY OF THE MARSH FROG
PELOPHYLAX RIDIBUNDUS (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA: ANURA)
IN THE BOLSHAYA GLUSHITSA RIVER BASIN (SAMARA REGION)**

© 2025 I.V. Chikhlyayev

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

The results of an ecological analysis of the composition and structure of the helminth community of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) from the Bolshaya Glushitsa River basin in the steppe natural and climatic zone of the Samara Region are presented. In 2007, a total of 36 amphibian specimens from two populations were examined using a complete helminthological dissection. Fifteen helminth species of two classes were found: Trematoda (13) and Chromadorea (2). The composition of helminths is typical for this host in the conditions of the central zone of the European part of Russia, but is depleted in the number of species; the «core» of the helminth fauna is formed by 8 trematode species. The structure of the helminth community is complex or simplified; in the latter case, due to the reduction of the group of autogenous geohelminths. Infestation with most helminth species is low/not high; 3 trematode species (*Opisthioglyphe ranae*, *Prostotocus confusus*, and *Codonocephalus urniger*, etc.) strongly predominate in numbers, accounting for 83.62% of the total helminth abundance. The parameters of host infestation with the trematode *Opisthioglyphe ranae* determine the «riverine» nature of the helminth community, similar to that in the river basins of the Samara Region. Negative trends in the helminth community are associated with the unfavorable external conditions of the steppe natural and climatic zone for the marsh frog and its helminths.

Key words: helminth community, trematodes, nematodes, *Pelophylax ridibundus*, Bolshaya Glushitsa River basin, Samara region.

DOI: 10.37313/1990-5378-2025-27-4(2)-289-302

EDN: PHNLSR

REFERENCES

1. Badmayeva, V.I. Biotopicheskoye raspredeleniye i kolichestvennyy uchet ozernoy lyagushki Iki-Burul'skogo rayona Kalmytskoy ASSR / V.I. Badmayeva, G.N. Marmakova // Fauna i ekologiya nekotorykh vidov bespozvonochnykh i pozvonochnykh zhivotnykh Predkavkaz'ya. – Krasnodar, 1990. – S. 43 – 47.
2. Bakanov, A.I. Kolichestvennaya otsenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvakh / A.I. Bakanov. – Borok, 1987. – 64 s. – Dep. v VINITI 08.12.87, №8593–V87.
3. Bykhovskaya-Pavlovskaya, I.Ye. Parazitologicheskoye issledovaniye ryb. Metody parazitologicheskikh issledovaniy / I.Ye. Bykhovskaya-Pavlovskaya. – Leningrad: Nauka, 1969. – 108 s.
4. Bykhovskaya-Pavlovskaya I.Ye. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu / I.Ye. Bykhovskaya-Pavlovskaya. – Leningrad: Nauka, 1985. – 121 s.
5. Dobrovol'skiy, A.A. Zhiznennyi tsikl *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovol'skiy // Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. – 1969. – № 21. – S. 28 – 38.
6. Dobrovol'skiy, A.A. Zhiznennyi tsikl *Pneumonoecus asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) / A.A. Dobrovol'skiy // Materialy nauchnoy konferentsii Vsesoyuznogo obshchestva gel'mintologov (VOG). Chast' 4. – M.: Izdatel'stvo AN SSSR, 1965a. – S. 59 – 64.
7. Dobrovol'skiy, A.A. Nekotoryye dannyye o zhiznennom tsikle sosal'shchika *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovol'skiy // Helminthologia. – 1965b. – V. 3. – P. 205 – 221.
8. Dunin, P.M. Prostranstvennoye raspredeleniye paukov (Arachnida, Aranei) v poyme maloy reki Bol'shaya Glushitsa (Samarskaya oblast') // Samarskaya Luka: Byulleten'. – 2005. – № 16. – S. 246 – 254.
9. Zakharov, A.S. Rel'yef / A.S. Zakharov // Priroda Kuybyshevskoy oblasti. – Kuybyshev: Kuybyshevskoye knizhnoye izdatel'stvo, 1990. – S. 45 – 75.
10. «Zelenaya kniga» Povolzh'ya: Okhranyayemye prirodnyye territorii Samarskoy oblasti / A.S. Zakharov, M.S. Gorelov. – Samara: Samarskoye knizhnoye izdatel'stvo, 1995. – 350 s.
11. Katalog pamyatnikov prirody Kuybyshevskoy oblasti / A.S. Zakharov. – Kuybyshev, 1986. – 77 s.
12. Kirillov, A.A. Gel'mintofauna nizshikh nazemnykh pozvonochnykh (Amphibia, Reptilia) poymy r. Sok / A.A. Kirillov, I.V. Chikhlyayev // Osobennosti presnovodnykh ekosistem malyykh rek Volzhskogo basseyna / G.S. Rozenberg, T.D. Zinchenko. – Tol'yatti: Cassandra, 2011. – S. 178 – 184.
13. Kosareva, N.A. Materialy po ekologii ozernoy lyagushki v Volgogradskoy oblasti / N.A. Kosareva // Voprosy morfologii, ekologii i parazitologii zhivotnykh. – Volgograd, 1970. – S. 50 – 56.
14. Kuzovenko, A.Ye. Amfibii malyykh rek Srednego Povolzh'ya: vidovoy sostav, ocenka chislennosti i sostoyanie ohrany / A.Ye. Kuzovenko, Zh.A. Bayazyan, A.I. Fajzulín // Ekologiya malyykh rek v XXI veke: bioraznoobrazie, global'nye izmeneniya i vosstanovlenie ekosistem: Tezisy dokladov Vserossiyskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. – Tol'yatti: Cassandra, 2011. – S. 96.
15. Kuz'min, S.L. Zemnovodnye byvshego SSSR (2-e izd.) / S.L. Kuz'min. – Moscow: Tovariščestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2012. – 370 s.
16. Lada, G.A. Materialy po pitaniyu i gel'mintofaune ozernoy lyagushki *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) v Tambovskoy oblasti / G.A. Lada, M.V. Pyatova, Ye.A. Ravkovskaya, S.A. Alpatskiy, T.M. Dobychina, Ye.A. Zhmyreva, V.N. Kozhevnikova, I.A. Nekrylova // Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta. – 2017. – T. 22. Vyp. 1. – S. 81 – 91. DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-1-81-91
17. Megarran, E. Ekologicheskoye raznoobrazie i yego izmereniye / E. Megarran. – M.: Mir, 1992. – 181 s.
18. Osobo okhranyayemye prirodnyye territorii regional'nogo znacheniya Samarskoy oblasti: Materialy Gosudarstvennogo kadastra / A.S. Pazhenkov. – Samara: «Ofort», 2013. – 502 s.
19. Pigulevskiy, S.V. Semeystvo Gorgoderidae Looss, 1901. CHast' pervaya / S.V. Pigulevskiy // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 7 / K.I. Skryabin. – Moscow–Leningrad: Izdatel'stvo AN SSSR, 1952. – S. 605 – 760.
20. Ryzhikov, K.M. Gel'minty amfibiyy fauny SSSR / K.M. Ryzhikov, V.P. Sharpilo, N.N. Shevchenko. – Moscow: Nauka, 1980. – 279 s.
21. Savinov, V.A. Nekotoryye novyye eksperimental'nyye dannyye o rezervuarnom parazitizme u nematod / V.A. Savinov // Materialy k nauchnoy konferentsii Vsesoyuznogo obshchestva gel'mintologov (VOG). CH. 2. – Moscow: Izdatel'stvo AN SSSR, 1963. – S. 73 – 75.
22. Skryabin, K.I. Metod polnykh gel'mintologicheskikh vskrytiy pozvonochnykh, vkluchaya cheloveka / K.I. Skryabin. – Moscow: Izdatel'stvo MGU, 1928. – 45 s.
23. Skryabin, K.I. Nadsemeystvo Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / K.I. Skryabin, D.N. Antipin // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 20 / K.I. Skryabin. – Moscow: Nauka, 1962. – S. 49 – 166.
24. Skryabin, K.I. Podotryad Paramphistomatata (Sizdat, 1936) Skryabin et Schulz, 1937 / K.I. Skryabin // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 3 / K.I. Skryabin. – Moscow: Nauka, 1949. – 624 s.
25. Sudarikov, V.Ye. Metatserkarii trematod – parazity presnovodnykh gidrobiontov Tsentral'noy Rossii / V.Ye. Sudarikov, A.A. Shigin, YU.V. Kurochkin, V.V. Lomakin, R.P. Sten'ko, N.I. Yurlova // Metatserkarii trematod – parazity gidrobiontov Rossii. T. 1. – Moscow: Nauka, 2002. – 298 s.
26. Sudarikov, V.Ye. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' pervaya / V.Ye. Sudarikov // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 16 / K.I. Skryabin. – Moscow: Izdatel'stvo AN SSSR, 1959. – S. 219 – 631.
27. Sudarikov, V.Ye. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' vtoraya / V.Ye. Sudarikov // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 17 / K.I. Skryabin. – Moscow: Izdatel'stvo AN SSSR, 1960. – S. 157 – 533.

28. Sudarikov, V.Ye. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' pyataya. A. Metatserkarii / V.Ye. Sudarikov // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 24 / K.I. Skryabin. – Moscow: Nauka, 1971. – S. 69 – 272.
29. Sudarikov, V.Ye. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' pyataya. B. Metatserkarii i mezotserkarii / V.Ye. Sudarikov // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 25 / K.I. Skryabin. – Moscow: Nauka, 1974. – S. 27 – 244.
30. Sudarikov, V.Ye. Trematoda *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) i yeye zhiznennyy tsikl v usloviyakh del'ty Volgi / V.Ye. Sudarikov, V.V. Lomakin, N.N. Semenova // Gel'minty zhivotnykh: Trudy Gel'mintologicheskoy laboratorii AN SSSR (GELAN). T. 38. – Moscow: Nauka, 1991. – S. 142 – 147.
31. Tarasova, N.G. Al'goflora planktona oz. Solonoye-3 (Bol'shechernigovskiy r-n, Samarskaya obl.) / N.G. Tarasova // Fitoraznoobrazie Vostochnoy Yevropy. – 2009. – № 7. – S. 206 – 211.
32. Fayzulin, A.I. Amfibii Samarskoy oblasti / A.I. Fayzulin, I.V. CHikhlyayev, A.Ye. Kuzovenko. – Tol'yatti: Cassandra, 2013. – 140 s.
33. KHotenovskiy, I.A. Semeystvo Pleurogenidae Looss, 1899 / I.A. KHotenovskiy // Trematody zhivotnykh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 23 / K.I. Skryabin. – Moscow: Nauka, 1970. – S. 139 – 306.
34. CHikhlyayev, I.V. Gel'mintofauna beskhvostykh zemnovodnykh (Amphibia: Anura) basseyna reki Usa (Samarskaya oblast') / I.V. CHikhlyayev, A.I. Fayzulin // Izvestiya Samarskogo Nauchnogo tsentra RAN. – 2023. – T. 25. № 5. – S. 88 – 98. DOI: 10.37313/1990-5378-2023-25-5-88-98
35. CHikhlyayev, I.V. Materialy k gel'mintofaune zelenoy zhaby *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Amphibia: Anura) v Samarskoy oblasti / I.V. CHikhlyayev // Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. – 2014. – T. 23. № 2. – S. 185 – 190.
36. CHikhlyayev, I.V. Materialy k gel'mintofaune ozernoy lyagushki *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura) v bassejne reki Bol'shoy Cheremshan (Samarskaya oblast') / I.V. CHikhlyayev // Izvestiya Samarskogo Nauchnogo tsentra RAN. – 2024. – T. 26. № 5. – S. 57–67. DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-57-67
37. CHikhlyayev, I.V. Materialy k gel'mintofaune ozernoy lyagushki *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) v Natsional'nom parke «Buzulukskiy bor» (Orenburgskaya oblast') / I.V. CHikhlyayev, A.I. Fayzulin // Sovremennyye problemy parazitologii i ekologii. Chteniya, posvyashchennyye pamyati S.S. Shul'mana. – Tol'yatti: Poliar, 2018. – S. 307 – 315.
38. CHikhlyayev, I.V. O gel'mintakh ozernoy lyagushki *Rana ridibunda* Pallas, 1771 v Kalmykii / I.V. CHikhlyayev // Aktual'nyye problemy gerpetologii i toksinologii. Vyp. 10. – Tol'yatti: IEVB RAN, 2007. – S. 185 – 189.
39. CHikhlyayev, I.V. O gel'mintakh ozernoy lyagushki *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Amphibia: Anura) v Ryazanskoy oblasti / I.V. CHikhlyayev // Bioraznoobrazie parazitov: Trudy Tsentra parazitologii Instituta problem ekologii i evolyutsii RAN. T. 50. – Moscow: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2018. – S. 268 – 270.
40. SHaronova, I.V. Botaniko-zoologicheskiye issledovaniya na territorii Samarskoy oblasti, v tom chisle materialy o rasprostraneni vidov zhivotnykh i rasteniy, vnesennykh v regional'nyu Krasnyu knigu. Soobshcheniye 1. Alekseyevskiy, Bol'sheglushitskiy, Bol'shechernigovskiy, Borskiy i Yelkhovskiy rayony Samarskoy oblasti / I.V. SHaronova, A.S. Kurochkin // Samarskaya Luka: problemy regional'noy i global'noy ekologii. – 2015. – T. 24. № 1. – S. 38 – 97.
41. SHarpilo, V.P. Paraziticheskiye chervi presmykayushchikhsya fauny SSSR / V.P. SHarpilo. – Kiyev: Naukova dumka, 1976. – 286 s.
42. SHEvchenko, N.N. O zhiznennom tsikle trematody amfibiyy *Prostotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 / N.N. SHEvchenko, G.I. Vergun // Helminthologia. – 1961. – Vyp. 3(1-4). – S. 294 – 298.
43. SHCHerbak, N.N. Zemnovodnyye i presmykayushchiyesya Kryma. Herpetologia taurica / N.N. SHCHerbak. – Kiyev: Naukova dumka, 1966. – 239 s.
44. 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.
45. Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. Ecological analysis and biodiversity of the helminth community of the pool frog *Pelophylax lessonae* (Amphibia: Anura) from floodplain and forest water bodies // Diversity. 2022. 14(4). 247. <https://doi.org/10.3390/d14040247>
46. Dujsebayaeva T.N., Ivanov A.Yu., Kaptyonkina A.G., Ualiyeva D.A., Krainyuk V.N., Cherednichenko A.V., Khromov V.A. The marsh frogs (*Pelophylax ridibundus* complex) in Central Kazakhstan: expansion and retreat // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2021. Vol. 6(3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2021-3-3>
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. Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. 2001. Vol. 4(1). 9 p.
53. Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I.: Rhabditida und Ascaridida // Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin. 1975. Vol. 62. 256 p.

54. Hendrikx 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.
55. 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
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. León-Règagnon V., Brooks D.R. Molecular phylogeny of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchiidae), with emphasis on North American species // Journal of Parasitology. 2003. Vol. 89. P. 1206 – 1211. <https://doi.org/10.1645/GE-95R>
59. León-Règagnon V., Topan J. Taxonomic revision of species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchioidea), with molecular phylogenetic analysis and the description of three new species from Mexico // Zootaxa. 2018. Vol. 4526 (3). P. 251 – 302. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4526.3.1>
60. Milto K.D. Amphibian breeds in the Baltic Sea // Russian Journal of Herpetology. 2008. Vol. 15(1). P. 8 – 10.
61. 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. Purkyne, 1975. Vol. 2(5). P. 61 – 76.
62. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Olss. // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
63. Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819): Strigeidae // Acta Parasitologica Polonica. 1964. Vol. 12. P. 283 – 296.
64. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrunk) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic. 1967. Vol. 94. P. 1 – 67.
65. Schaafe M. Infektionsmodus und Infektionsweg 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. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
67. 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.
68. 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.
69. 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.