

УДК 595.1 : 597.8 (470.44)

ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (AMPHIBIA: ANURA) В РЕСПУБЛИКЕ МАРИЙ ЭЛ

© 2024 И.В. Чихляев¹, А.И. Файзулин¹, А.О. Свинин²

¹Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, Россия

²Тюменский государственный университет,
Институт экологической и сельскохозяйственной биологии (Х-БИО), г. Тюмень, Россия

Статья поступила в редакцию 17.09.2024

Впервые представлены результаты экологического анализа сообщества гельминтов озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) из биоценозов на территории Республики Марий Эл. В 2015 г. методом полного гельминтологического вскрытия исследовано 35 экз. земноводных из двух (городской и природной) популяций. Зарегистрировано 18 видов гельминтов двух классов: Trematoda (16) и Chromadorea (2). Состав гельминтов и структура их сообщества типичны для данного хозяина в условиях средней полосы Европейской части России, но различаются между популяциями; зараженность отдельными видами варьирует. Выявленные различия указывают на определенную степень антропогенного воздействия для земноводных городской популяции. Однако, сложная структура сообщества гельминтов позволяет говорить лишь о слабой степени трансформации лесопарковой экосистемы г. Йошкар-Олы. Близкие значения индексов видового разнообразия на фоне отсутствия их достоверной значимости утверждают, что различия в зараженности озерных лягушек городской и природной популяций не носят ярко выраженного характера.

Ключевые слова: гельминты, трематоды, нематоды, *Pelophylax ridibundus*, Республика Марий Эл, Йошкар-Ола.

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-46-56

EDN: VLWECQ

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 паразитарной инвазии имеет немаловажное значение при изучении биологии и экологии земноводных, так как привносит много дополнительной информации для полноты исследования. Например, состав биогельминтов позволяет уточнить спектр питания хозяина, а зараженность геогельминтами – понять образ его жизни. О хищниках, поедающих амфибий, можно судить по составу и типу личиночных стадий гельминтов; степень антропогенного воздействия на популяцию хозяина отражает структура и биоразнообразие сообщества его гельминтов.

В связи с распространением исследований по теме биологического разнообразия (в том числе молекулярно-генетических), отечественными герпетологами и паразитологами с начала века проводится инвентаризация фауны амфибий и их гельминтов на территории отдельных регионов Волжского бассейна. Однако некоторые из них и по сей день остаются изученными явно недостаточно в этом отношении.

Еще недавно на территории Республики Марий Эл по разным данным отмечалось 11 видов бесхвостых и хвостатых амфибий: озерная, прудовая, остромордая и травяная лягушки, обыкновенная (серая) и зеленая жабы, обыкновенная чесночница (ныне – «восточная» форма отнесена к виду – чесночница Палласа), краснобрюхая жерлянка, обыкновенный и гребенчатый тритоны, сибирский углозуб [4, 8]. Из них два вида (серая жаба и сибирский углозуб) имеют охранный статус и занесены в Красную книгу Марий Эл [10]. За последнее десятилетие список амфибий пополнил еще один вид гибридогенного комплекса зеленых лягушек – *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758), или съедобная лягушка, существование которой на

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

Файзулин Александр Ильдусович, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории зоологии и паразитологии. E-mail: labvolga@yandex.ru

Свинин Антон Олегович, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией экологической генетики и метагеномики. E-mail: ranaesc@gmail.com

территории республики подтверждено методом проточной ДНК-цитометрии [13, 17-20, 29].

Паразитологические исследования земноводных на территории Республики Марий Эл до 2015 года не проводились, что только обуславливает их необходимость и актуальность в настоящем и будущем. Единственная опубликованная по данной тематике работа посвящена инвентаризации состава гельминтофауны гибридного вида амфибий – съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в границах Среднего Поволжья [32].

Цель работы – экологический анализ видового состава гельминтофауны, структуры сообщества гельминтов, степени их видового разнообразия и инвазии ими озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) из популяций, населяющих территорию Республики Марий Эл.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили 35 экз. озерных лягушек, отловленных в июне 2015 г., из биоценозов в окрестностях г. Йошкар-Ола и д. Чодраял Карамасского с/п Волжского р-на Республики Марий Эл (рис. 1).

Локалитет №1. Лесопарк «Сосновая Роща»: охраняемая зеленая зона (ООПТ местного значения) площадью 342,32 га, популярное место отдыха городского населения Йошкар-Олы. Располагается на левом берегу р. Малая Кокшага и примыкает к юго-восточным кварталам заречной части города. На территории парка произрастает смешанный лес (сосна, ель, дуб, липа,

береза) с отдельными деревьями-долгожителями. На стыке леса и реки расположена подковообразной формы старица, общей протяженностью по кругу около 500 м и шириной до 25 м. Этот водоем (N 56.617727, E 47.928787) является местом обитания и нереста озерной лягушки.

Локалитет №2. Озеро без названия: водоем 8-образной формы в пойме р. Пезмучаш (N 56.154567, E 48.855043), соединенный с ней искусственно прорытым каналом. Протяженность береговой линии около 700 м. С запада и юга окружено участком смешанного леса (ель, ольха, липа, лещина); с севера – луговым разнотравьем; с востока – пахотными землями. По берегу произрастают рогоз, тростник и осоки, частуха подорожниковая, сусак зонтичный; в воде – густые заросли элодеи, водокрас лягушачий, ряска. Вода стоячая и хорошо прогреваемая, что вызывает летом бурное цветение харовых водорослей и гибель гидробионтов от недостатка кислорода и теплового шока. Место обитания и нереста озерной и прудовой лягушек. Водоем находится в окружении проселочных дорог и подвергается выгулу домашней водоплавающей птицы и выпасу скота.

Озерных лягушек препарировали по методу полного гельминтологического вскрытия позвоночных [21] после предварительного усыпления в парах диэтилового эфира. Сбор, фиксацию и обработку гельминтологического материала проводили, руководствуясь общепринятой методикой паразитологических исследований [3]. Определение видов гельминтов выполнено по монографиям К.М. Рыжикова с соавт. [16] и В.Е.



Рис. 1. Карта мест отлова озерных лягушек в Республике Марий Эл. Условные обозначения: 1 – г. Йошкар-Ола, 2 – д. Чодраял

Сударикова с соавт. [28] в лаборатории популяционной экологии ИЭВБ РАН (г. Тольятти, Россия) в 2015 г. При интерпретации данных учитывались последние сведения по систематике трематод [43, 45, 46, 52-54] и нематод [42].

В первичном анализе зараженности амфибий гельминтами приводятся классические в паразитологии показатели: экстенсивность (ЭИ, %) и интенсивность (ИИ, min-max, экз.) инвазии, индекс обилия (ИО, экз.) паразитов [35]. Степень доминирования видов в сообществе определяли с применением индекса Ковнацко-го: 100-10 – доминанты, 10-1 – субдоминанты и 1-0.001 – адоминанты [1]. Для оценки видового разнообразия использовали индекс Шеннона (H'); для характеристики равномерности (выравнивания) – индекс Симпсона ($1-D$) [12]. При расчете индекса Шеннона (H') использовали натуральный логарифм (\ln) и учитывали только взрослые стадии гельминтов, так как личиночные имеют свойство накапливаться в организме хозяина. Сходство видового состава гельминтов определяли с помощью коэффициента Жаккара (C_j) [12]. Попарное сравнение зараженности амфибий из разных биоценозов и значимость различий оценивали с помощью критерия Манна-Уитни (U). В роли дескриптора использовали общее количество особей всех видов гельмин-

тов в одной особи хозяина (в биоразнообразии – «обилие»). Различия считались значимыми при $p < 0.05$. Статистическая обработка количественных данных выполнена в пакете программ Microsoft Excel 2016.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего у озерной лягушки в исследованных биоценозах Республики Мари Эл найдено 18 видов гельминтов из 15 родов, 10 семейств, 4 отрядов и двух классов: Trematoda – 16 (в том числе 3 вида на стадии метацеркарий) и Chromadorea – 2. Ниже представлен список полных видовых названий гельминтов, а также таблица с указанием значений индексов инвазии (табл. 1).

TREMATODA: *Gorgodera asiatica* Pigulevsky, 1945, *G. microovata* Fuhrmann, 1924, *G. pagenstecheri* Sinitzin, 1905, *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876), *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819), *H. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), mtc., *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791), *Brandesia turgida* (Brandes, 1888), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760), *Strigea strigis* (Schrank, 1788), mtc., *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803), mtc.;

Таблица 1. Гельминты озерной лягушки *Pelophylax ridibundus* в Республике Марий Эл

Виды гельминтов	г. Йошкар-Ола	д. Чодраял
<i>Gorgodera asiatica</i>	12.50±8.27 (4-5) 0.56±0.39	10.53±7.04 (1-3) 0.21±0.16
<i>Gorgodera pagenstecheri</i>	37.50±12.10 (5-10) 3.00±1.03	5.26±5.12 (1) 0.05±0.05
<i>Gorgodera microovata</i>	25.00±10.83 (1-4) 0.63±0.31	-
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	18.75±9.76 (1-4) 0.44±0.27	63.16±11.06 (1-26) 5.63±1.85
<i>Haematoloechus variegatus</i>	62.50±12.10 (1-17) 4.19±1.50	26.32±10.10 (1-29) 2.26±1.55
<i>Haematoloechus asper</i>	-	21.05±9.35 (1-13) 1.47±0.90
<i>Skrjabinoeces similis</i>	12.50±8.27 (2-3) 0.31±0.22	52.63±11.45 (1-3) 0.74±0.21
<i>Brandesia turgida</i>	6.25±6.05 (1) 0.06±0.06	5.26±5.12 (4) 0.21±0.21
<i>Prosotocus confusus</i>	56.25±12.40 (3-68) 8.56±4.21	73.68±10.10 (1-53) 11.47±3.24
<i>Pleurogenes claviger</i>	62.50±12.10 (1-55) 10.13±4.19	5.26±5.12 (5) 0.26±0.26
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	50.00±12.50 (3-23) 6.19±2.15	89.47±7.04 (1-357) 54.16±24.71
<i>Pleurogenoides medians</i>	50.00±12.50 (1-1270) 95.25±78.81	36.84±11.06 (1-10) 1.47±0.69
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	75.00±10.83 (1-42) 6.81±2.80	68.42±10.66 (1-35) 5.79±1.99
<i>Paralepoderma cloacicola</i> , mtc.	31.25±11.59 (1-24) 3.63±1.93	57.89±11.32 (1-42) 5.58±2.35
<i>Strigea strigis</i> , mtc.	6.25±6.05 (1) 0.06±0.06	-
<i>Tylodelphys excavata</i> , mtc.	6.25±6.05 (4) 0.25±0.25	26.32±10.10 (30-196) 30.42±13.90
<i>Cosmocerca ornata</i>	6.25±6.05 (1) 0.06±0.06	-
<i>Icosiella neglecta</i>	56.25±12.40 (1-16) 3.50±1.29	57.89±11.32 (1-8) 2.11±0.61
Всего видов	17[3]	16[2]
Трематоды	15[3]	15[2]
Нематоды	2	1
Исследовано (n), экз.	16	19

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

CHROMADOREA: *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Icosiella neglecta* (Diesing, 1851).

Значительное число видов (15) гельминтов в качестве мест локализации используют внутренние полостные органы: желудочно-кишечный тракт (7), мочевого пузыря (4), легкие (3), а также спинно-мозговой канал (1). Некоторые (3) паразитируют в мускулатуре языка, конечностей (2) и на серозной оболочке внутренних органов (1).

Для 13 видов трематод и нематод на взрослой стадии развития озерные лягушки служат окончательными хозяевами; для 3 видов трематод (*Paralepoderma cloacicola*, *Strigea strigis* и *Tylodelphys excavata*) на стадии метацеркарий – дополнительными (метацеркарными) и/или резервуарными (паратеническими) хозяевами. Еще 2 вида трематод (*Gorgoderina vitelliloba*, *Opisthioglyphe ranae*) развиваются, сочетая личиночную (метацеркарий) и взрослую (марита) стадии развития в разных особях земноводных. Такие паразиты характеризуют последних как амфиксенических хозяев, заражающихся посредством каннибализма.

Судя по степени гостальной специфичности, большинство, т.е. 11 видов гельминтов, относятся к числу широко специфичных и полигостальных паразитов бесхвостых амфибий. Остальные 7 видов (*Gorgoderina asiatica*, *G. microovata*, *G. pagenstecheri*, *Haematoloechus asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Brandesia turgida*, *Icosiella neglecta*) представляются специфичными и олигостальными только для семейства лягушек Ranidae Rafinesque, 1814. Узко специфичных и моногостальных паразитов, паразитирующих исключительно у особей исследуемого вида хозяев, не найдено.

С точки зрения биологии развития и особенностей экологии преобладают паразиты с триксенным жизненным циклом, которыми являются 14 видов трематод. Также имеются 2 вида гельминтов (*Diplodiscus subclavatus*, *Icosiella neglecta*) с диксенным и по 1 виду трематод (*Strigea strigis*), и нематод (*Cosmocerca ornata*) с тетраксенным и моноксенным циклами развития, соответственно.

Согласно географическому распространению только 2 вида трематод (*Haematoloechus asper*, *Tylodelphys excavata*) относятся к числу европейских и еще 1 (*Pleurogenes claviger*) является космополитом. Большинство же, т.е. 15 видов гельминтов, зарегистрированы на территории Палеарктики.

Состав гельминтов в исследованных биоценозах Республики Марий Эл традиционен для данного хозяина в условиях средней полосы Европейской части России. Главенствующая роль при формировании гельминтофауны принадлежит трематодам, которые значительно пре-

обладают по числу видов. Нематод – классическое меньшинство. Подобная пропорция есть следствие активного полуводного образа жизни озерной лягушки в открытых пойменных гидробиоценозах. Структура сообщества гельминтов носит сложный характер и включает четыре группы видов, различающиеся по комбинации стадий развития (биологии) и способов заражения (экологии).

Группа №1: взрослые стадии (мариты) трематод, которые передаются по трофическим связям и используют амфибий в качестве окончательных хозяев. Все они паразитируют в полостных внутренних органах (ЖКТ, легкие, мочевого пузыря). В группу входит 13 видов трематод, каждый из которых имеет собственный комплекс дополнительных (метацеркарных) хозяев. Так, виды *Gorgoderina asiatica*, *G. pagenstecheri*, *Haematoloechus asper*, *Skrjabinoeces similis* и, вероятно, *Gorgoderina microovata* заражают амфибий через личинок и имаго стрекоз [6, 14, 37]. Для трематод *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и, вероятно, *Brandesia turgida* сходную роль играют жуки, ручейники, поденки, вислоккрылки, бокоплавывы и равноногие ракообразные [30, 34, 39, 47]; для *Haematoloechus variegatus* – двукрылые [23, 51]. Инвазия видом *Opisthioglyphe ranae* связано с потреблением брюхоногих моллюсков, а также головастиков и сеголетков собственного (каннибализм) и/или других (хищничество) видов амфибий [7, 41]. Посредством каннибализма передается также и *Gorgoderina vitelliloba* [9, 15]. Заражение озерных лягушек трематодой *Diplodiscus subclavatus* происходит при случайном проглатывании с водой, илом и/или пищей инцистированных инвазионных адолескариев, покоящихся на дне водоема, раковинах моллюсков или на эпидермисе амфибий [22, 40].

Группа №2: личиночные стадии (метацеркарии) трематод, для которых земноводные являются дополнительными (метацеркарными) и/или резервуарными (паратеническими) хозяевами. Таковых всего 3 вида, каждый из которых обладает видоспецифичной локализацией: мускулатура горла и языка (*Paralepoderma cloacicola*, mtc.), спинно-мозговой канал (*Tylodelphys excavata*, mtc.), серозные покровы легких (*Strigea strigis*, mtc.). Заражение первыми двумя видами (с триксенным циклом развития) происходит посредством активного (перкутанного, перорального) проникновения церкарий. Инвазия последним (с тетраксенным циклом развития) обусловлено хищничеством и/или каннибализмом в отношении молодежи земноводных, т.е. вставочных (интеркалярных) хозяев нижестоящего трофического уровня, зараженных мезоцеркариями паразита. Все они далее в теле земноводных не развиваются и инцисти-

руются (за исключением *Tylodelphys excavata*, mtc.) в ожидании попадания в организм окончательного хозяина вышестоящего трофического уровня. Для *Paralepoderma cloacicola* эту роль играют ужи [5, 33, 38]; для *Strigea strigis* – совы [25, 26, 48, 49]; для *Tylodelphys excavata* – цапли [27]. Отметим, что в заражении сов стригеидами принимает участие широкий ряд резервуарных (паратенических) хозяев (лягушки, змеи, грызуны, насекомоядные и куньи млекопитающие) нижележащего трофического уровня.

Группа №3: взрослые стадии нематод с прямым циклом развития (геогельминты), для которых амфибии служат единственными хозяевами. Представлена видом *Cosmocerca ornata*, паразитирующим в задней части тонкого кишечника и прямой кишке. Заражение им лягушек происходит в результате пассивного перорального переноса при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками в воде [44].

Группа №4: взрослые стадии нематод, развивающиеся со сменой хозяев (нематоды-биогельминты). Включает вид *Icosiella neglecta*, что паразитирует в мускулатуре горла, языка и конечностей. Промежуточные хозяева паразита – мокрецы вида *Forcipomyia velox* (Winnertz, 1852) из группы кровососущих двукрылых семейства Ceratopogonidae [24, 36]; окончательные – зеленые и бурые лягушки [31]. Заражаются амфибии при попадании в кровь инвазионных личинок во время кормления на них мокрецов [36]. Особенности локализации, перкутантный способ инвазии и наличие промежуточных хозяев сближает ее со второй группой гельминтов, если бы не кардинальные отличия. С одной стороны, личинки нематоды проникают в организм озерных лягушек из ротового аппарата насекомого-переносчика через рану от укуса, а не самостоятельно из воды [50]. С другой, что более значимо, ее инвазионные личинки не останавливаются в развитии, как у трематод, а продолжают развиваться в мускулатуре окончательного хозяина, где и завершают жизненный цикл [36].

У земноводных из городской (речной) популяции обнаружено 17 видов гельминтов: трематод – 15 (3 вида на стадии метацеркарий) и нематод – 2 (табл. 1). Общая зараженность составляет 100%; общий индекс обилия – 142.56 экз. У амфибий из деревенской (озерной) популяции отмечено 15 видов гельминтов: трематод – 14 (2 вида на стадии метацеркарий) и нематод – 1 (табл. 1). Общая зараженность также достигает 100%; общий индекс обилия чуть ниже – 121.30 экз. Состав гельминтов озерной лягушки в исследованных популяциях обладает высокой долей сходства. Из 18 видов 14 (трематод – 13, нематод – 1) являются общими и представляют собой основу или т.н. «ядро» гельминтофауны данного хозяина на территории Республики

Мари Эл. Доля общих видов гельминтов (размер «ядра») достигает от 82.35% от состава гельминтофауны в городе до 93.33% – в деревне (индекс Жаккара $C_j = 0.78$). Часть видов, например, трематоды *Gorgoderina microovata*, *Strigea strigis*, mtc. и нематода *Cosmocerca ornata* отмечены только у лягушек в окрестностях г. Йошкар-Ола; трематода *Haematoloechus asper* – исключительно близ д. Чодраял (табл. 1).

Зараженность озерной лягушки отдельными видами гельминтов в разных популяциях заметно варьирует. Амфибий городской (речной) популяции отличает рост экстенсивности инвазии и индекса обилия видами *Gorgoderina pagenstecheri* (37.50%; 3.00 экз.), *G. microovata* (25.00%; 0.63 экз.), *Haematoloechus variegatus* (62.50%; 4.19 экз.), *Pleurogenes claviger* (62.50%; 10.13 экз.) и *Pleurogenoides medians* (50.00%; 92.25 экз.) (табл. 1). Это указывает на активное потребление озерной лягушкой в черте города реофильной фауны беспозвоночной (стрекоз, жуков, ручейников, двукрылых, ракообразных). Зараженность трематодами *Gorgoderina vitelliloba* (63.16%; 5.63 экз.), *Haematoloechus asper* (21.05%; 1.47 экз.), *Skrjabinoeces similis* (52.63%; 0.74 экз.), *Protocus confusus* (73.68%; 11.47 экз.), *Opisthioglyphe ranae* (89.47%; 54.16 экз.), *Paralepoderma cloacicola*, mtc. (57.89%; 5.58 экз.) и *Tylodelphys excavata*, mtc. (26.32%; 30.42 экз.) выше у лягушек деревенской (озерной) популяции (табл. 1). Для одних видов это связано с расширением роли каннибализма в питании озерных лягушек в стоячих водоемах; для других – высокой численностью окончательных хозяев (ужей, цапель и поганок) в природных биоценозах. Уровень инвазии остальными видами гельминтов примерно одинаков у амфибий обоих локалитетов (табл. 1).

Попарное сравнение значений обилия, или общей численности, по всему комплексу видов гельминтов на основе критерия Манна-Уитни подтвердило определенные различия в зараженности озерной лягушки из разных биоценозов ($U = 131.5$). Однако значимость их статистически недостоверна ($p = 0.5077$). На грани достоверности только еще более слабая разница в инвазии личиночными стадиями (метацеркариями) трематод ($U = 91.0$; $p = 0.0367$). И наоборот, наиболее заметные различия в зараженности земноводных взрослыми стадиями (маритами) трематод ($U = 151.5$; $p = 1$) и нематодами ($U = 142.5$; $p = 0.7557$) в отдельности, опять же не являются статистически значимыми.

Согласно индексу доминирования Ковнацкого, в сообществе гельминтов лягушек из городской популяции доминантом является только один вид – трематода *Pleurogenoides medians* (66.81). К субдоминантам относятся 8 видов трематод и нематод: *Pleurogenes claviger* (7.10), *Protocus confusus* (6.01), *Diplodiscus*

subclavatus (4.78), *Opisthioglyphe ranae* (4.38), *Haematoloechus variegatus* (2.94), *Icosiella neglecta* (2.46), *Paralepoderma cloacicola*, mtc. (2.54) и *Gorgoderina pagenstecheri* (2.10). Оставшиеся 8 видов гельминтов – адоминанты. В сообществе гельминтов амфибий деревенской популяции уже 2 вида трематод являются доминантами: *Opisthioglyphe ranae* (44.53) и *Tylodelphys excavata*, mtc. (25.01). К субдоминантам также принадлежат 8 видов трематод и нематод: *Prosotocus confusus* (9.43), *Diplodiscus subclavatus* (4.76), *Gorgoderina vitelliloba* (4.63), *Paralepoderma cloacicola*, mtc. (4.59), *Haematoloechus variegatus* (1.86), *Icosiella neglecta* (1.73), *Haematoloechus asper* и *Pleurogenoides medians* (по 1.21, соответственно). Еще 5 видов гельминтов относятся к адоминантам. Таким образом, в обеих популяциях озерной лягушки представлены все категории видов паразитов по степени доминирования: доминанты–субдоминанты–адоминанты. Доля отдельных видов в каждом биоценозе различна, количество и состав категорий также варьирует. Структуру сообщества гельминтов можно представить в виде следующей формулы: 1–8–8 в городской популяции и 2–8–5 – в деревенской. Очевидно, что доминантов больше в природном биоценозе (2 вида) и меньше – в урбоценозе (1). Субдоминанты в равной мере представлены в обеих популяциях (по 8 видов). Ситуация с адоминантами обратно пропорциональна таковой с доминантами (5 видов против 8, соответственно).

Несмотря на меньшее количество видов сообщество гельминтов озерной лягушки из деревенской (озерной) популяции отличается наибольшим видовым разнообразием, на что указывают более высокие значения индекса Шеннона ($H' = 1.32$). Это обусловлено большей выравненностью их сообщества (меньшей степенью отличий численности видов гельминтов между собой), что подтверждается и более высокими значениями индекса Симпсона ($1-D = 0.72$). Сообщество гельминтов городской (речной) популяции, напротив, оказалось наименее разнообразным и менее выровненным ($H' = 1.27$; $1-D = 0.54$). Причина в том, что отдельные виды гельминтов сильно доминируют над другими по численности, как например, трематода *Pleurogenoides medians* (табл. 1). Данное явление часто является характерным признаком сообществ гельминтов в урбоценозах [11].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, проведенное исследование позволило впервые охарактеризовать гельминтофауну озерной лягушки, как одного из фоновых видов амфибий, на территории Республики Марий Эл. Состав гельминтов и структура их сообщества

типичны для данного хозяина в границах Европейской части России. Очевидно, это можно объяснить близостью природных условий в республике с таковыми в других регионах средней полосы России, объединенных смежным географическим положением на Восточно-Европейской равнине под влиянием умеренно-континентального климата. И, как следствие, сильным сходством фауны беспозвоночных и позвоночных (в роли промежуточных, дополнительных и окончательных хозяев) в соседних биомах (смешанном и широколиственном лесах, лесостепи).

Состав гельминтов озерной лягушки в разных популяциях Республики Марий Эл, различающихся по характеру местообитания, логично отличается, а зараженность отдельными видами варьирует. Выявленные различия указывают на определенную степень антропогенного воздействия для озерных лягушек городской популяции. Однако, сложная структура сообщества гельминтов свидетельствует о слабой степени трансформации природной экосистемы лесопарка Йошкар-Олы. Близкие значения индексов видового разнообразия на фоне отсутствия достоверной значимости подтверждают, что различия в зараженности земноводных обеих популяций не носят ярко выраженного характера.

Отсутствие достоверности различий, вероятно, связано с двумя причинами. Во-первых, немаловажное значение имеет размер выборки: чем больше выборка, тем точнее и достовернее результаты статистического анализа. В данном случае размер выборки обеих популяций чуть выше минимальной (15 экз.), установленной для определения видового состава гельминтов [2]. Во-вторых, несомненно отразился тот факт, что популяция озерной лягушки «Сосновая Роща» оказалось не так сильно подвержена антропогенному прессу, как ожидалось, а скорее условно. Популяция «Чодраял», напротив, из-за близости населенного пункта, дорожно-транспортной и сельскохозяйственной нагрузки представляет собой не чистый «контроль», а лишь условный.

Полученные новые сведения расширяют представления о гельминтофауне земноводных Волжского бассейна и Европейской части России 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. Баканов, А.И. Количественная оценка доминирования в экологических сообществах / А.И. Баканов. – Борок, 1987. – 64 с. – Деп. в ВИНТИ 08.12.87, №8593-В87.
2. Быховская-Павловская, И.Е. Паразитологическое исследование рыб. Методы паразитологических исследований / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1969. – 108 с.
3. Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению / И.Е. Быховская-Павловская. – Л.: Наука, 1985. – 121 с.
4. Гаранин, В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края / В.И. Гаранин. – М.: Наука, 1983. – 176 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 *Pneumopoeses asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumopoesinae) / А.А. Добровольский // Материалы научной конференции Всесоюзного общества гельминтологов (ВОГ). Часть 4. – М.: Изд-во 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. Забиякин, В.А. Амфибии и рептилии заповедника «Большая Кокшага» / В.А. Забиякин // Состояние малых рек Республики Марий Эл: Межвузовский сборник. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 1997. – С. 26 – 27.
9. Калабеков, А.Л. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) / А.Л. Калабеков // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. – Орджоникидзе: Северо-Осетинский государственный университет, 1976. – С. 3 – 42.
10. Красная книга Республики Марий Эл. Редкие и исчезающие виды животных / Х.Ф. Балдаев. – Йошкар-Ола: Изд-во Марийского полиграфкомбината, 2002. – 164 с.
11. Лебединский, А.А. Некоторые особенности гельминтофауны травяной лягушки в связи с ее обитанием на урбанизированной территории / А.А. Лебединский // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев: Сборник научных трудов. – Горький: Горьковский государственный педагогический институт, 1983. – С. 30 – 36.
12. Мэгарран, Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – М.: Мир, 1992. – 181 с.
13. Павлов, А.В., Свинин, А.О., Литвинчук, С.Н., Забиякин, В.А. Аннотированный список амфибий и рептилий заповедника, отмеченных в период 2009–2013 гг. / А.В. Павлов, А.О. Свинин, С.Н. Литвинчук, В.А. Забиякин // Научные труды Государственного природного заповедника «Большая Кокшага». Вып. 6. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2013. – С. 216 – 232.
14. 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.: Изд-во АН СССР, 1952. – С. 605 – 760.
15. Пигулевский, С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Часть вторая / С.В. Пигулевский // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 8 / К.И. Скрябин. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – С. 251 – 615.
16. Рыжиков, К.М. Гельминты амфибий фауны СССР / К.М. Рыжиков, В.П. Шарпило, Н.Н. Шевченко. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
17. Свинин, А.О. Морфологическая характеристика популяций озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), обитающих в черте города Йошкар-Олы / А.О. Свинин // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии. – Йошкар-Ола: Марийский государственный университет, 2012. – С. 28 – 31.
18. Свинин, А.О. Распространение, типы популяционных систем и морфологическая изменчивость зеленых лягушек гибридогенного *Pelophylax esculentus* – комплекса на северо-востоке их ареалов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Томск, 2016. – 24 с.
19. Свинин, А.О. Распространение «западной» и «восточной» форм озерной лягушки, и их участие в образовании полуклональных гибридов *P. esculentus* в Республике Марий Эл / А.О. Свинин, А.Ю. Иванов, М.М. Закс, С.Н. Литвинчук, Л.Я. Боркин, Ю.М. Розанов, О.А. Ермаков // Современная герпетология. – 2015. – Т. 15. Вып. 3/4. – С. 120 – 129.
20. Свинин, А.О. Распространение и типы популяционных систем зеленых лягушек рода *Pelophylax* Fitzinger, 1843 в Республике Марий Эл / А.О. Свинин, С.Н. Литвинчук, Л.Я. Боркин, Ю.М. Розанов // Современная герпетология. – 2013. – Том 13. Вып. 3/4. – С. 137 – 147.
21. Скрябин, К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека / К.И. Скрябин. – М.: Изд-во МГУ, 1928. – 45 с.
22. 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.
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. Сонин, М.Д. Филяриаты животных и человека и вызываемые ими заболевания. Часть вторая. Диплотириеноидеи // Основы нематодологии. Т. 21 / К.И. Скрябин. – М.: Наука, 1968. – 392 с.
25. Судариков, В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Часть 1 // Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 16 / К.И. Скрябин. – М.: Изд-во АН СССР, 1959. – С. 219 – 631.
26. 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.
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.: Изд-во АН СССР, 1960. – С. 157 – 533.
28. Судариков, В.Е. Метациркулярии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В.Е. Судариков, А.А. Шигин, Ю.В. Курочкин, В.В. Ломакин, Р.П. Стенько, Н.И. Юрлова // Метациркулярии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. – М.: Наука, 2002. – 298 с.
 29. Файзулин, А.И. О распространении съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) на территории Волжского бассейна / А.И. Файзулин, Г.А. Лада, С.Н. Литвинчук, В.А. Корзинов, А.О. Свиинин, М.М. Закс, Ю.М. Розанов, А.Е. Кузовенко, Р.И. Замалетдинов, О.А. Ермаков // Вестник Тамбовского университета. Сер. Естественные и технические науки. – 2017. – Т. 22. Вып. 5. – С. 809-817. – DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-809-817
 30. 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.
 31. 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.
 32. Чихляев, И.В. Материалы к гельминтофауне съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне / И.В. Чихляев, А.И. Файзулин // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета. Сер. 3. Биология. – 2016. – Вып. 3. – С. 175 – 180.
 33. Шарпило, В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР / В.П. Шарпило. – К.: Наукова думка, 1976. – 286 с.
 34. Шевченко, Н.Н. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 / Н.Н. Шевченко, Г.И. Вергун // Helminthologia. – 1961. – Вып. 3(1-4). – С. 294 – 298.
 35. 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.
 36. 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.
 37. Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1960. Vol. 8. P. 357 – 366.
 38. Grabda-Kazubska B. A study of the trematode genus *Paralepoderma* Dollfus, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1975. Vol. 23. P. 463 – 484.
 39. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1971. Vol. 19. P. 337 – 348.
 40. Grabda-Kazubska B. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1980. Vol. 27. P. 261 – 271.
 41. 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.
 42. 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
 43. 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.
 44. 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
 45. 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>
 46. 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>
 47. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Olss. // Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Systematic. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
 48. Odening K. Der Lebenszyklus des Trematoden *Strigea strigis* (Schrank) im Raum Berlin // Monatlichen Beitrag von der Deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1966a. Vol. 8. P. 696 – 697.
 49. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zoologische Jahrbucher, Abteilung für Systematic. 1967. Vol. 94. P. 1 – 67.
 50. Szadziewski R. Pasożyt płazów – *Forcipomyia velox* (Diptera, Ceratopogonidae) w Polsce // Wiadomości Parasytologiczne. 1986. Vol. 32 (4–6). P. 389 – 392.
 51. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
 52. 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.
 53. 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.
 54. 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.

ECOLOGICAL ANALYSIS OF THE COMMUNITY HELMINTHS OF THE MARSH FROG *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (PALLAS, 1771) (ANURA: AMPHIBIA) IN THE MARI EL REPUBLIC

© 2024 I.V. Chikhlyayev¹, A.I. Faizulin¹, A.O. Svinin²

¹ Samara Federal Research Scientific Center RAS, Institute of Ecology of Volga River Basin RAS, Togliatti, Russia

² Institute of Environmental and Agricultural Biology (X-BIO), Tyumen State University, Tyumen, Russia

The results of ecological analysis of the helminth community of the Marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) from biocenoses on the territory of the Republic of Mari El are presented for the first time. In 2015, 35 specimens of amphibians from two (urban and natural) populations were examined using the full helminthological autopsy method. Eighteen helminth species of two classes were recorded: Trematoda (16) and Chromadorea (2). The composition of helminths and their community structure are typical for a given host under the conditions of the middle zone of European Russia, but vary between populations; infestation of individual species varies. The differences identified indicate a certain degree of anthropogenic impact for amphibians of the urban population. However, the complicated structure of the helminth community allows us to speak only about a weak degree of transformation of the forest-park ecosystem of Yoshkar-Ola. Close values of species diversity indices against the background of the absence of their reliable significance assert that the differences in the infestation of lake frogs of urban and natural populations are not pronounced.

Key words: helminths, trematodes, nematodes, *Pelophylax ridibundus*, Mari El Republic, Yoshkar-Ola.

DOI: 10.37313/1990-5378-2024-26-5-46-56

EDN: VLWECQ

REFERENCES

1. Bakanov, A.I. Kolichestvennaya ocenka dominirovaniya v ekologicheskikh soobshchestvah / A.I. Bakanov. – Borok, 1987. – 64 s. – Dep. v VINITI 08.12.87, №8593-V87.
2. Byhovskaya-Pavlovskaya, I.E. Parazitologicheskoe issledovanie ryb. Metody parazitologicheskikh issledovaniy / I.E. Byhovskaya-Pavlovskaya. – L.: Nauka, 1969. – 108 s.
3. Byhovskaya-Pavlovskaya, I.E. Parazity ryb. Rukovodstvo po izucheniyu / I.E. Byhovskaya-Pavlovskaya. – L.: Nauka, 1985. – 121 s.
4. Garanin, V.I. Zemnovodnye i presmykayushchiesya Volzhsko-Kamskogo kraya / V.I. Garanin. – M.: Nauka, 1983. – 176 s.
5. Dobrovolskij, A.A. Zhiznennyj cikl *Paralepoderma cloacicola* (Luhe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovolskij // Vestnik Leningradskogo gosudarstvennogo universiteta. – 1969. – № 21. – S. 28 – 38.
6. Dobrovolskij, A.A. Zhiznennyj cikl *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) / A.A. Dobrovolskij // Materialy nauchnoj konferencii Vsesoyuznogo obshchestva gel'mintologov (VOG). Chast' 4. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1965. – S. 59 – 64.
7. Dobrovolskij, A.A. Nekotorye dannye o zhiznennom cikle sosal'shchika *Opisthoglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) / A.A. Dobrovolskij // Helminthologia. – 1965. – V. 3. – P. 205 – 221.
8. Zabyakin, V.A. Amfibii i reptilii zapovednika «Bol'shaya Kokshaga» / V.A. Zabyakin // Sostoyanie malyh rek Respubliki Marij El: Mezhdvuzovskij sbornik. – Yoshkar-Ola: Marijskij gosudarstvennyj universitet, 1997. – S. 26 – 27.
9. Kalabekov, A.L. Cikly razvitiya nekotoryh trematod maloaziatskoj lyagushki (*Rana macrocnemis* Boul.) / A.L. Kalabekov // Voprosy ekologii i biologii zhivotnyh severnyh sklonov Central'nogo Kavkaza. – Ordzhonikidze: Severo-Osetinskij gosudarstvennyj universitet, 1976. – S. 3 – 42.
10. Krasnaya kniga Respubliki Marij El. Redkie i ischezayushchie vidy zhivotnyh / H.F. Baldaev. – Yoshkar-Ola: Izd-vo Marijskogo poligrafkombinata, 2002. – 164 s.
11. Lebedinskij, A.A. Nekotorye osobennosti gel'mintofauny travyanoy lyagushki v svyazi s ee obitaniem na urbanizirovannoj territorii / A.A. Lebedinskij // Fauna, sistematika, biologiya i ekologiya gel'mintov i ih promezhutochnyh hozyaev: Sbornik nauchnyh trudov. – Gor'kij: Gorkovskij gosudarstvennyj pedagogicheskij institut, 1983. – S. 30 – 36.
12. Megarran, E. Ekologicheskoe raznoobrazie i ego izmerenie / E. Megarran. – M.: Mir, 1992. – 181 s.
13. Pavlov, A.V. Annotirovannyj spisok amfibij i reptilij zapovednika, otmechennyh v period 2009-2013 gg. / A.V. Pavlov, A.O. Svinin, S.N. Litvinchuk, V.A. Zabyakin // Nauchnye trudy Gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika «Bol'shaya Kokshaga». Vyp. 6. – Yoshkar-Ola: Marijskij gosudarstvennyj univrsitet, 2013. – S. 216 – 232.
14. Pigulevskij, S.V. Semejstvo Gorgoderidae Looss, 1901. CHast' pervaya / S.V. Pigulevskij // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 7 / K.I. Skryabin. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1952. – S. 605 – 760.
15. Pigulevskij, S.V. Semejstvo Gorgoderidae Looss, 1901. CHast' vtoraya / S.V. Pigulevskij // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 8 / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1953. – S. 251 – 615.
16. Ryzhikov, K.M. Gel'minty amfibij fauny SSSR / K.M. Ryzhikov, V.P. SHarpilo, N.N. SHEvchenko. – M.: Nauka, 1980. – 279 s.
17. Svinin, A.O. Morfoloicheskaya karakteristika

- populyacij ozernoj lyagushki (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), obitayushchih v cherte goroda Joshkar-Oly / A.O. Svinin // Aktual'nye problemy biologii, ekologii i himii. – Joshkar-Ola: Marijskij gosudarstvennyj universitet, 2012. – С. 28 – 31.
18. Svinin, A.O. Rasprostranenie, tipy populyacionnyh sistem i morfologicheskaya izmenchivost' zelenyh lyagushek gibridogenogo *Pelophylax esculentus* – kompleksa na severo-vostoke ih arealov: Avtoref. diss. ... kand. biol. nauk. – Tomsk, 2016. – 24 s.
 19. Svinin, A.O. Rasprostranenie «zapadnoj» i «vostochnoj» form ozernoj lyagushki, i ih uchastie v obrazovanii poluklona'nyh gibridov *P. esculentus* v Respublike Marij El / A.O. Svinin, A.YU. Ivanov, M.M. Zaks, S.N. Litvinchuk, L.YA. Borkin, YU.M. Rozanov, O.A. Ermakov // Sovremennaya gerpetologiya. – 2015. – T. 15. Vyp. 3/4. – S. 120 – 129.
 20. Svinin, A.O. Rasprostranenie i tipy populyacionnyh sistem zelenyh lyagushek roda *Pelophylax Fitzinger*, 1843 v Respublike Marij El / A.O. Svinin, S.N. Litvinchuk, L.YA. Borkin, YU.M. Rozanov // Sovremennaya gerpetologiya. – 2013. – Tom 13. Vyp. 3/4. – S. 137 – 147.
 21. Skryabin, K.I. Metod polnyh gel'mintologicheskikh vskrytij pozvonochnyh, vglyuchaya cheloveka / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo MGU, 1928. – 45 s.
 22. Skryabin, K.I. Podotryad Paramphistomatata (Szidat, 1936) Skryabin et Schulz, 1937 / K.I. Skryabin // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 3. / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1949. – 624 s.
 23. Skryabin, K.I. Nadsemejstvo Plagiorchioidea Dollfus, 1930 / K.I. Skryabin, D.N. Antipin // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 20 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1962. – S. 49 – 166.
 24. Sonin, M.D. Filyariaty zhivotnyh i cheloveka i vyzivaemye imi zabolevaniya. CHast' vtoraya. Diplotrienoidei / M.D. Sonin // Osnovy nematodologii. T. 21 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1968. – 392 s.
 25. Sudarikov, V.E. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. CHast' pervaya / V.E. Sudarikov // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 16 / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1959. – S. 219 – 631.
 26. 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.
 27. Sudarikov, V.E. Otryad Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Chast' vtoraya / V.E. Sudarikov // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 17 / K.I. Skryabin. – M.: Izd-vo AN SSSR, 1960. – S. 157 – 533.
 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. Fajzulin, A.I. O rasprostranении s'edobnoj lyagushki *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) na territorii Volzhskogo bassejna / A.I. Fajzulin, G.A. Lada, S.N. Litvinchuk, V.A. Korzikov, A.O. Svinin, M.M. Zaks, YU.M. Rozanov, A.E. Kuzovenko, R.I. Zamaletdinov, O.A. Ermakov // Vestnik Tambovskogo universiteta. Ser. Estestvennye i tekhnicheskie nauki. – 2017. – T. 22. Vyp. 5. – S. 809-817. – DOI: 10.20310/1810-0198-2017-22-5-809-817
 30. Hotenovskij, I.A. Semejstvo Pleurogenidae Looss, 1899 / I.A. Hotenovskij // Trematody zhivotnyh i cheloveka. Osnovy trematodologii. T. 23 / K.I. Skryabin. – M.: Nauka, 1970. – S. 139 – 306.
 31. 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.
 32. 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 gosudarstvennogo universiteta. Ser. 3. Biologiya. – 2016. – Vyp. 3. – S. 175 – 180.
 33. Sharpilo, V.P. Paraziticheskie chervi presmykayushchihhsya fauny SSSR / V.P. SHarpilo. K.: Naukova dumka, 1976. – 286 s.
 34. 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.
 35. 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.
 36. Desportes C. *Forcipomyia velox* Winn et *Sycorax silacea* Curtis, vecteurs d'*Icosiella neglecta* (Diesing, 1850) fi laire commune de la grenouille verte // Annales de Parasitologie Humaine et Comparee. 1942. Vol. 19. P. 53 – 68.
 37. Grabda B. Life cycle of *Haematoleochus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1960. Vol. 8. P. 357 – 366.
 38. Grabda-Kazubska B. A study of the trematode genus *Paralepoderma* Dollfus, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1975. Vol. 23. P. 463 – 484.
 39. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1971. Vol. 19. P. 337 – 348.
 40. Grabda-Kazubska B. Observations on the life cycle of *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda, Diplodiscidae) // Acta Parasitologica Polonica. 1980. Vol. 27. P. 261 – 271.
 41. 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.
 42. 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
 43. 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.
 44. 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

45. Leon-Regagnon 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>
46. Leon-Regagnon 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>
47. Neuhaus W. Entwicklung und Biologie von *Pleurogenoides medians* Olss. // *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematic*. 1940. Vol. 74. P. 207 – 242.
48. 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.
49. 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.
50. Szadziewski R. Pasożyt plazow – *Forcipomyia velox* (Diptera, Ceratopogonidae) w Polsce // *Wiadomosci Parazytologiczne*. 1986. Vol. 32(4-6). P. 389 – 392.
51. Thiel P.H. Die Entwicklung von *Agamodistomum anopheles* zum *Pneumonoeces variegatus* Rud. // *Zentralblatt für Bakteriologie Parasitenkunde Infektions*. 1930. Vol. 117. P. 103 – 112.
52. Tkach V.V., Grabda-Kazubska B., Pawlowski J., Swiderski Z. Molecular and morphological evidence for close phylogenetic aff inities of the genera *Macrodera*, *Leptophallus*, *Metaleptophallus* and *Paralepoderma* (Digenea, Plagiorchiata) // *Acta Parasitology*. 1999. Vol. 44. P. 170 – 179.
53. 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.
54. 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, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher of the Laboratory of Zoology and Parasitology. E-mail: diplodiscus@mail.ru

Alexandr Fayzulin, Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher of the Laboratory of Zoology and Parasitology. E-mail: labvolga@yandex.ru

Svinin Anton Olegovich, head of the Laboratory of Environmental Genetics and Metagenomics, Institute of Environmental and Agricultural Biology (ISBI), Tyumen State University. E-mail: [e-mail: ranaesc@gmail.com](mailto:ranaesc@gmail.com)