

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ОТДЕЛ ПАРАЗИТОЛОГИИ

ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ СБОРНИК

XII



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА · 1950 · ЛЕНИНГРАД

М. Н. ДУВИНИНА

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ (*RANA RIDIBUNDA* PALL.) ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

Зоологический институт Академии Наук СССР. Директор — акад. Е. Н. Павловский.
Кафедра зоологии беспозвоночных Ленинградского Гос. университета.
Зав.—член-корр. АН СССР, проф. В. А. Догель

ВВЕДЕНИЕ

Паразитофауна животных дельты Волги, исключая паразитов рыб, до 1935 г. была изучена очень слабо. Имелись лишь отдельные указания на случайные находки тех или иных паразитов в различных животных. Детальному же эколого-паразитологическому анализу не подвергалось ни одно животное. Начиная с 1935 г., лаборатория Ленинградского Гос. университета, руководимая проф. В. А. Догелем, разрабатывает на территории Астраханского заповедника ряд тем, связанных с проблемами экологической паразитологии. Настоящая работа и является одной из таких тем сезонного изменения паразитофауны в связи с возрастом и спячкой хозяина.

Экологическое изучение паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в условиях дельты Волги имеет практическое значение. Лягушки в дельте Волги представляют собой неисчерпаемый пищевой материал, используемый в большом количестве рыбами, рептилиями, птицами и млекопитающими. Между тем в лягушках развиваются личиночные стадии многих паразитов, впоследствии переходящие в окончательного хозяина, которым может быть животное, поедающее лягушек. Животных, питающихся лягушками, особенно много среди рыб и птиц. Для *R. ridibunda* дельты Волги данной работой зарегистрировано 13 видов личинок червей, дальнейшая судьба семи из которых до сих пор еще точно не выяснена.

Одновременное знакомство, правда, еще неполное, с паразитофауной других животных дельты дает возможность выяснить дальнейшую судьбу некоторых личинок, паразитирующих в лягушках. Особенно важное значение имеет нахождение в лягушках личинки нематоды *Gnathostoma hispidum*, вызывающей во взрослом состоянии серьезное заболевание желудка свиней (кабана) и крупного рогатого скота.

Одновременно с изучением паразитофауны лягушки необходимо было познакомиться и с биологией хозяина, так как последняя для дельты Волги изучена еще очень слабо (Идельсон и Воноков, 1938); поэтому в настоящей работе приведены некоторые биологические данные, необходимые для выяснения ряда особенностей взаимоотношения между паразитами и их хозяином.

Паразитологических работ, охватывающих полностью паразитофауну *R. ridibunda* или другого вида лягушек, кроме работы Змеева и Быховского (1939), у нас в СССР нет. Есть работы, посвященные изучению простейших — паразитов крови и кишечника лягушек (Финкельштейн, 1908; Гурвич, 1926; Змеев, 1935, 1939), и исследования по изучению отдельных групп паразитических червей (Порчинский, 1873; Тимофеев, 1899—1900; Жадин, 1921; Исайчиков, 1926, 1927; Исайчиков и Захаров, 1926; две работы Скрябина, 1927а, б; Скрябин, Шульц, Сербинов и Смирнов, 1927; Шульц, 1927; Панова и Калантарян, 1927; Быховский, 1932, 1933, 1935).

Основные работы по паразитическим червям озерной лягушки в СССР принадлежат Быховскому, исследовавшему гельминтофауну этого вида в различных районах ее распространения. Почти все работы по паразитическим червям совсем не касаются личиночных форм, в большом количестве паразитирующих во внутренних органах и мышцах лягушек.

Настоящая работа отличается от всех ранее опубликованных не только значительно большей полнотой видового состава паразитофауны, но и наличием анализа ее по ряду экологических факторов (возраст хозяина, сезон, зимняя спячка, микроклимат местности и т. д.).

В последние годы работы подобного типа, касающиеся домашних и промысловых животных, а также птиц, широко развернулись у нас в Советском Союзе; земноводные же такому исследованию не подвергались.

Из иностранных эколого-паразитологических работ, проведенных на амфибиях, необходимо отметить работу Бранда (Brandt, 1936) по лягушкам и Ранкина (Rankin, 1937) по саламандрам.

I. МАТЕРИАЛ, ВРЕМЯ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Эколого-паразитологическая работа требует не только большого количества исследуемого материала, но и сбора его в течение всего жизненного цикла хозяина. Озерная лягушка в дельте Волги благодаря исключительно большой численности ее на протяжении всего года явилась очень удобным объектом для проведения подобного исследования. Обследование лягушек проводилось на участках Астраханского заповедника в продолжение 3 лет (с 22 IV по 10 X 1935, с 6 III по 29 V 1936 г., и в июне 1937 г.).

Для выяснения изменений паразитофауны, в связи с местом обитания хозяина, исследования велись на двух участках заповедника: Дамчикском — западном и Обжоровском — восточном. Для выяснения изменений паразитофауны, происходящих с возрастом хозяина, обследовались лягушки различного возраста¹ весной 1935 г. на Обжоровском участке и осенью этого же года на Дамчикском участке. Кроме того, обследовались головастики (на Дамчикском участке) и молодые лягушки, вышедшие из головастиков этого года, на обоих участках. Для выяснения сезонных закономерностей исследования производились весной, летом

¹ Точных методов определения возраста у лягушек пока не существует, поэтому для определения их возраста бралась длина тела от начала головы до ануса. На основании этих измерений строилась вариационная кривая, которая получалась многовершинной. Каждая вершина этой кривой соответствовала определенному возрасту. Такое определение возраста, конечно, не точно, но все же не дает большой ошибки. Самцы всегда несколько меньше самок, и поэтому размеры самок младшего возраста часто совпадают с таковыми самцов более старшего возраста.

и осенью. Для выяснения закономерностей, связанных с зимней спячкой хозяина, исследовались лягушки старше пятилетнего возраста до спячки, в конце спячки и в момент выхода из спячки, а затем 1 месяц спустя после спячки (на Дамчикском участке).

Всего было вскрыто 789 экземпляров лягушек разного возраста: из них 689 экземпляров было подвергнуто полному паразитологическому анализу (Догель, 1933) и 100 взрослых экземпляров — частичному на предмет выяснения зараженности их *Codonosephalus urnigerus*. При вскрытии желудка анализировался качественный и количественный состав пищи. Материал легко добывался в любое время дня по берегам многочисленных речушек дельты и в ильменах вышеуказанных участков.

II. НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ ПО БИОЛОГИИ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ ПРИМОРСКОЙ ЧАСТИ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

Озерная лягушка в дельте Волги весьма многочисленна. Ее можно встретить, начиная от верхней части дельты (станция Дасанг, поселок Владимировка) до самого взморья. Наибольшей концентрации поселения лягушек достигают именно в приморской части дельты, где и проводились наши исследования. Здесь они в большом количестве населяют всю сеть многочисленных речушек и внутренних ильменей, разбросанных по островам дельты. В значительном количестве лягушки заселяют также морские острова (о. Зюдов, о. Тюлений, о. Чистый банк и др.), расположенные в 10—60 км от берега. Зимуют лягушки большими скоплениями на глубине 1—1.5 м под вымоинами берегов речек с быстрым течением (рис. 1). На зимовку они, видимо, собираются с довольно большого района в определенные места, где и залегают в спячку. Для вскрытия взрослые зимующие особи добывались в первых числах марта 1936 г. из-под обрывов в районе горла ильменя Дамчик.

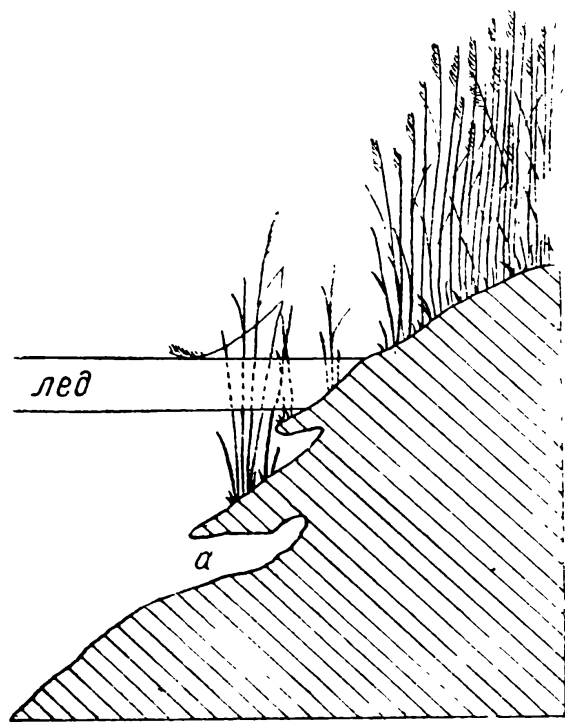


Рис. 1. Схема мест зимовки взрослых лягушек в дельте Волги.
а — места зимовки лягушек.

Интересно, что неполовозрелые лягушки и сеголетки зимуют отдельно от взрослых особей, причем обычно они зарываются большими партиями в мягкий грунт выступов берега, непосредственно подо льдом. Встречались вмерзшие в лед лягушата, что являлось результатом оседания льда или обвала берега.

Зимующие лягушки находятся в малоподвижном состоянии (глаза их закрыты). Во время зимовки они не питаются, и потому у всех 60 вскрытых особей в желудке оказывался лишь сгусток слизи (кроме того, специально для выяснения содержимого желудков зимующих лягушек было исследовано еще 300 особей). В середине марта (13 III 1936, температура воздуха ночью -9° , днем $+12^{\circ}$ C) с началом таяния льда при наступле-

нии солнечных дней на отлогих берегах уже можно наблюдать первых крупных лягушек, сидящих неподвижно с полуоткрытыми глазами. Одновременно с этим (18 III 1936) наблюдалось передвижение их и в воде. Движения лягушек, выбравшихся из зимовальных углублений, крайне замедленны, и животные настолько неактивны, что течением их переносит и сносит вниз. С середины марта до начала апреля лягушки начинают покидать свои зимние убежища, но еще некоторое время они малоподвижны и сидят на берегах большими скоплениями. По учету В. Б. Дубинина, в это время на расстоянии 200 м вдоль берега и 2 м вглубь острова 25 III 1936 в ерике Сазаненок находилось 360—480 крупных лягушек, 27 III 1936 на такой же площади в ерике Андрюшенном было насчитано 513 лягушек. С начала апреля лягушки начинают вести активный образ жизни и расходятся по берегам. По подсчетам В. Б. Дубинина, в том же месте ерика Сазаненок, на той же площади 10 IV 1936, в ясный, теплый, солнечный день находилось лишь 86 лягушек, а в ерике Андрюшенном только 13 экземпляров. В конце апреля—начале мая наступающий весенний паводок «сгоняет» лягушек с берегов рек вглубь острова в тростниковые крепи с глубиной воды 20—70 см (чаще 40—50 см), где и происходит их спаривание, а затем и икрометание. Характерной особенностью поведения их в этот период являются непрерывные ночные и дневные «концерты», которые ослабевают лишь после икрометания.

В период икрометания на берегах рек остаются лишь молодые, неполовозрелые особи и небольшая часть кастрированных, часто погибающих, взрослых лягушек. Кастрация лягушек вызывается личиночной формой сосальщика (*Codonosephalus urnigerus*).

Первые кладки икры встречаются в первой половине мая, в конце же месяца в ильменах и полоях появляются в громадном количестве головастики. В середине июня у большинства головастиков появляются задние, а затем и передние конечности. В конце августа, но главным образом в начале сентября, появляются молодые лягушата. Метаморфоз озерной лягушки в дельте Волги занимает $3\frac{1}{2}$ —4 месяца. Взрослые лягушки возвращаются на берега рек сразу после спада воды, проводя в крепи $1\frac{1}{2}$ —2 месяца.

В сентябре большинство лягушек приморской полосы начинают концентрироваться в ильменах и култуках, а уже во второй половине октября или в начале ноября уходят в спячку, лишь изредка появляясь на берегах в теплые солнечные дни. Сроки залегания и пробуждения от спячки в различные годы сильно варьируют, что стоит в тесной связи с условиями погоды данного года.

Половой зрелости лягушки достигают на 3—4-м году жизни, причем самцы, видимо, созревают на один год раньше самок; об этом говорит факт нахождения, самцов 3-летнего возраста в местах нереста лягушек, тогда как самки этого возраста не были там обнаружены ни разу. При наших исследованиях лягушек приморской части дельты по их размерам и степени развития половых желез мы различали 7 возрастных групп (табл. 1).

Фактом, подтверждающим наше предположение о наступлении половой зрелости у самок на 4-м году жизни, мы считаем появление у них в этом возрасте черной окраски яиц (пигментной шапочки), которая, по данным А. М. Сергеева и К. С. Смирнова (1938), является необходимым защитным образованием против вредного воздействия ультрафиолетовых лучей на развивающиеся в воде яйца.

Различные периоды в питании лягушек дельты Волги. Пища является одним из основных источников заражения животного паразитами. Зная состав пищи животного и соотношение между отдельными ее компонентами, можно с большой вероятностью предполагать промежуточных хозяев некоторых паразитов (что окончательно проверяется экспериментом). В питании лягушек дельты Волги можно установить четыре главных периода (исключая зиму, так как по нашим наблюдениям они в это время не питаются).

1-й п е р и о д. Весна (март, апрель). Насекомых еще сравнительно мало. Пробудившиеся от зимней спячки лягушки очень прожорливы, и пищей им в это время служат все встречающиеся беспозвоночные — пауки прибрежной фауны (*Delomedes* sp. и др.), моллюски (главным образом *Succinea*, реже *Limnaea* и *Planorbis*) и насекомые (мелкие жуки, мухи, личинки ручейников, веснянок и др.). Количество потребляемых насекомых сравнительно не велико.

2-й п е р и о д. Первая половина лета (май, июнь). В фауне дельты Волги появляется большое количество наземных и водных насекомых. Начинается массовый лёт поденок, который в некоторые годы (1935) особенно велик. Пищей лягушкам в это время служат исключительно насекомые и их личинки, а во время массового лёта поденок — даже одни поденки.

3-й п е р и о д. Вторая половина лета (июль, август). У большинства позвоночных животных в это время появляется молодь. Начинающийся спад воды приводит к скоплению мальков рыб и молоди лягушек в ильменах, култуках и реках. Одновременно с этим сюда же возвращаются из крепей и взрослые лягушки, прожорливость которых очень велика. В это время, кроме насекомых (главным образом стрекоз и их личинок), лягушки в большом количестве истребляют молодь позвоночных (мальки рыб, лягушата, молодь мышевидных грызунов и даже

Т а б л и ц а 1

В о з р а с т н ы е г р у п п ы и с с л е д о в а н н о г о м а т е р и а л а

Группы	Длина тела (в мм)	Предполагаемый возраст	Половые железы		Количество вскры- тых лягушек		
			самца	самки	x	самцы	самки
1	9—19.3 . .	Головастики	Не выра- жены	Не выра- жены	60	—	—
2	18—31 . . .	Лягушата этого года (сеголетки)	Выражены ясно	То же	4	39	61
3	25—39 . . .	1 год	То же	Икринки светлые	—	41	50
4	40—55 . . .	2 года	» »	То же	—	39	22
5	52—79 . . .	3 »	Крупные	» »	—	43	35
6	81—99 . . .	4 »	»	С черным пигментом	—	50	41
7	100—123 . .	5 лет и старше	»	То же	—	143	161

П р и м е ч а н и е. Лягушата выплода этого года с не ясно выраженными мужскими половыми железами ориентировочно считались самками.

птенцы воробьиных). Приходилось встречать в желудках крупных лягушек 30—32 экземпляра мелких лягушат. В этот период в некоторых местах лягушки наносят большой ущерб рыбному хозяйству (Идельсон и Воноков, 1938).

4-й период. Осень (сентябрь, октябрь). Начинается миграция некоторых водных беспозвоночных (моллюски), водных жуков и др., которые в массовом количестве передвигаются по рекам и ерикам на новые места своего обитания. Молодь позвоночных несколько подрастает, становясь менее доступной добычей для нападающих на них врагов. Пищей лягушкам в это время служат главным образом насекомые прибрежной фауны (стрекозы, жуки и т. д.), пауки и моллюски. Взрослые крупные лягушки одновременно с этим продолжают питаться мелкой молодью позвоночных.

Сезонные изменения режима питания лягушек являются непосредственной причиной сезонных изменений их паразитофауны, о чем будет сказано ниже.

Не менее важно, чем пищу, знать и врагов лягушки, так как лягушка является промежуточным хозяином многих паразитов других животных дельты Волги. Животные, поедающие лягушек, заражаются некоторыми паразитами, личиночные стадии которых паразитируют в ней.

Врагами лягушек в дельте Волги являются многие живущие там животные. Так, из встречающихся в приморской полосе 17 видов млекопитающих, 9 поедают лягушек; из 230 видов птиц, зарегистрированных за пролете, 73 поедают лягушек; пресмыкающиеся, за исключением редко встречающихся здесь ящериц, почти исключительно питаются ими; наконец, из известных для заповедника 49 видов рыб 23 поедают лягушек.

III. ВИДОВОЙ СОСТАВ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОЗЕРНОЙ ЛЯГУШКИ ПРИМОРСКОЙ ЧАСТИ ДЕЛЬТЫ ВОЛГИ

Паразитофауна *R. ridibunda* дельты Волги характерна своим разнообразием и богатством. В состав ее входит 43 вида паразитов, из которых 31 вид относится к червям и 12 — к простейшим. Из 31 вида червей 21 вид приходится на представителей класса сосальщиков (11 взрослых и 10 в личиночной стадии), 1 вид ленточных червей (личиночная форма), 1 вид круглых червей (5 взрослых и 2 вида личинок) и 2 вида пиявок.

Преобладание сосальщиков над всеми другими группами паразитов является одной из важных особенностей паразитофауны лягушек дельты и объясняется обилием там воды и водных беспозвоночных (промежуточных хозяев сосальщиков). Ясно, что здесь, кроме обилия воды, и климатические условия чрезвычайно благоприятствуют развитию сосальщиков и их промежуточных хозяев.

Т и п П р о с т е й ш и х (P r o t o z o a)

К р о в е п а р а з и т ы. На присутствие кровепаразитов было окрашено и просмотрено 200 мазков крови из сердца лягушек разного возраста на протяжении всего лета 1935 г. Головастики и сеголетки не исследовались.

Выяснилось, что лягушки дельты сильно заражены кровепаразитами. Незараженными оказалось лишь 19.5%. Заражение одним видом

кровепаразита обнаружено у 30.5%, одновременное заражение двумя видами — у 26%, тремя видами — у 22.5% и одновременно 4 видами лишь у 1.5%. Всего было найдено 5 видов кровепаразитов.

Класс жгутиконосцев (Mastigophora)

1. **Trypanosoma rotatorium** (Mayer, 1843) найдена у 67% исследованных лягушек, с интенсивностью 60—70 экземпляров в одном мазке.

Класс споровиков (Sporozoa)

2. **Lankesterella minima** (Chaussat, 1850) найдена у 34.5% лягушек, с интенсивностью 100—150 паразитов в одном мазке.

3. **Dactylosoma ranarum** (Kruse, 1890) Labbé, 1894, найдена у 9% лягушек, с интенсивностью 3—4 экземпляра в одном мазке.

4. **Haemogregarina** sp. (возможно, *H. magna*) найдена в небольшом количестве у двух лягушек.

5. **Cytamoeba bacterifera** Labbé, 1894, найдена в большом количестве у 40.5% лягушек.

Кишечные паразиты. В кишечнике лягушек дельты Волги было найдено 7 видов простейших. Основным местом их локализации является прямая кишка, реже отдельные особи и виды (рода *Nyctoterus*) встречаются в тонкой кишке, доходя до среднего ее отдела.

Класс инфузорий (Infusoria)

6. **Opalina ranarum** (Purkinie et Valentin, 1835); 7. **Nyctoterus cordiformis** (Ehrenberg, 1838); 8. **N. magnus** Bezzenberger, 1904; 9. **Balantidium entozoon** Ehrenberg, 1838; 10. **B. elongatum** Stein, 1863; 11. **B. giganteum** Bezzenberger, 1904.

Класс жгутиконосцев (Mastigophora)

12. **Eutrichomastix batrachorum** Dobell, 1909.

Из инфузорий преобладающими формами оказались *Opalina ranarum*, *Balantidium entozoon* и *Nyctoterus cordiformis*. Все остальные виды встречались редко. В табл. 2 приведены данные по заражению озерной лягушки кишечными простейшими.

Процент заражения простейшими лягушек различных возрастных групп, а также головастиков, в течение всего года держится очень высоким и превышает заражение лягушек других районов СССР (по данным Гурвича, 1926; Змеева, 1935, 1939, и др.). Интенсивность заражения весной, летом и осенью очень высокая; зимой несколько снижается, что особенно заметно на *O. ranarum*.

Тип Червей (Vermes)

Наиболее распространенными паразитическими червями лягушек являются представители классов сосальщиков и круглых червей. Однако в условиях дельты Волги при обилии воды и разнообразии фауны беспозвоночных животных, в частности — моллюсков, заражение сосальщиками достигает максимальных пределов, превышая заражение прочими червями. Заражение сосальщиками уже у головастиков достигает 85%,

Таблица 2

Заражение озерной лягушки кишечными простейшими (в %)

Время вскрытия	Количество вскрытий	Возраст	<i>Opalina ranarum</i>	<i>Nyctoterus cor-diformis</i>	<i>N. magnus</i>	<i>Balanitidium entozoon</i>	<i>B. elongatum</i>	<i>B. giganteum</i>	<i>Eutrichomastix batrachorum</i>
Весна 1935 г.									
с 22 IV по 9 V .	44	До 1 года	63.6	40.9	2.3	63.6	9.1	13.6	—
	41	1 +	56.1	—	—	46.3	—	—	—
	39	2 +	51.3	—	—	79.5	—	—	—
	33	3 +	45.5	14.6	6.6	21.2	7.1	4.6	14.5
	41	4 +	36.6	—	—	34.1	—	—	—
	44	5 лет и более	36.4	—	—	40.9	—	—	—
Осень 1935 г.									
с 30 VIII по 9 X	60	До 1 года	68.3	63.3	10.0	76.6	18.9	18.3	—
	22	2 +	63.6	36.4	—	36.4	—	—	—
	15	3 +	33.3	33.3	—	66.7	26.8	—	3.1
	20	4 +	50.0	80.0	—	90.0	—	—	—
	40	5 лет и более	62.5	80.0	—	87.5	—	—	—
Во время спячки 7—25 III 1936 . .	60	5 лет и более	56.7	75.0	20.0	91.7	80.0	5.0	20.0
После спячки 23—29 IV 1936 . .	60	5 лет и более	75.0	75.0	—	100.0	75.0	5.0	—
Весна 1936 г.									
14—28 V	50	1 год	66.0	48.0	4.0	62.0	48.0	20.0	4.0
	60	5 лет и более	60.0	90.0	3.3	93.3	93.3	15.0	10.0
Лето 1936 г.									
7 27 VI	60	Головастики	+	+	—	+	—	16.7	—

причем все случаи их отсутствия чаще падают на головастиков младшего возраста. У лягушат сразу после окончания метаморфоза заражение повышается до 94.2%, а у годовиков до 96.7%. Все остальные возрасты на обоих участках заражены сосальщиками на 100%.

Заражение круглыми червями у головастиков оказалось всего лишь на 18.3%, у сеголеток достигало 71.1%, у 1-леток — 73.6%, у 2-леток — 95.0%, 3-леток — 83.3%, у 4-леток — 86.9% и у лягушек 5-летнего возраста и старше — 86.9%.

В последнем возрасте заражение несколько снижается за счет зимующих лягушек, во время спячки которых происходит уменьшение процента заражения, о чем речь будет дальше. Заражение же круглыми червями 5-летних лягушек, не считая зимующих, будет достигать 93.5%. Как видно, хотя процент заражения круглыми червями и высок, но он ни в одной группе не достигает 100%; кроме того, и видовой состав их значительно беднее такового сосальщиков.

Всего в лягушках дельты Волги найдено 31 вид паразитических червей; из них 21 вид сосальщиков, 1 вид ленточных червей, 7 видов круглых червей и 2 вида пиявок.

Взрослые формы сосальщиков

Сем. **PARAMPHISTOMATIDAE** Fischöder, 1901

13. **Diplodiscus subclavatus** (Goeze, 1782). Обычный сосальщик, наиболее частые размеры которого 1.5—2 мм, но иногда встречаются экземпляры, достигающие 5 мм в длину. Встречается в прямой кишке. Промежуточными хозяевами этого вида являются различные виды моллюсков рода *Planorbis*. Церкарии через 28 часов свободной жизни инцистируются в илу, при заглатывании которого происходит заражение лягушки. Эта

Заражение озерной

Время вскрытия	Количество вскры- тий	Возраст	В з р о с л ы е						
			<i>Diplodiscus subclavatus</i>	<i>Gorgodera pa- genstecheri</i>	<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	<i>Opisthioglyph ranae</i>	<i>Haematoloe- chus variegatus</i>	<i>H. similis</i>	<i>Halipegus ovo- caudatus</i>
Весна 1935 г.									
22 IV—9 V	44	До 1 года	4.5	—	—	—	13.6	—	—
	41	1 +	24.4	—	—	12.2	—	—	—
	39	2 +	23.1	23.1	—	23.1	38.5	—	—
	33	3 +	63.6	63.6	—	81.8	45.4	—	—
	41	4 +	92.7	92.7	—	87.8	73.2	—	12.2
	44	5 лет и более	77.3	95.5	—	100.0	81.8	4.5	18.2
Осень 1935 г.									
30 VII—9 X	60	До 1 года	—	10.0	—	20.0	3.3	—	—
	22	2 +	18.2	59.1	—	50.0	45.4	—	—
	15	3 +	40.0	60.0	—	33.3	33.3	—	—
	20	4 +	40.0	70.0	—	55.0	40.0	—	—
	40	5 лет и более	77.5	87.5	—	40.0	25.0	—	—
Во время спячки 7—25 III 1936 г. . .	60	5 лет и более	53.3	95.0	1.7	81.7	58.3	—	—
После спячки 23—29 IV 1936 г. . .	60	5 лет и более	75.0	100.0	—	46.7	55.0	—	—
Весна 1936 г.									
14—28 V	50	1 год	18.0	4.0	—	—	—	—	—
	60	5 лет и более	33.3	73.3	—	61.7	46.7	—	—
Лето 1936 г.									
7—27 VI	60	Головастики	10.0	—	—	—	—	—	—

особенность упрощает путь заражения; поэтому паразиты встречаются в лягушках всех возрастов, начиная с головастика (табл. 3).

D. subclavatus в условиях дельты является единственным половозрелым сосальщиком, который встречается у головастика. По мере увеличения возраста заражение растет, причем весной оно выше, чем осенью. Интенсивность заражения доходит до 60 экземпляров в одной лягушке.

Сем. **GORGODERIDAE** Looss, 1901

14. **Gorgodera pagenstecheri** Ssinitzin, 1905. До настоящего времени, несмотря на работу Синицына (1905), большинство авторов сводит всех *Gorgodera* лягушек, вследствие их чрезвычайного сходства, к одному виду *G. cygnoides*; поэтому у нас в Советском Союзе *G. pagenstecheri* ука-

Т а б л и ц а 3

лягушки сосальщиками (в %)

Ф о р м ы				Л и ч и н о ч н ы е с т а д и и								
<i>Pleurogenes claviger</i>	<i>Prostocus confusus</i>	<i>Pleurogenoides medians</i>	<i>Brandesia turgida</i>	<i>Codonocephalus urnigerus</i>	<i>Tetracotyle strigis</i>	<i>Tetracotyle crystallina</i>	<i>Mesocercaria Strigea</i> sp.	<i>Mesocercaria Alaria alata</i>	<i>Neodiplostomulum major</i>	<i>Neodiplostomulum minor</i>	<i>Encyclometra natricis</i>	<i>Distomum</i> (s. l.) <i>cloacicola</i>
—	—	—	—	6.8	59.1	—	—	—	50.0	68.2	—	—
2.4	—	7.3	—	2.4	92.7	—	—	2.4	2.4	34.2	—	2.4
23.1	7.7	38.5	15.4	10.3	84.6	—	—	7.7	7.7	61.5	—	7.7
45.4	27.2	63.6	27.3	18.2	90.9	18.2	18.2	36.4	27.3	90.9	—	9.1
73.2	46.3	87.8	29.3	80.5	90.2	22.0	56.1	56.1	12.2	97.6	—	9.8
81.8	47.7	90.9	22.7	90.9	100.0	50.0	77.3	68.2	29.5	100.0	4.5	13.6
—	10.0	—	—	53.3	58.3	—	10.0	3.3	28.3	93.3	—	—
36.4	18.2	50.0	—	59.1	90.9	—	—	—	63.6	90.9	9.1	—
40.0	26.7	46.7	—	73.3	73.3	—	—	—	73.3	100.0	—	—
50.0	10.0	80.0	—	50.0	100.0	10.0	40.0	50.0	100.0	100.0	—	—
50.0	27.5	55.0	—	57.5	100.0	15.0	40.0	65.0	95.0	100.0	—	—
71.7	33.3	81.7	—	100.0	100.0	28.3	100.0	93.3	100.0	100.0	—	—
75.0	20.0	55.0	—	100.0	95.0	76.7	100.0	85.0	100.0	100.0	—	—
—	—	—	—	4.0	48.0	—	—	—	4.0	68.0	—	—
63.3	41.7	90.0	20.0	80.0	100.0	56.7	90.0	76.7	100.0	100.0	—	—
—	—	—	—	—	—	—	—	—	50.0	81.7	11.7	—

зывается лишь однажды Быховским из лягушек Киева. Во всех же остальных случаях указывается лишь *G. cygnoides*.

В мочевом пузыре волжских лягушек был обнаружен лишь 1 вид — *G. pagenstecheri*, который отличается от других видов этого рода несколько лопастным яичником, строением желточников, представляющих собой две группы по 6—7 глубоко разделенных желточных фолликулов, и значительно поздним развитием полиорхической формы семенников. Часто встречаются молодые формы, количество семенников у которых еще

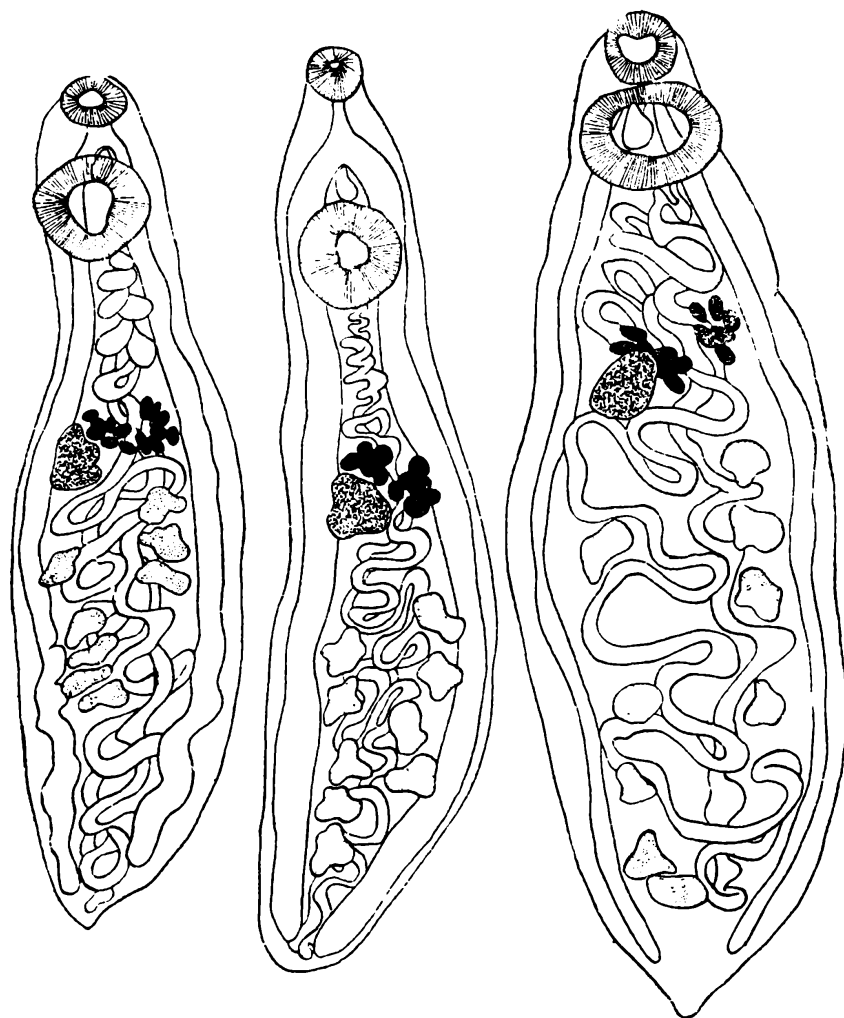


Рис. 2. *Gorgodera pagenstecheri* Ssinitzin, 1905.

не достигает нормального числа 9 (рис. 2). Нужно заметить, что яичник, как правило, всегда лежит на стороне, где находятся 5, а не 4 семенника.

Первым промежуточным хозяином *Gorgodera* служат моллюски рода *Sphaerium* и (под сомнением) *Pisidium*; вторым — личинки стрекоз родов *Epithesa* и *Agrion*.

Заражение наступает у молодых лягушек сразу после окончания метаморфоза и затем с возрастом сильно растет, достигая в некоторых группах 100% (табл. 3). Одновременно сильно растет и интенсивность заражения, достигая у старших возрастов 38 экземпляров в одном мочевом пузыре; под действием паразитов стенки последнего становятся дряблыми и рыхлыми.

15. ***Gorgodera vitelliloba*** (Olsson, 1876). Один типичный экземпляр этого вида был встречен в прямой кишке зимующей 5-летней лягушки.

Обычным местом нахождения *G. vitelliloba* является мочевого пузырь, но, очевидно, паразит может попадать и в кишечник, как это было обнаружено в данном случае.

Паразит более специфичен для *R. temporaria*, чем для других видов этого рода, и, в частности, для *R. ridibunda*, в которой он встречается очень редко. Первым промежуточным хозяином *G. vitelliloba* является *Sphaerium corneum*.

Сем. **PLAGIORCHIDAE** Lühe, 1901

16. **Opisthioglyphe ranae** (Froelich, 1791). Этот вид является обычным паразитом кишечника лягушек, встречаясь у них часто и в большом количестве. Заражение *O. ranae* лягушек дельты Волги происходит уже на стадии сеголеток, сразу после окончания метаморфоза; с возрастом оно сильно растет. Непрерывный рост заражения с возрастом хозяина можно наблюдать лишь весной, когда и процент заражения и его интенсивность увеличиваются параллельно. Осенью, по сравнению с весной, заражение у младших возрастов увеличивается, у старших снижается (табл. 3). Это объясняется происходящими осенью изменениями в составе пищи у лягушек старшего возраста.

С конца июля, начала августа, с появлением молодежи позвоночных, в состав пищи крупных лягушек входят главным образом головастики, мелкие лягушки, мальки рыб, молодь грызунов и т. д.; питание же беспозвоночными (промежуточными хозяевами большинства сосальщиков) сильно сокращается, что и влечет к снижению заражения лягушек сосальщиками.

У младших возрастов лягушек такого изменения нет, и однообразие в пище приводит к накоплению паразитов и увеличению заражения ими молодых лягушек осенью.

Первым промежуточным хозяином *O. ranae* являются моллюски рода *Limnaea*, вторым, по мнению большинства авторов, — личинки ручейников рода *Limnophilus* и др. Однако Сеницын не соглашается с этим мнением, опровергая его своими контрольными опытами по заражению лягушек через личинок ручейников, которые не дали положительных результатов; Сеницын доказывает, что вторым промежуточным хозяином являются сами лягушки, которые заражаются, поедая друг друга, причем замечает, что во внутренних органах молодых лягушек и головастиков встречаются адолескарии *O. ranae*.

Нам кажется, что Сеницын здесь впал в большую ошибку. Первым опровержением может служить то обстоятельство, что при полном паразитологическом вскрытии волжских лягушек было обнаружено громадное количество кишечных форм *O. ranae*, и лишь 1 раз у одной взрослой лягушки в мускулатуре 1 «заблудившийся», молодой экземпляр этого вида. Повидимому, Сеницын ошибочно принимал за *O. ranae* какую-нибудь другую личинку сосальщиков, в большом количестве паразитирующих в мускулатуре и внутренних органах лягушек и не имеющих ничего общего с *O. ranae*.

Вторым опровержением может являться заражение *O. ranae* молодых лягушат сразу после окончания метаморфоза; они, конечно, не поедают себе подобных.

К сожалению, Сеницын не дает рисунка предполагаемых им адолескарий *O. ranae* из мышц лягушек, между тем как даваемый Линстовым рисунок (табл. 2, рис. 1) адолескарии *O. ranae* из *Limnophilus* чрезвы-

чайно напоминает взрослую *O. ranae*. Далее, Синицын говорит о длительном развитии *O. ranae* у лягушек, содержащихся в подвалах без пищи в течение 8 месяцев. Здесь Синицын имел дело не с нормальным развитием паразита, а с паразитами, находящимися в хозяине с измененным физиологическим состоянием, подобным состоянию спячки, во время которой развитие паразита замедляется или прекращается совсем, о чем речь будет дальше.

17. **Haematoloechus variegatus** (Rud., 1819). Вид широко распространенный в пределах СССР. По Быховскому (1932), северной точкой его распространения является Москва, южнее которой он обнаружен во многих местах Европейской части СССР. Встречается в легких *R. ridibunda*, *R. esculenta*, реже — *R. temporaria*, *R. terrestris*, *Bombinator igneus* и *Bufo vulgaris*. Первым промежуточным хозяином являются какие-то моллюски, вторым — личинки и взрослые стрекозы рода *Calopteryx*, в большом количестве встречающиеся в дельте Волги. Вид этот является преобладающей формой среди легочных паразитов волжских лягушек. Встречается у особей всех возрастов, начиная с момента окончания метаморфоза (табл. 3).

Среди *H. variegatus* было обнаружено много экземпляров, отличающихся от типичных особей только тем, что кутикула их была не гладкой, что считается обязательным для этого вида признаком, а покрытой шипиками; во всем остальном эти экземпляры полностью соответствовали типичным *H. variegatus*. Отсутствие шипиков у *H. variegatus* считалось до сих пор одним из существенных признаков отличия данного вида от других видов рода. Очевидно, соединение шипиков с кутикулой очень не прочно; шипики легко отпадают, особенно при фиксации, вследствие чего чаще встречаются экземпляры без шипов. Заражение *H. variegatus* лягушек дельты Волги очень значительное. Весной заражение с возрастом увеличивается (табл. 3). Осенью, как и у предыдущего вида, заражение у младших возрастов, по сравнению с весной, увеличивается: у старших же сильно уменьшается, что связано с осенним изменением состава пищи у лягушек старшего возраста. Интенсивность заражения обычно не превышает десятка червей в обоих легких и лишь у лягушек старшего возраста достигает 29—30 экземпляров.

18. **Haematoloechus similis** (Looss, 1899). Так же как и предыдущий вид, паразитирует в легких *R. ridibunda*, *R. esculenta* и *R. temporaria*. Границы его распространения, сравнительно с *H. variegatus*, несколько сужены. Северной границей его распространения, по Быховскому, являются Киев и Саратов, южной точкой — Крым (Феодосия). В Азии не обнаружен.

Для дельты Волги является крайне редкой формой. В нашем материале обнаружен всего лишь 2 раза, весной, у 5-летних лягушек на Обжоровском участке.

Сем. **HEMIURIDAE** Lühe, 1901

19. **Halipegus ovocaudatus** (Vulpian, 1858). Паразит ротовой полости *R. ridibunda* и *R. esculenta*. Почти всегда помещается под языком лягушек, крепко присосавшись к стенкам ротовой полости. Все тело у взрослых особей занято сильно развитой маткой, иногда совершенно закрывающей прочие половые органы, находящиеся в задней половине тела. Первым промежуточным хозяином являются моллюски рода *Planorbis*, вторым, по данным Синицына, стрекозы рода *Calopteryx*.

Заражение этим видом обнаружилось у взрослых лягушек лишь на Обжоровском участке заповедника (табл. 3). Обычная интенсивность заражения — 2—3 экземпляра в одной особи хозяина, и лишь однажды у 4-летней лягушки было найдено 8 экземпляров.

Сем. **LECITHODENDRIIDAE** Odhner, 1910

20. *Pleurogenes claviger* (Rud., 1819). Весьма распространенный паразит лягушек (*R. ridibunda*, *R. esculenta* и *R. temporaria*), значительно реже — жаб. Встречается в средней, реже — в передней части кишечника. Типичные экземпляры этого вида были обнаружены в большом количестве у лягушек дельты Волги. Первым промежуточным хозяином являются моллюски рода *Planorbis*, вторым, по данным Сеницына, мелкие личинки неизвестных водных жуков.

У лягушек дельты Волги заражение *Pl. claviger* обнаруживается на первом году их жизни и с возрастом растет (табл. 3). Изменение состава пищи у лягушек осенью не сказывается так резко на изменении процента заражения, как это мы видим у других видов кишечных паразитов. Однако осенью, по сравнению с весной, заражение несколько снижается у взрослых лягушек и увеличивается у 2-леток. Максимальная интенсивность заражения у старших возрастов равна 39 экземплярам в одной особи.

21. *Prosotocus confusus* (Looss, 1894). Обычный паразит лягушек, редко — жаб. Встречается значительно реже других кишечных сосальщиков. Заражение лягушек *Pr. confusus* происходит в первые дни после окончания метаморфоза. Как и у всех других кишечных форм, весной процент и интенсивность заражения с возрастом увеличиваются (табл. 3). Осенью же, как и другими кишечными сосальщиками, заражение лягушек старшего возраста несколько снижается. Заражение этим видом осуществляется через взрослых стрекоз и личинок рода *Aeschna* и *Cordulia*.

22. *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876). Паразит широко распространенный среди лягушек, реже — жаб Европы и Азии. Местом локализации в большинстве случаев является передний отдел тонкой кишки; значительно реже и главным образом молодые экземпляры червей встречаются и в заднем отделе тонкой кишки. В условиях дельты Волги этот паразит приобретает чрезвычайно широкое распространение. Лягушки заражаются им уже в конце первого года жизни. Картина заражения та же, что и у других кишечных сосальщиков (табл. 3). Заражение лягушек *Pl. medians* происходит через стрекоз рода *Agrion* и их личинок.

23. *Brandesia turgida* (Brand, 1888). Местом локализации этого вида всегда, как правило, является лишь небольшой участок кишечника, расположенный сразу же за желудком. Паразит, сильно вдаваясь в стенку кишечника, образует как бы цисту, сообщаемую с полостью кишечника лишь весьма незначительным отверстием. Такое место локализации чрезвычайно выгодно для паразита тем, что он получает в изобилии только что переваренную в желудке хозяина пищу. Паразит был обнаружен у лягушек лишь одного Обжоровского участка (табл. 3). Заражение им лягушек с возрастом несколько увеличивается. Интенсивность заражения у младших возрастов колеблется в пределах от 1 до 18 экземпляров в одной особи хозяина; у старших же достигает 30 экземпляров.

Л и ч и н о ч н ы е ф о р м ы с о с а л ь щ и к о в

Ввиду того, что до сих пор личиночные формы червей, находящиеся в лягушках, частью не известны, а частью смешиваются с другими видами, мы даем более или менее полное их описание и приводим рисунки.

24. *Codonoccephalus urnigerus* (Rud., 1819). Обычный и широко распространенный паразит *R. ridibunda* и *R. esculenta*. Встречается в полости тела, мышцах, внутренних органах и особенно в большом количестве скопляется в яичниках и реже семенниках лягушек.

О п и с а н и е л и ч и н к и. Тело 2.8—7.3 мм длины и 0.46—0.65 мм ширины в середине тела и 0.86 мм в передней части. Передний конец сильно расширен в виде широкой лопасти, в основании которой помещается большой лопастной железистый орган. На дорзальном конце головной лопасти помещается ротовая присоска, за ней следует глотка (0.158×0.129 мм), от которой назад субмедиально тянутся две тонкие кишечные ветви. Брюшная присоска (0.25×0.29 мм) лежит недалеко от ротовой. Вполне сформированные половые железы помещаются в заднем отделе тела. Яичник, 0.18 мм в диаметре, лежит впереди двух, друг за другом лежащих, лопастных семенников, из которых первый — 0.313×0.356 мм и второй — 0.399×0.356 мм в диаметре. В заднем отделе тела, за железистым органом, находятся многочисленные желточные фолликулы. Под кутикулой, видимо, в экскреторных сосудах, находятся многочисленные известковые тельца, 0.004×0.008 мм в диаметре.

Дальнейшая судьба этой личинки до последнего времени была неизвестна. Многие авторы, вследствие чрезвычайного морфологического сходства *C. urnigerus* с *Apharyngostrigea cornu*, считали ее Adolescariee последней; однако наличие глотки у *C. urnigerus* и отсутствие ее у *A. cornu* ясно опровергают подобную связь. Быховский указывает на сильное заражение лягушек *C. urnigerus* вблизи поселения аистов, а В. Б. Дубинин высказывает предположение о связи *C. urnigerus* со *Strigea* выпей и чаек. Последнее предположение экспериментально было подтверждено Гинецинской (1949). По Гинецинской, *C. urnigerus* в кишечнике малой выпей (*Ixobrychus minutus*) развивается в половозрелую форму, оказавшуюся новым видом.

C. urnigerus является весьма распространенным паразитом лягушек дельты, встречаясь в них сразу после окончания метаморфоза. Излюблен-

Т а б л и ц а 4

З а р а ж е н и е л я г у ш е к *C. urnigerus* в р а з л и ч н о е в р е м я г о д а
(в %)

Время года	Возраст					
	до 1 года	1 год	2 года	3 года	4 года	5 лет и старше
Весна . . .	6.8	2.4	10.3	18.2	80.5	90.9
Лето . . .	—	—	—	—	31.1	35.3
Осень . . .	—	53.3	59.1	73.3	50.0	57.5
Зимовка . .	—	—	—	—	100.0	100.0
Выход с зимовки . .	—	—	—	—	—	100.0

ным местом их локализации являются половые железы (чаще самки). Поселяясь в последних, паразит питается их клетками. У паразитов, находящихся в яичниках, кишечные ветви наполнены черным пигментом яйца (установлено на микроскопических срезах). При сильном заражении у лягушек обоих полов происходит полная или частичная паразитарная кастрация. Экземпляры, подвергавшиеся полной кастрации, не уходят в места икрометания и даже не проявляют инстинктов к спариванию. Очень тихие и вялые, они лежат на солнце и вскоре погибают.

У таких кастрированных лягушек 4—5 лет, с длиной тела 120—125 мм и весом 150—180 г яичник грязновато-желтого цвета (паразиты желтые) с черными крапинками, занимает объем всего лишь 2.5—2.7 см³, тогда как у нормальных лягушек того же возраста, той же длины тела и весом 160—200 г яичник состоит из крупных фолликулов, интенсивно окрашен в черный цвет и занимает объем 21—28 см³. У самцов кастрация выражается иначе. Семенники не уменьшаются, а, наоборот, несколько вздуваются, темнеют, и поверхность их становится бугорчатой.

Экземпляры, частично кастрированные, уходят на места икрометания, где вместе с икрой выметывают и паразитов. В 1935 г. кастрированными оказалось 5% 4-летних лягушек и 30.7% лягушек 5-летнего возраста. Заражение *C. urnigerus* разных возрастов в различное время года представлено в табл. 4.

Заражение обнаруживается уже у молодых лягушек, сразу после окончания метаморфоза. С возрастом оно растет, но особенно сильно возрастает с половой зрелостью, так как наиболее частым местом локализации паразита являются половые железы. Исследования, производившиеся летом специально над *C. urnigerus*, показали (табл. 4), что заражение паразитом половозрелых лягушек после икрометания сильно снижается, а у неполовозрелых, не идущих на икрометание, наоборот, возрастает. Это объясняется тем, что зараженные половозрелые лягушки в момент икрометания вместе с икрой выметывают и паразитов, таким образом освобождаясь от последних и тем самым снижая процент заражения. В местах икрометания вместе с икрой мы неоднократно находили и *C. urnigerus*. Осенью заражение у старших половозрелых лягушек несколько увеличивается, но все же оказывается ниже заражения неполовозрелых особей, и лишь к зиме восстанавливается до весенней нормы, значительно превышая заражение младших возрастов. Интенсивность заражения, особенно при кастрации, достигает 1000 и несколько больше экземпляров в одной особи. Распространение по дельте Волги *C. urnigerus* очень не равномерно, что связано с распространением окончательного хозяина паразита — малой выпи.

25. **Tetracotyle strigis** (Schränk, 1788) Hughes 1929. До сих пор личинка *T. strigis* (синоним *T. colubri* Linstow, 1877) была обнаружена лишь у змей (*Natrix natrix* и *Vipera berus*); нам в дельте Волги эта форма встретила, кроме ужей (*Natrix natrix* и *N. tessellata*), в большом количестве и у озерной лягушки. Цисты этой личинки локализуются в полости тела, на стенках кишечника и во всех остальных внутренних органах.

Описание паразита (рис. 3). Личинка находится в яйцевидной цисте (1.02×0.5—0.7 мм), с толстой гиалиновой и тонкой волокнистой оболочкой, одевающей цисту снаружи. Личинка в цисте сильно сокращена, в расправленном же состоянии она достигает 0.38—0.61 мм длины и 0.26—0.32 мм ширины. Тело разделено на 2 отдела: большой, широкий — передний, и маленький, узкий — задний. Субтерминально

расположенная ротовая присоска достигает 0.068—0.094 мм в длину и 0.068—0.082 мм в ширину. К ротовой присоске плотно прилегает маленькая глотка (0.028—0.032×0.025—0.029 мм), от которой отходит короткий пищевод, вскоре разветвляющийся на две тонкие ветви кишечника, достигающие заднего края железистого органа. Железистый орган помещается сразу же за большой овальной брюшной присоской, расположенной в середине тела. Он разделяется на сильно лопастной передний участок и компактный небольшой задний. По бокам ротовой присоски располагаются две крупные присасывательные ямки личинки, достигающие величины брюшной присоски или несколько превышающие ее.

Все возрасты лягушек, в течение всего года, очень сильно заражены этим паразитом (табл. 3). С возрастом заражение растет и у половозрелых особей достигает 90—100%. Интенсивность заражения также очень высока и исчисляется несколькими тысячами паразитов в одной особи хозяина. В случаях сильного заражения цисты паразита скопляются глыбами, которые наполняют всю полость тела. Очень часто встречаются дегенерировавшие цисты; в этом случае они приобретают темнокоричневую окраску.

Дальнейшее развитие личинка получает в кишечнике хищных птиц (*Haliaetus albicilla*, *Pandion haliaetus* и др.) под названием *Strigea strigis* (Schrank, 1788) Abildgaard, 1798.

26. *Tetracotyle crystallina* (Rud., 1819). Эта личинка известна главным образом из лягушек (*Rana ridibunda*, *R. esculenta* и *R. temporaria*) и лишь однажды найдена в гадюке. Однако в дельте Волги *T. crystallina* является более редким паразитом лягушек и более частым паразитом ужей, чем предыдущий вид, до сих пор известный только из змей. Это дает повод думать, что обе указанные личинки, вследствие внешнего сходства цист и почти одинаковой величины, а, кроме того, и одновременного паразитирования в ужах и лягушках, смешивались и были разграничены как 2 вида разных хозяев. Местом локализации *T. crystallina* является перитонеум, мускулатура, легкие, ткани сердца, печени и других внутренних органов.

О п и с а н и е л и ч и н к и (рис. 4). Циста *T. crystallina* такой же величины и формы, как и у *T. strigis*. Она имеет лишь одну тонкую гиалиновую оболочку. Расправленное тело личинки грушевидной формы, достигает 0.42—0.58 мм длины при ширине 0.31 мм в переднем конце и 0.12 мм в заднем. Терминально расположенная ротовая присоска имеет 0.069 × 0.074 мм в диаметре. За ней следует глотка — 0.029 × 0.021 мм, переходящая в довольно длинный пищевод, который перед брюшной присоской делится на две кишечные ветви, тянущиеся до заднего конца тела. Брюшная присоска 0.069—0.07 мм длины и 0.082 мм ширины; за нею располагается комплекс железистых клеток, разделенный на 3 участка и 3 группы клеток полового зачатка, несколько смещенные к заднему концу тела. Присасывательные ямки овальной или округлой формы располагаются по бокам ротовой присоски, ниже ее заднего края. и достигают размеров последней.

Заражение лягушек дельты Волги *T. crystallina* происходит на 3-м году их жизни (табл. 3), причем заражение на Обжоровском участке значительно выше такового на Дамчикском.

27. *Strigea* sp., мезоцеркария. Мелкая, прозрачная, очень подвижная личинка, локализирующаяся под фасциями мышц задних ног, мышц груди и др. Личинки скопляются по несколько экземпляров в одном месте, вызывая жировое перерождение окружающих их тканей.

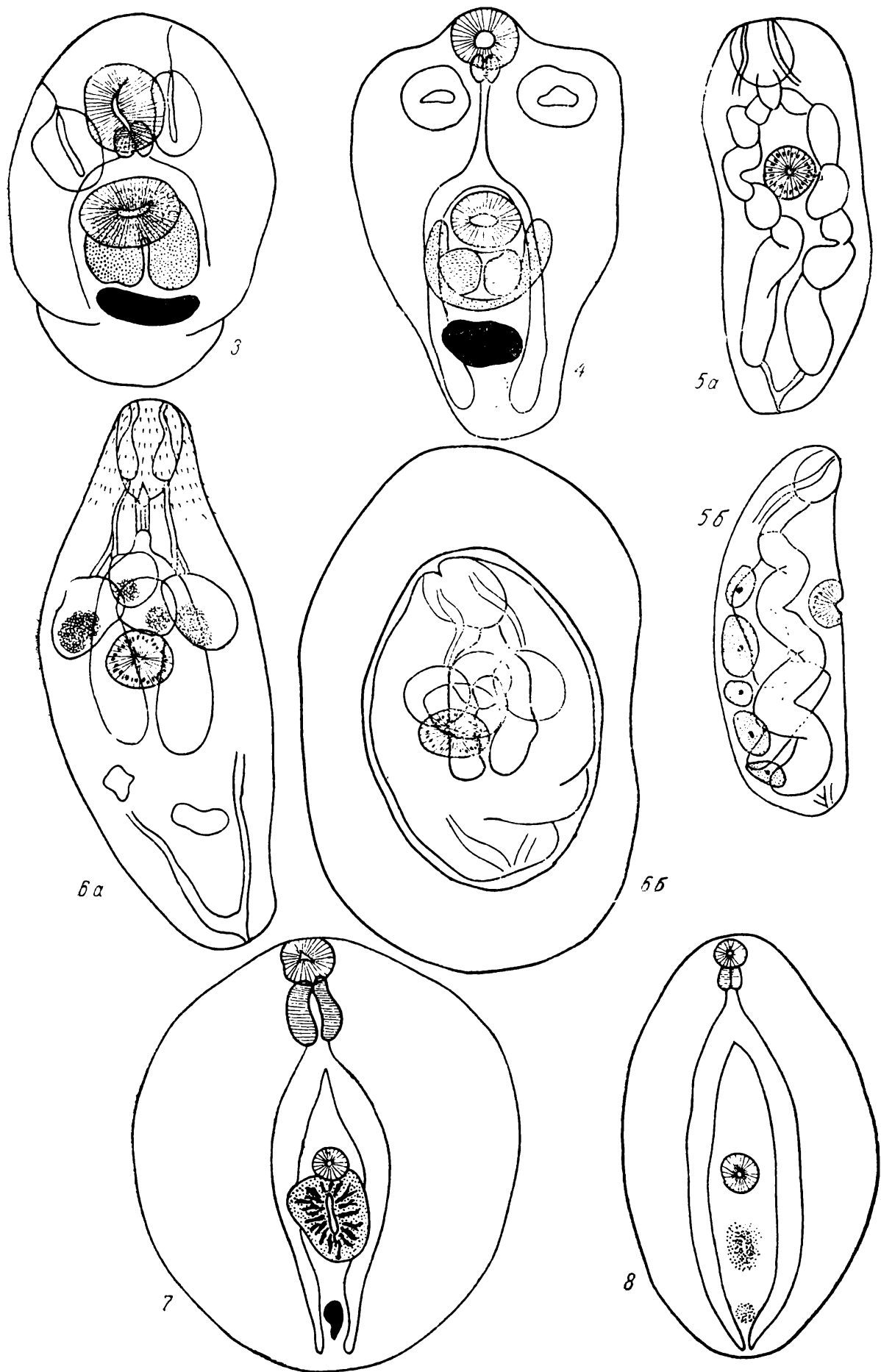


Рис. 3. *Tetracotyle strigis* (Schrank, 1788) Hughes, 1929. Рис. 4. *Tetracotyle crystallina* (And., 1819). Рис. 5. а и б. Мезоцеркария *Strigea* sp. Рис. 6. а и б. Мезоцеркария *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914. Рис. 7. *Neodiplostomulum major* larva nov. Рис. 8. *Neodiplostomulum minor* larva nov.

О п и с а н и е л и ч и н к и (рис. 5). Длина тела 0.33—0.42 мм, при ширине 0.15—0.16 мм. На переднем конце личинки находится еще не вполне сформированная ротовая присоска 0.079—0.082 мм длины и 0.067—0.069 мм ширины, за которой следует небольшая глотка, переходящая в короткий пищевод. Мощные кишечные ветви, идущие от пищевода, тянутся, извиваясь на своем пути, до заднего конца тела. Дорзально от кишечных ветвей на всем их протяжении располагаются с каждой стороны по 5 крупных одноклеточных желез, протоки которых открываются по бокам ротового отверстия. Одна пара одноклеточных желез лежит выше брюшной присоски, другая — на ее уровне и три пары — позади брюшной присоски. Железы имеют овальную форму и достигают 0.054—0.069 мм длины и 0.036—0.041 мм ширины. Брюшная присоска, 0.061—0.063 мм в диаметре, располагается на расстоянии 0.082 мм от заднего края ротовой присоски.

Мезоцеркария *Strigea* sp., впервые найденная нами в лягушках Астраханского заповедника, отличается от известной мезоцеркарии *Strigea vaginata* (Brandes, 1888) Lutz, 1933, тем, что у нее 5, а не 4 пары одноклеточных желез. М. *Strigea* sp. встречается лишь у взрослых лягушек, начиная с 3-летнего возраста (табл. 3). Осенью заражение ею лягушек слабее, чем в другое время года. Интенсивность заражения обычно не превышает 200 экземпляров в одной особи хозяина. Дальнейшая судьба этой личинки не известна.

Сем. DIPLOSTOMIDAE Poirier, 1886

28. **Alaria alata** (Goeze, 1782) Krause, 1914, мезоцеркария. Этот вид был найден в лягушках и ужах дельты Волги.

О п и с а н и е л и ч и н к и (рис. 6). Тело М. *Alaria alata* грушевидной формы, достигает 0.5—0.57 мм длины при 0.23 мм наибольшей ширины. На переднем, более узком, конце находится еще не вполне сформированная ротовая присоска 0.11 мм длины и 0.07—0.074 мм ширины. Передний конец личинки покрыт 8—9 рядами шипиков. Глотка представляет собой небольшое вздутие в начальной части пищевода; последний достигает 0.04 мм длины и расходится на две кишечные ветви, идущие назад и к концу расширяющиеся. Кишечные ветви, 0.18—0.19 мм длины, достигают лишь конца второй трети тела личинки. Брюшная присоска 0.07—0.074 мм в диаметре, располагается на расстоянии 0.127 мм от ротовой присоски. Впереди брюшной присоски, в области разветвления кишечника, располагаются 4 крупные железистые клетки 0.054—0.082 мм величины, протоки которых открываются по бокам ротового отверстия. Железы располагаются на расстоянии 0.164 мм и 0.205 мм от переднего конца личинки.

Личинка заключена в овальную цисту, диаметром 0.57×0.77 мм, состоящую из двух тонких гиалиновых оболочек, внутренняя из которых плотно облегает тело личинки (длиной 0.326 мм), а наружная отстает от первой, образуя вокруг личинки полость, наполненную жидкостью.

У лягушек заповедника М. *Alaria alata* встречается уже на первом году их жизни. Обычным местом ее локализации является слизистая оболочка нижней стороны нижней челюсти, грудная и ротовая полости и фасции мышц груди и лицевой части головы.

Процент заражения этой личинкой лягушек с возрастом увеличивается (табл. 3), а одновременно с этим растет и интенсивность заражения. До 3-летнего возраста включительно интенсивность не превышает

4—5 экземпляров в одной лягушке, у 4-летних достигает 150 экземпляров в одной особи хозяина, а у 5-летних лягушек и старше доходит до 1000 экземпляров. Окончательным хозяином этой личинки в условиях дельты Волги является лисица (*Vulpes vulpes subsp.*), в которой неоднократно обнаруживались половозрелые *Alaria alata*.

29. **Tylodelphys rhachiaea** (Henle) является широко распространенной личинкой спинного мозга лягушек. Обычным местом ее локализации служит поясничный отдел спинного мозга, где свободные черви располагаются в миелиновой оболочке. Личинки очень подвижны, сильно сокращают тело.

Подробное описание личинок дано в работе Люэ (Lühe, 1911). По мнению некоторых авторов, *T. rhachiaea* развивается в кишечнике аистов и кваквы в половозрелую форму — *Proalaria excavata* (Rud., 1802) Szidat, 1935.

В низовьях дельты Волги *T. rhachiaea* встречаются почти у всех лягушек, начиная с 2-летнего возраста. Несмотря на это, заражение, широко распространенных здесь квакв *P. excavata* обнаруживается крайне редко (5 случаев из 158 обследованных птиц), хотя цапли в большом количестве поедают зараженных лягушек.

Летом 1949 г. мной были поставлены три опыта по экспериментальному заражению квакв *T. rhachiaea*. Птицам было скормлено большое количество личинок (370, 400, 500), выделенных из мозга в физиологический раствор или непосредственно с тканью мозга. Заражения птиц не произошло. Результаты опыта дают повод предполагать, что *T. rhachiaea* не является личинкой *P. excavata*, а развиваются в какого-то иного сосальщика.

30. **Neodiplostomulum major** larva nov. Весьма распространенная личинка, встреченная почти во всех тканях и органах волжских лягушек и ужей.

Описание личинки (рис. 7). Личинка без цисты, имеет округлую форму тела 0.53—0.68 мм длины и 0.49—0.52 мм ширины. Ротовая присоска, расположенная на переднем конце, имеет 0.065—0.067 мм в диаметре. Прилегающая к ней глотка овальной формы, 0.082 мм длины и 0.049—0.051 мм ширины. За глоткой следует короткий пищевод, разветвляющийся на две кишечные ветви, идущие к заднему концу тела. Брюшная присоска лежит в центре тела и достигает всего 0.041 мм в диаметре. За ней лежит большой компактный прикрепительный диск 0.11—0.13×0.077—0.081 мм, за которым, ближе к заднему концу тела, располагается маленькая группа клеток полового зачатка.

Заражению подвергаются уже головастики в период формирования передних ног, причем у них более частым местом локализации личинки является полость тела, а не ткани и мышцы, как у лягушек. Заражение лягушек разного возраста в различные сезоны года представлено в табл. 5.

Следует отметить сильное заражение головастиков (50%) Обжоровского участка, где весной у однолеток заражение достигало всего 2.4%. Вероятно, исследованные головастики обитали в зоне благоприятного развития церкарий. Интенсивность заражения лягушек *N. major* колеблется в пределах от 1 до 500 экземпляров в одной особи хозяина. Дальнейшая судьба личинки не известна.

31. **Neodiplostomulum minor** larva nov. Самая распространенная личинка сосальщиков в лягушках и ужах дельты Волги. Встречается во всех внутренних органах и мускулатуре, но особенно интенсивно

поражает жировое тело, половые железы и серозную оболочку полости тела.

О п и с а н и е л и ч и н к и (рис. 8). Тело более вытянутое, чем у предыдущего вида; достигает в длину 0.3—0.45 мм при ширине 0.20—0.24 мм. Ротовая присоска 0.032—0.040 мм в диаметре. Имеется небольшая овальная глотка 0.024—0.028×0.020—0.021 мм, за которой следует короткий пищевод и затем две ветви кишечника, тянущиеся до заднего конца тела (ширина их достигает 0.035 мм). Брюшная присоска

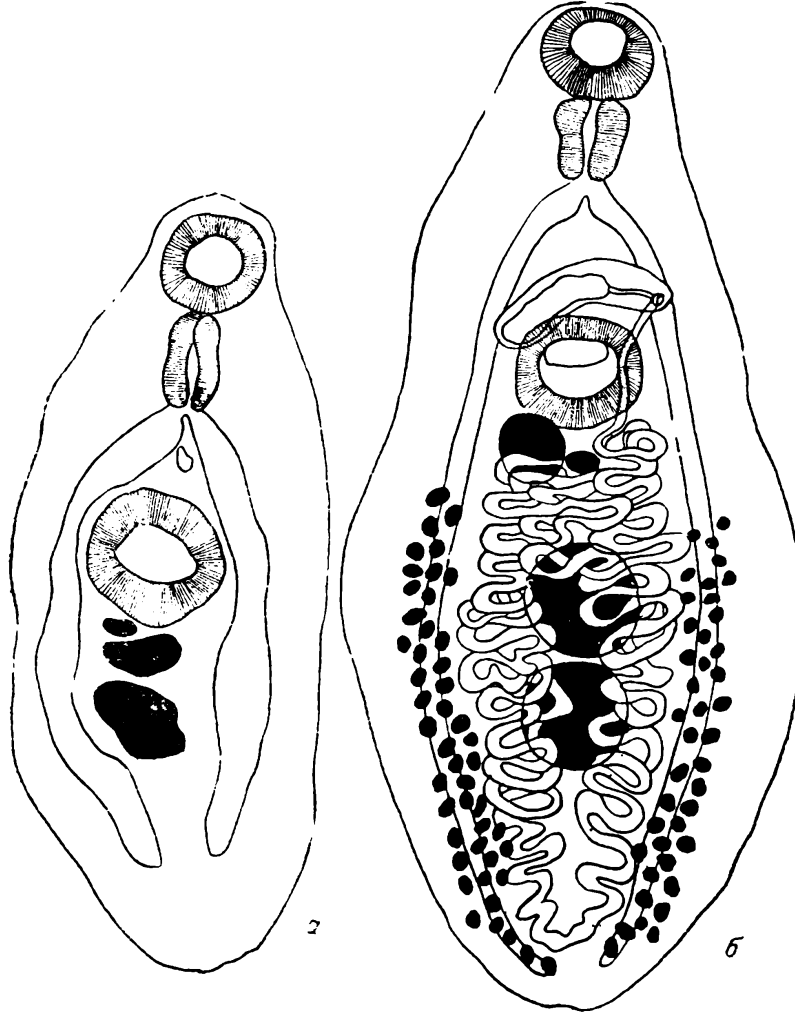


Рис. 9. *Encyclometra natricis* Baylis et Cannon, 1924.
а — личинка из полости тела лягушки, б — взрослая форма из кишечника ужа.

помещается в конце второй трети тела и имеет в диаметре 0.035—0.040 мм. Непосредственно за ней располагается небольшой прикрепительный орган, размером 0.040×0.056 мм. Ближе к заднему концу тела лежит группа клеток полового зачатка. У некоторых экземпляров по бокам присоски заметны группы более интенсивно красящихся клеток; однако сформированных желез, типичных для личинок типа *Diplostomulum*, нет.

Паразиты в сильно сокращенном состоянии с втянутым передним и задним концом находятся в тонкостенных цистах 0.3—0.4 мм диаметром.

Лягушки дельты заражаются *N. minor* еще в ранней стадии головастиков. Эта личинка является первым паразитическим червем у головастиков. Интенсивность заражения этим видом лягушек обычно очень

высокая и достигает нескольких тысяч экземпляров в одной особи. Процент заражения и интенсивность заражения с возрастом хозяина растет (табл. 3). Дальнейшая судьба *N. minor* еще не выяснена.

Сем. **PLAGIORCHIDAE** (Lühe, 1901)

32. *Encyclometra natricis* Baylis et Cannon, 1924, larva nov. Личинка встречается в небольшом количестве в мускулатуре, печени и полости тела лягушек дельты, но главным образом у головастиков старшего возраста после появления у них конечностей (табл. 3).

Описание личинки (рис. 9, а), Личинка достигает 1.63—1.65 мм длины при 0.7—0.75 мм ширины. На переднем, более узком, конце тела помещается ротовая присоска 0.27×0.20 мм, за которой лежит крупная грушевидная глотка 0.20—0.21 мм длины и 0.15—0.17 мм ширины. Непосредственно от глотки берут начало две толстые ветви кишечника, идущие к заднему концу тела. Форма глотки имеет постоянный характерный вид, который сохраняется и у взрослых форм, паразитирующих в окончательном хозяине. В середине тела лежит крупная брюшная присоска 0.31—0.36 мм в диаметре. Впереди нее, за разветвлением кишечника, находится слабо дифференцированный циррус. У двух более крупных экземпляров из лягушек за брюшной присоской были видны 3 зачатка половых органов.

Личинка *E. natricis* инкапсулируется в толстых соединительнотканых цистах. Личинки вместе с лягушками попадают в ужа, где развиваются в половозрелую форму, локализирующуюся в пищеводе и желудке. Половозрелая форма из пищевода и желудка ужа (*Natrix natrix*) описана Байлис и Кенон (Baylis and Cannon, 1924), а также найдена нами в желудке ужей (*N. natrix* и *N. tessellata*) Астраханского заповедника (рис. 9, б).

Сем. **HARMOSTOMIDAE** Odhner, 1912

33. *Distomum* (s. l.) *cloacicola* Lühe, 1909, larva nov. Очень интересный паразит, половозрелая форма которого локализируется в клоаке ужей, а личинка, оказавшаяся прогенетической, — в тканях внутренних органов (печень, почки, легкие) лягушек.

Описание личинки (рис. 10). Личинка имеет овальное плотное тело, достигающее 0.5—1.2 мм длины и 0.27—0.61 мм ширины. Крупная поперечно-овальная ротовая присоска 0.18×0.23 —0.24 мм ведет в округлую глотку 0.065 мм в диаметре. Непосредственно от глотки берут начало кишечные ветви. Брюшная присоска 0.18×0.22 мм. Круглый яичник расположен дорзально от брюшной присоски. За яичником, ближе к заднему концу тела, находятся 2 рядом лежащие семенника. Желточники, располагающиеся по бокам тела, простираются от переднего края брюшной присоски до заднего края семенников. Матка, наполненная большим количеством яиц, заполняет все тело от середины брюшной присоски до заднего края семенников, причем лежит вентрально

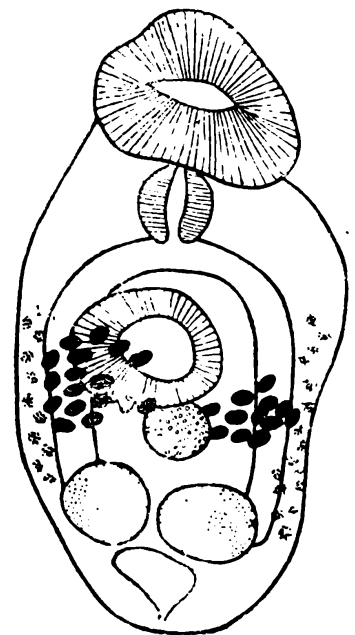


Рис. 10. *Distomum* (s. l.) *cloacicola* Lühe, 1909. — Прогенетическая личинка из почек лягушки.

от последних. Яйца с желтоватой скорлупой достигают 0.028—0.033 мм длины при 0.021 мм ширины. На самом заднем конце тела располагается крупный экскреторный пузырь, 0.131—0.102 мм. Личинка помещается в соединительнотканной капсуле.

D. cloacicola была обнаружена лишь у лягушек Обжоровского участка в апреле (табл. 3). Интенсивность заражения не превышала 5 экземпляров в одной особи. Заражение ужей заповедника этим паразитом достигает 63%.

Класс. Ленточные черви (Cestodes)

Сем. **MESOCESTOIDIDAE** Perrier, 1897

34. **Tetrathyridium mesocestoidini** larva nov. Это единственный вид ленточных червей, встреченный в лягушках дельты. *T. mesocestoidini* является личиночной формой, локализирующейся под кожей, в мышцах и в полости тела лягушек и ужей.

О п и с а н и е л и ч и н к и. Личинка имеет лентовидно-вытянутое тело, края которого образуют многочисленные боковые складки. Длина тела 15—60 мм при ширине 0.6—2.5 мм. На переднем, несколько вздутом, конце располагаются 4 крупные присоски 0.25—0.35 мм в диаметре. Чаще передний конец вместе с присосками свернут внутрь, так, что последних не видно. На заднем, закругленном конце располагается терминальная ямка. Такая личинка в свернутом состоянии помещается в тонкостенной цисте. Подобные цисты под кожей, особенно у ужей, образуют выпуклости, заметные при наружном осмотре животного. *T. mesocestoidini* заражаются лишь старшие возрасты лягушек, начиная с 4-летнего возраста. Заражение весной у 4-летних лягушек достигает 5%, у 5-летних — 9.1% на Дамчикском участке и 6.5% на Обжоровском участке. Осенью у этих возрастов заражение держится на 5%.

Класс. Круглые черви (Nematodes)

В з р о с л ы е ф о р м ы к р у г л ы х ч е р в е й

Сем. **TRICHOSTRONGYLIDAE** Leiper, 1912

35. **Oswaldocruzia filiformis** (Goeze, 1782). Хорошо изученный вид. Местом его локализации является кишечник многих земноводных и пресмыкающихся Азии и Европы.

Наряду с этим твердо установленным видом описано большое количество других, мало чем отличающихся от *O. filiformis*, но, однако, еще до сих пор не объединенных с последним. Так, в сводке Травассос (Travassos, 1937) по *Trichostrongylidae* мы находим большое количество видов рода *Oswaldocruzia*, отличающихся друг от друга лишь весьма незначительными признаками. В частности, *O. bialata* из кишечника тех же хозяев, что и *O. filiformis*, отличается от нее, по Травассосу, лишь наличием боковых крыльев, которые при различной фиксации могут быть очень различными.

В нашем материале встретились все переходы от довольно широких боковых крыльев до полного их отсутствия, что зависит исключительно от свежести паразита при фиксации и от самого фиксатора. При фиксации мертвых червей боковые крылья обнаруживаются; при фиксации

Т а б л и ц а 5

З а р а ж е н и е о з е р н о й л я г у ш к и к р у г л ы м и ч е р в я м и (в %)

Время вскрытия	Количество вскрытий	Возраст	Взрослые формы					Личинки	
			<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	<i>Rhabdias bufonis</i>	<i>Aplectana acuminata</i>	<i>Cosmocerca ornata</i>	<i>Icosiella neglecta</i>	<i>Contracaecum longicaudatum</i>	<i>Gnathostoma hispidum</i>
Весна 1935 г.									
22 IV—9 V . . .	44	До 1 года	38.7	22.7	—	6.8	—	—	—
	41	1 »	68.3	17.1	—	70.7	—	12.2	—
	39	2 »	71.8	46.2	—	76.8	—	23.1	—
	33	3 »	75.7	45.5	—	81.8	—	36.4	9.1
	41	4 »	73.2	34.2	4.9	61.0	—	12.2	17.1
	44	5 »	72.7	36.4	—	77.3	—	4.5	40.9
Осень 1935 г.									
30 VII—9 X . . .	60	До 1 года	30.0	73.3	6.7	10.0	—	—	—
	22	2 »	36.4	63.6	9.1	36.4	—	—	—
	15	3 »	40.0	46.7	—	53.3	—	—	20.0
	20	4 »	40.0	50.0	—	35.0	60.0	—	20.0
	40	5 лет и более	47.5	47.5	12.5	25.0	80.0	—	30.0
Во время спячки 7 III—25 III 1936 г.	60	5 лет и более	—	31.7	—	21.7	23.3	—	28.3
После спячки 23 IV—29 IV 1936 г.	60	5 лет и более	50.0	45.0	—	—	30.0	—	80.0
Весна 1936 г.									
14 V—28 V . . .	60	5 лет и более	56.7	50.0	—	50.0	—	—	30.0
	50	1 год	58.0	14.0	—	16.0	—	—	—
Лето 1936 г.									
7 VI—27 VI . . .	60	Головастики	—	—	18.3	—	—	—	—

живых особей они почти незаметны. Все остальные признаки у этих двух видов одинаковы, что дает нам основание предполагать, что *O. biolata* как самостоятельный вид не существует.

Далее, *O. denudata* из легких ужа также внушает некоторое сомнение в своей самостоятельности, что было высказано еще Травассосом (1921). Безусловно ошибочно указано у Рудольфа место ее локализации, о чем пишет в своей работе Травассос. Встреченная нами в кишечниках ужей *Oswaldocruzia* при тщательном изучении оказалась *O. filiformis*, до сих пор не встречавшейся в ужах. Располагая большим материалом из ужей и принимая во внимание все вышесказанное, мы сомневаемся в самостоятельности существования вида *O. denudata* Rud.

Если более подробно просмотреть и другие виды рода *Oswaldocruzia*, то весьма вероятно, что некоторые из них (*O. skrjabini* Trav., 1937; *O. bra-*

siliensis Lent et Freitas, 1935) тоже окажутся идентичными с широко распространенным видом *O. filiformis*.

В дельте Волги *O. filiformis* была обнаружена у лягушек всех возрастов. Процент заражения этим паразитом не зависит от возраста хозяина и у разных возрастных групп держится приблизительно на одном и том же уровне (табл. 5). Наблюдаются лишь сезонные колебания, выражающиеся в том, что довольно сильное заражение весной несколько снижается к осени, а зимой исчезает совсем.

Сезонность заражения и отсутствие возрастных колебаний ее можно объяснить исключительно коротким сроком жизни паразита. Вследствие того, что паразит живет в хозяине очень короткое время, в последнем не происходит накопления его, а потому заражение с возрастом не увеличивается. Падение заражения к осени, вероятнее всего, связано с значительно меньшим потреблением в это время в пищу промежуточных хозяев паразита. Исчезновение заражения зимой происходит потому, что во время спячки лягушки не питаются, новые заражения не происходят, а старые паразиты очень скоро вымирают.

Интенсивность заражения колеблется в пределах от 1 до 30 и лишь у старших возрастов изредка достигает 50—60 экземпляров. Это также говорит о коротком сроке жизни *O. filiformis*, вследствие чего не происходит накопления паразита в организме хозяина и интенсивность заражения оказывается слабой.

Сем. RHABDIASIDAE Railliet, 1915

36. **Rhabdias bufonis** (Schrank, 1788). Паразит этот в пределах СССР распространен очень широко, встречаясь в легких лягушек и жаб. В нашем материале по озерной лягушке все возрасты, исключая головастики (по данным других авторов головастики тоже заражены), оказались зараженными *Rh. bufonis*. Процент заражения им и интенсивность заражения с возрастом хозяина почти не растет (табл. 5). У лягушек в возрасте 5 лет заражение зимой остается приблизительно таким же, как и в другие сезоны года. Интенсивность заражения всегда незначительная, чаще 2—4, и не больше 12 экземпляров в обоих легких одной лягушки. У 5-летних лягушек, сразу же после спячки, интенсивность заражения сильно снижается, не превышая в среднем двух паразитов в обоих легких, что происходит за счет большой смертности паразитов, прозимовавших 4—5 месяцев в легких хозяина.

Сем. COSMOCERCIDAE Travassos, 1925

37. **Aplectana acuminata** (Schrank, 1788). Этот вид для *R. ridibunda* СССР был впервые указан Быховским в 1935 г. Другими хозяевами *A. acuminata* являются: *R. temporaria*, *R. esculenta*, *Bufo vulgaris*, *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus*, *Bombinator igneus*, *Triton cristatus*, *Natrix natrix* и *N. tessellata*.

У лягушек дельты Волги *A. acuminata* встречалась нечасто (табл. 5). Наиболее зараженными оказались головастики старшего возраста (с двумя парами конечностей). Сильное заражение головастиков и молодых лягушат, только что закончивших метаморфоз, дает нам право считать этого паразита «детским», а с другой стороны, указывает на то, что цикл развития паразита, вероятно, идет без промежуточного хозяина. Интенсивность заражения колеблется в пределах от 1 до 20 экземпляров в одной особи.

38. **Cosmocerca ornata** (Dujardin, 1845). Мелкие черви, локализирующиеся в прямой кишке *R. ridibunda* и *Bufo viridis*. В лягушках дельты Волги *C. ornata* является столь же частой, как и *O. filiformis*, причем характер заражения по сезонам и возрастам тот же, что и у последнего паразита (табл. 5), но интенсивность заражения гораздо больше, — в среднем 50—100 экземпляров, максимально 500 экземпляров в одной особи. Весной заражение этим паразитом сильнее, чем осенью, зимой держится на прежнем уровне, а сразу после зимовки резко снижается до нуля.

Можно предполагать, что зимой черви перезимовывают в лягушках, так как в конце зимовки мы находим только вполне половозрелых червей. С пробуждением хозяина и началом функционирования его кишечника *C. ornata* полностью выводится из организма хозяина, после чего начинается новое заражение его молодыми формами, которые в большом количестве встречаются именно ранней весной. Как предполагает Быховский (1935), под *C. ornata* в пределах СССР, вероятно, указывалась ошибочно и *C. commutata* (Dies., 1851). В данном случае мы имели дело исключительно с *C. ornata*.

Сем. **SETARIIDAE** Skrjabin et Schikhobalowa, 1945

39. **Icosiella neglecta** (Diesing, 1851). Этот вид довольно часто встречается под кожей и в фасциях мышц *R. ridibunda* и *R. esculenta*. Для озерной лягушки в СССР указывается Динником (1930) для Северного Кавказа и Быховским (1935) для Таджикистана (где отмечен как *Filaria* sp.).

В дельте Волги *I. neglecta* была встречена лишь на Дамчикском участке, причем исключительно у лягушек в возрасте старше 4 лет (табл. 5). По размерам найденные нами экземпляры почти полностью соответствуют указаниям Динника, данным для этого вида из лягушек Северного Кавказа, и превышают размеры, приводимые для *I. neglecta* Скрябиным и Шихобаловой (1948).

По Депорту (Desportes, 1941), промежуточным хозяином этого вида является *Forcipomyia velox* (Heleidae). К сожалению, фауна двукрылых дельты Волги почти не изучена. Поэтому трудно сказать, какие виды в условиях дельты могут быть промежуточными хозяевами *I. neglecta* и как широко они там распространены. Возможно, что сильный рост заражения этим видом лягушек осенью и только в возрасте старше 4 лет связан с расположением мест выплода промежуточных хозяев в местах нереста лягушек, куда идут лишь половозрелые особи (старше 4 лет). При гибели зараженного промежуточного хозяина личинки *I. neglecta* освобождаются и попадают в воду, где уже активно проникают под кожу лягушек. Этим и объясняется то, что обычным местом локализации *I. neglecta* являются фасции мышц задних ног.

Л и ч и н о ч н ы е ф о р м ы к р у г л ы х ч е р в е й

Сем. **HETEROCHEILIDAE** Raill. et Henry, 1915

40. **Contracaecum longicaudatum** larva nov. Свободные личинки этого вида были встречены в желчных протоках печени лягушек дельты; инцистированные же — в коричневых цистах на стенке прямой кишки. Характерной особенностью вида является чрезвычайно длинный хвост.

Описание личинки (рис. 11). Тело личинки достигает 2.26—2.5 мм длины при 0.162 мм ширины. Терминально расположенное ротовое отверстие окружено тремя слабо дифференцированными губами. От рта тянется пищевод 0.35—0.37 мм длины, 0.032—0.033 мм ширины,

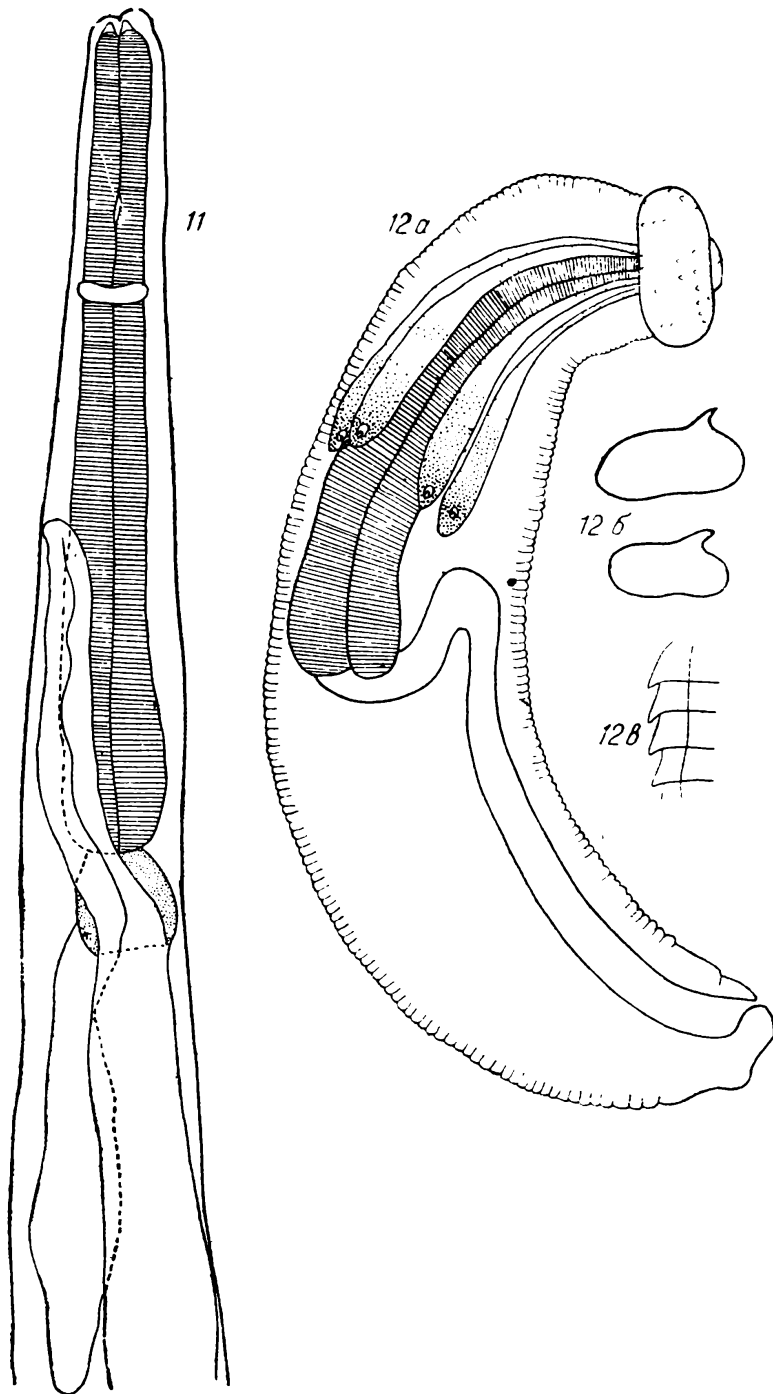


Рис. 11. *Contracaecum longicaudatum* larva nov. из желчных протоков печени лягушки. Рис. 12. Личинка *Gnathostoma hispidum* Fedtschenko, 1872: а — из мышц лягушки, б — крючья воротничка, в — край тела.

расширяющийся в своем основании, где ширина его достигает 0.053—0.055 мм. За пищеводом следует бочонковидный желудок 0.048—0.057 мм длины и 0.041—0.048 мм ширины. От желудка назад отходит мощный вырост, расширяющийся на своем конце, 0.25—0.26 мм длины при 0.049—0.05 мм наибольшей ширины. Передний вырост средней кишки меньше —

0.18—0.19 мм длины и 0.025 мм ширины. Задний конец средней кишки образует мешковидное расширение, субтерминально от которого отходит тонкая задняя кишка, оканчивающаяся анальным отверстием, расположенным на расстоянии 0.13—0.14 мм от заднего конца тела. На расстоянии 0.075—0.081 мм от переднего конца тела располагается экскреторное отверстие, а на расстоянии 1.1—1.27 мм — нервное кольцо. У некоторых личинок можно различить щель влагалища, прикрытую двумя губами. Влагалище достигает 0.026 мм длины и располагается приблизительно в середине тела.

C. longicaudatum в лягушках дельты были встречены весной 1935 г., и лишь на Обжоровском участке (табл. 5). Максимальная интенсивность заражения — 19 экземпляров в одной лягушке, чаще же — 4—5 экземпляров. Дальнейшее развитие паразита происходит, очевидно, в каких-то птицах заповедника, в которых очень часто паразитируют взрослые черви этого рода.

Сем. GNATHOSTOMATIDAE Railliet, 1895

41. **Gnathostoma hispidum** Fedtschenko, 1872, larva nov. В мускулатуре ног, груди и на стенках кишечника озерной лягушки были найдены инкапсулированные личинки рода *Gnathostoma* (Owen), которые оказались личинками взрослой нематоды — *Gn. hispidum*, найденной В. Дубининым в желудках кабанов (*Sus scrofa scrofa*) дельты Волги. Ранее Скрыбин и Шульд отмечали взрослых *Gnathostoma* в домашних свиньях г. Астрахани. До сих пор личинки *Gnathostoma* были известны лишь из птиц (*Gn. pelacani* Chatin, 1874, из пеликанов и *Gn. accipitri* Skrjabin, 1916, из орла).

О п и с а н и е л и ч и н к и (рис. 12). Личинка имеет толстое колбасовидное тело с ясно выраженной поперечной исчерченностью. Длина тела 0.45—0.6 мм, ширина 0.1—0.13 мм. Рот, находящийся на переднем конце, ограничен двумя угловатыми латеральными губами и опоясан вздутым воротничком, на котором располагаются 10 рядов крючьев по 80—100 в каждом ряду. Хорошо развитые крючья располагаются в 3, 4, 5 и 6 рядах, считая от ротового отверстия. 1, 2, 7, 8, 9 и 10-й ряды содержат очень мелкие, прозрачные, еще плохо развитые крючечки. Тело личинки голое, без шипиков, присутствие которых характерно для взрослых червей этого вида.

От *Gn. accipitri* и *Gn. pelecani*, личинка *Gn. hispidum* отличается тем, что у первых воротничок вооружен всего лишь четырьмя рядами крючьев, в то время как у последней их 10. От рта *Gn. hispidum* отходит мешковидный пищевод 0.34—0.36 мм длины и 0.05 мм ширины. За ним следует средняя кишка (0.017 мм ширины), постепенно переходящая в заднюю, которая открывается субтерминально расположенным анальным отверстием, отстоящим на 0.02 мм от закругленного заднего конца тела. От рта внутрь полости тела свешиваются окологотовые железы, достигающие в длину 0.18—0.2 мм.

Циста состоит из одной довольно плотной, но тонкой, оболочки, в которой личинка свернута в кольцо.

Заражение лягушек личинкой *Gn. hispidum* происходит лишь с наступлением половой зрелости, начиная с трех лет и старше (табл. 5). Интенсивность заражения обычно не превышает 20 экземпляров в одной лягушке и лишь у 5-леток достигает 45—46 экземпляров.

Кабаны дельты, в большом количестве поедающие лягушек, по данным В. Дубинина, заражены *Gn. hispidum*: взрослые — на 92.8%, моло-

дые — на 25.6%. Такой тесный контакт между промежуточным (лягушкой) и окончательным хозяином (кабаном и домашней свиньей) создает самые благоприятные условия для развития паразита.

Кроме лягушки и кабана, у *Gn. hispidum* должен быть еще и третий хозяин — первый промежуточный, которым может быть какое-нибудь беспозвоночное, возможно, циклоп (по аналогии с известными циклами других видов этого рода).

Взрослые *Gn. hispidum* являются патогенными паразитами свиней, а потому нахождение их личинок в лягушках имеет практическое значение, дающее возможность профилактически предохранить свиноводческие хозяйства от опасного паразита. Профилактические мероприятия по борьбе с этим паразитом должны быть основаны на разрыве связи между лягушками и свиньями, что в различных конкретных условиях может быть достигнуто разным способом.

Класс. Пиявки (*Hirudinea*)

Пиявки, сосущие кровь животных, имеют большое значение как переносчики различных кровепаразитов.

На лягушках дельты Волги нами было обнаружено 2 вида пиявок:

42. **Hemiclepsis marginata** Müll. на 4 лягушках, несомненный передатчик *Trypanosoma rotatorium* и *Lancasterella minima*.

43. **Clepsina** sp., обнаруженная 2 раза на малоподвижных особях хозяина: на взрослой лягушке, пробудившейся от спячки, и на молодом лягушенке, только что закончившем метаморфоз.

IV. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Паразитофауна лягушек дельты Волги значительно богаче, чем в ряде других районов СССР, исследованных в этом отношении. Даже, если сделать поправку на недостаточно полную изученность паразитофауны лягушек этих районов, бесспорным остается тот факт, что гидрологические и эколого-фаунистические особенности дельты Волги создают исключительно благоприятную почву для развития основного и промежуточных хозяев, а вместе с тем и для паразитов. Поэтому, прежде чем остановиться на общей характеристике паразитофауны лягушек дельты и на некоторых закономерностях ее изменений, необходимо дать краткий эколого-фаунистический очерк дельты в целом и тех ее участков, где производились сборы материала для исследования.

1. Эколого-фаунистическая характеристика дельты Волги и ее отдельных участков

Приморская часть дельты Волги претерпела и продолжает претерпевать существенные изменения. Они сводятся к следующему: 1) отодвигание основного русла с востока на запад; 2) интенсивный рост дельты; 3) продвижение в южном направлении осолоненных степных участков, вытесняющих типичные для приморской части тростниковые крепи.

В процессе исторического развития основное русло дельты меняет свое положение, отодвигаясь с востока на запад (Мейснер, 1915; Книпович, 1923). Реки и взморье в восточной части дельты мелеют настолько, что в них прекращается судоходство. В западной части дельты, наоборот, происходит промывание и соединение реками и протоками калмыцких ильменей.

Много лет тому назад главным руслом («банком») для выхода в море являлась р. Бузан (или Обжорова), протекающая по территории восточного Обжоровского участка заповедника. Затем главное русло переместилось западнее, на Беленский банк. Позже им стала р. Быстрая (Дамчикский участок заповедника), затем Старая Волга, а уже в настоящее время оно лежит в 40—50 км к западу от последней. Возможно, в дальнейшем главное русло дельты переместится в интенсивно размываемые калмыцкие ильмена. Результатом обмеления восточных участков дельты являются находящиеся там мелкие, уже зарастающие и заболачивающиеся ерики и култуки, сохранившие ныне еще старые названия (Белужий и Севрюжий ерик, Белужий кулук и т. д.), характеризующие их прошлую сущность.

В связи с процессом перемещения основного русла в западном направлении, на западных участках усиливается водосток, несущий с собою массы взвешенных частиц, образующих при отложении новые отмели, острова, косы и т. д. Поэтому, на западном — Дамчикском — участке заповедника наблюдаются интенсивные процессы дельтообразования, формирование новых островов и кос в мелководной части (30—40 км от береговой линии) Северного Каспия, на которых значительно раньше формируются типичные для дельты фитоценозы тростника (*Phragmites communis*) и ивы (*Salix triandra*, *S. alba*). Это быстрое смещение береговой линии Каспия на юг в последние годы было ускорено еще и другой очень важной причиной: небывало быстрым понижением уровня Каспия в период 1935—1940 гг.

Естественно, что восточные участки (Обжоровский) являются более древними по происхождению, с установившейся фауной и флорой. Наоборот, западные участки (Дамчикский) оказываются новыми, находящимися в процессе своего формирования и интенсивного развития с еще не установившейся фауной и флорой. Обжоровский участок более «облесенный». Там встречаются толстые старые деревья, типичные ивовые леса и рощи. Наоборот, на Дамчикском участке растительность представлена молодой порослью ивы в приморской части дельты.

Фауна свободно живущих животных для дельты более или менее однотипна, но соотношение между видами и густота населения их на различных участках сильно варьируют. Так, кабан (*Sus scrofa*) — старый обитатель дельты, в массе держится на восточном Обжоровском участке, и численность его в направлении Трехизбинского и Дамчикского участков (на запад) заметно убывает. Фазан (*Phasianus colchicus*) — новый поселенец; поэтому он более обычен на Дамчикском участке.

Фауна колониальных птиц на Обжоровском участке — установившаяся и стабильная, в то время как на Дамчикском участке в основном встречаются молодые многочисленные колонии с часто меняющимся видовым и численным составом птиц. Такие птицы, как серый гусь (*Anser anser*) и малая желтая цапля (*Ardeola ralloides*), поселившиеся в дельте очень давно, более обычны на Обжоровском участке и в значительно меньшем количестве встречаются на Дамчикском. Наоборот, большая белая цапля (*Egretta alba*) и пеликаны (*Pelecanus crispus*, *P. onocrotalus*), заселение которыми дельты происходит в последние годы, образовали свои первые чистые колонии прежде всего на Дамчикском участке.

Сообразно изменению в водном режиме, пути миграции рыб (сельди, осетры) в настоящее время проходят через западную часть дельты (Дамчикский участок), равно как и основные нерестилища рыб переместились на запад.

Фауна водных беспозвоночных имеет различие в том отношении, что реки Обжоровского участка в основном заселены формами, типичными для медленно текущих вод, зарастающих ериков, ильменей и култуков (комары, стрекозы и др.). Наоборот, реки Дамчикского участка с быстрым течением населены формами, типичными для этой среды (*Dreissena*, ручейники, мошки и т. д.). На фауну беспозвоночных, особенно наземную и воздушную, сильное влияние оказывают «остепнение» и «осолонение» северных участков приморской полосы дельты и влияние пустынных участков песчаного массива. Именно поэтому на Обжоровском участке мы встречаем большое количество бабочек, саранчевых, мух, жуков, и т. п. типичных обитателей степных участков. На фауне позвоночных это влияние сказывается в том, что все чаще и чаще повторяются случаи забега-ния на территорию Обжоровского участка таких степных обитателей, как сайга (*Saiga tatarica*), лиса караганка (*Vulpes vulpes caragana*), тушкан-чики, степные рептилии (ящерицы, змеи) и воробьиные.

Указанные особенности сильно влияют и на паразитофауну постоянно живущих там животных, которая не является установившейся, а находится в процессе формирования и изменения. Причем на Обжоровском, более старом участке дельты, с установившимся в основном составом животных, паразитофауна подвержена меньшим изменениям, чем на Дамчикском — молодом, значительно позже образовавшемся, с еще изменяющимся составом животных.

2. Влияние места обитания хозяина на его паразитофауну

В заражении разных видов лягушек наблюдаются большие различия. Эти различия существуют не только у филогенетически далеко отстоящих друг от друга видов хозяина, но даже и у близко родственных, как *Rana temporaria* и *R. terrestris*, экологические условия существования которых в общем довольно близки. Основными причинами этих различий являются физиологическая специфичность отдельных видов, физиологическое состояние хозяев как среды обитания паразитов и различие в условиях существования самих хозяев, т. е. их среды обитания, которая одновременно является и средой обитания некоторых свободно живущих стадий развития паразитов.

Еще Лоос (Looss, 1894) отмечал, что степень заражения различных лягушек сосальщиками стоит в связи с длительностью их пребывания в воде или около нее, так как в ней живут промежуточные хозяева этих червей. Быховский (Bychowsky, 1933), проводя исследования по сосальщикам десяти видов амфибий окрестностей Киева, подчеркивает это обстоятельство как определенную закономерность. Быховский получает последовательный по силе заражения ряд видов земноводных. Сильнее всех заражаются *R. esculenta* (96.15%), *R. ridibunda* (90.47%), несколько слабее *R. terrestris* (72.8%), еще слабее *R. temporaria* (40%); затем следует *Bufo vulgaris* (30.7%), *B. viridis* (20%), *Molge cristatus* (30%), *M. vulgaris* (30%), *Bombinator igneus* (16.6%) и слабее всех *Hyla arborea* (15.62%). Автор делает заключение, что общая степень заражения сосальщиками и количество видов паразитов у каждого вида лягушек зависят от длительности времени их пребывания в воде или около нее, где осуществляется их связь (через пищу или непосредственно через кожу) с промежуточными хозяевами паразитов. Поэтому такие виды, как *R. ridibunda* и *R. esculenta*, проводящие всю жизнь в воде (пруды, озера, реки) или в непосред-

ственной близости от нее, заражены значительно сильнее, чем *R. terrestris* и *R. temporaria*, живущие предпочтительно во влажных местах (болота, сырые луга, леса, опушки и т. д.). В свою очередь *R. terrestris* и *R. temporaria* заражены сильнее, чем оба вида *Bufo*, которые большую часть жизни проводят в сухих местах (особенно *B. viridis*) и лишь на период икрометания заходят в воду. Еще слабее заражена *Hyla*, большую часть времени проводящая на деревьях и кустах и лишь на время икрометания спускающаяся к воде.

Исключением из этого последовательного ряда являются *Molge* (особенно *M. cristatus*) и *Bombinator igneus*, на что автор не обращает внимания. Ведь тритоны и особенно жерлянка большую часть года (исключая зиму) проводят в воде, а заражение их слабее, чем у остальных лягушек (исключая *Hyla*) и жаб. Причина такого несоответствия установленной закономерности кроется не только в специфических особенностях самого хозяина, но и в особенностях среды его обитания, в данном случае — воды. В то время как лягушки населяют постоянные, чаще большие, водоемы — озера, пруды, реки (прибрежные болота и леса), с постоянной и богатой фауной беспозвоночных (моллюски, водные насекомые, личинки наземных насекомых и прибрежная фауна самих наземных насекомых) — промежуточных хозяев, — жерлянка и тритоны населяют небольшие, мелкие, часто пересыхающие водоемы временного характера (пересыхающие пруды, лужи, канавы, старицы в равнинных местах и другие мелкие временные водоемы), фауна которых носит случайный характер и чаще очень однообразна и бедна.

Так как характер водоемов как экологической среды обитания лягушек и тритонов совершенно иной, да и биология этих видов очень различна, то и заражение их, хотя иногда и общими паразитами, носит совершенно иной характер.

Исследуя кишечных паразитов семи видов силезских лягушек и жаб, Пауль (Paul, 1934) по заражению их сосальщиками приходит к тому же выводу, что и Быховский. У Пауль *Bombinator igneus* по степени заражения сосальщиками также занимает место, не соответствующее длительности его пребывания в воде, о причинах чего автор также умалчивает. Пауль в своей работе касается также заражения лягушек простейшими и круглыми червями. По Пауль, степень заражения лягушек простейшими идет в той же последовательности и параллельно заражению их сосальщиками. Заражение круглыми червями идет в обратной последовательности, т. е. сильнее зараженными оказываются виды, живущие во влажных местах, а не виды, живущие постоянно или преимущественно в воде или на деревьях, как *Hyla*. Это объясняется тем, что личинки большинства видов круглых червей развиваются во влажной почве и через нее (непосредственно или через промежуточного хозяина) попадают в окончательного хозяина; поэтому *R. terrestris*, *R. temporaria* и оба вида *Bufo* заражены круглыми червями сильнее, чем все остальные. Особенно слабо заражена круглыми червями *Hyla arborea*, которая, живя на деревьях и кустарниках, редко приходит в соприкосновение с почвой. Эти закономерности заражения разных видов лягушек сосальщиками и круглыми червями подтверждает также Бранд (Brandt, 1936) в работе по выяснению сезонных изменений паразитофауны у шести видов североамериканских лягушек.

При сравнении данных Быховского и Пауль видно, что последовательность заражения сосальщиками разных видов лягушек в обоих местах в основном одинакова, но степень заражения лягушек Силезии слабее,

чем в Киеве. В лягушках Силезии не найдено 6 видов сосальщиков (*Haematoloechus asper*, *Gorgodera varschaviensis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Bran-desia turgida*, *Halipegus ovocaudatus* и *Codonocephalus urnigerus*), которые встречались в Киеве, а лягушки Киева заражены некоторыми паразитами (*Diplodiscus subclavata*, *Polystomum integerrimum*) несколько слабее, чем лягушки Силезии. Такая неравномерность в степени заражения паразитами и отсутствие некоторых видов в лягушках из различных географических точек являются результатом далеко не одинаковых условий существования в них хозяина и развития паразита.

Пауль затрагивает вопрос о намечающихся различиях в паразитофауне лягушек, с одной стороны, восточной Европы и, с другой, — средней и Западной Европы. Основанием для такого разграничения служат работы: Андре (André, 1912—1913) по Швеции, Холлак (Hollack, 1905) по Восточной Пруссии, Синицына (1905) по Польше и ряда русских авторов по СССР. Все эти работы очень разнородны по качеству и объему исследованного материала и в большинстве касаются лишь отдельных групп паразитов, преимущественно — сосальщиков, а не паразитофауны в целом. Несмотря на такой разнородный материал.

Заражение озерной лягушки паразитическими

Районы исследования	Старая Бухара (Масин, 1927)	Голодная степь (Скрябин, 1927)	Гиссарская долина (Быховский, 1939)	Кулиб (Быховский, 1935)	Армения (Панова и Калантарян, 1927)
Количество вскрытий	111	33	71	53	80
Заражение сосальщиками	2.7	36.3	32.4	37.7	61.0
Ленточными червями	0	0	0	0	0
Круглыми червями	51.3	54.5	73.2	79.2	57.0
Скребнями	0	0	2.8	0	3.7
Пиявками	0	0	0	0	0
Общее заражение	52.4	63.6	78.8	92.4	89.0

подмеченные Пауль различия в паразитофауне лягушек действительно существуют, но, как нам кажется, зависят они не только от различий в окружающей хозяина среде (климат, фауна, флора и т. д.), но и от различий в видовом составе самих лягушек на западе и на востоке и от специфической приуроченности паразита к определенному виду хозяина.

Таким образом, степень заражения различных видов лягушек сосальщиками стоит в тесной связи с длительностью пребывания хозяина в воде или непосредственно около воды в водоемах с оптимальными условиями развития и существования промежуточных хозяев и свободных стадий паразита. Степень заражения разных видов лягушек круглыми червями связана с длительностью пребывания хозяина на влажных почвах, которые являются наиболее благоприятными для развития личинок большинства видов нематод.

Эта закономерность верна не только для разных видов лягушек, но и для одного вида, взятого из разных водоемов с неодинаковыми экологическими условиями.

В табл. 6 приводим данные по заражению *R. ridibunda* паразитическими червями в разных районах СССР. Приводимый в таблице материал

Т а б л и ц а 6

червями в различных районах СССР (в %)

Московская обл. (Скрябин, 1927)	Московская обл. (Исайчиков, 1923)	Донбасс (Скрябин и Шульц, 1927)	Донская обл. [Исайчиков, 1926 (по Захарову)]	Север Азовского моря (Скрябин, 1927)	Центральный Кав- каз (Шульц, 1927)	Дельта Волги	
						данные автора за 1935—1936 гг.	
108	50	56	50	24	46	374 (от 2 лет)	569 (все возрасты)
95.0	100.0	92.8	100.0	100.0	100.0	100.0	98.8
0	0	0	0	0	0	4.3	3.0
41.0	32.0	33.9	36.0	46.0	50.0	93.0	86.6
0	0	53.3	50.0	87.5	0	0	0
0	0	0	0	0	0	1.3	1.1
100.0	100.0	98.2	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

не является одинаково полноценным, так как метод вскрытия, применяемый разными авторами, и количество вскрытий в разных районах не одинаковы. Кроме того, наш материал по *R. ridibunda* дельты Волги, в силу экологического характера работы, отличается от материала других авторов тем, что сбор его производился в течение всего года (охватывает все сезоны) и из лягушек разного возраста (от сеголеток до больших половозрелых лягушек). Это обстоятельство сильно снижает заражение в нашем материале; поэтому мы его разбиваем на две группы. В первую помещаем лягушек в возрасте от 2 лет и старше, во вторую все возрасты вместе. В таблицу совсем не включено заражение головастика и взрослых зимующих лягушек, так как здесь наблюдаются совершенно иные отношения между хозяином и паразитом, о чем речь будет дальше.

Приводимый материал показывает, что степень заражения одного вида хозяина (*R. ridibunda*) в разных районах различная и характер водоема определяет характер паразитофауны животных.

Лягушки, исследованные из водоемов Средней Азии (Старая Бухара, Голодная степь, Гиссарская долина и Куляб), очень слабо заражены сосальщиками, сравнительно сильно круглыми червями и редко — скребнями. Причиной, обуславливающей слабое заражение лягушек этих районов сосальщиками, кроется в том, что исследованные водоемы (пруды, хаузы, оросительные каналы и т. д.), чаще замкнутые, небольшие, мелкие и пересыхающие в жаркое время года, содержат исключительно однообразную и бедную фауну беспозвоночных и, особенно, моллюсков — промежуточных хозяев сосальщиков. Водоемы такого типа неблагоприятно отражаются и на развитии свободных стадий сосальщиков (церкариях), которые погибают. Круглые черви в районах Средней Азии не только у лягушек, но и у большинства других животных, являются преобладающими паразитами. Более сильное заражение *R. ridibunda* круглыми червями в исследованных районах Средней Азии, по сравнению с европейскими районами СССР, может происходить от временного характера обитаемых ею водоемов, из-за чего *R. ridibunda* большую часть времени проводит не в воде, а во влажных местах; при этом наземные насекомые (промежуточные хозяева некоторых круглых червей) в составе ее пищи занимают больший удельный вес, чем в районах Европейской части СССР. Очень возможно, что исследования озерной лягушки из больших рек Средней Азии дадут совершенно иные соотношения численности ее паразитов.

Лягушки из районов Европейской части СССР (Московская область, Донская и др.) и Кавказа, по сравнению с перечисленными выше районами Средней Азии, очень сильно заражены сосальщиками (заражение в большинстве случаев достигало 100%) и несколько слабее круглыми червями (30—60%). Сильное заражение лягушек этих районов сосальщиками объясняется тем, что исследования в большинстве случаев проводились в районах больших равнинных рек, больших и глубоких озер и прудов с разнообразной и богатой фауной беспозвоночных, в том числе и моллюсков. В таких водоемах существуют оптимальные условия для развития и существования промежуточных хозяев и свободных стадий сосальщиков.

Из этой группы районов *R. ridibunda* слабее всех заражена сосальщиками в Армении. К сожалению, авторы (Панова и Калантарян, 1927), проводившие исследование лягушек в Армении, не только не приводят видового состава найденных паразитов, но даже не указывают места, где добывались лягушки. А так как водоемы Армении очень разнообразны,

то очень трудно судить о характере паразитофауны лягушек, не зная характера водоема.

Необходимо отметить сильное заражение *R. ridibunda* скребнями в районах Донской области, так как в лягушках других районов СССР они встречаются очень редко. Это безусловно имеет связь с исключительно благоприятными условиями развития пока еще неизвестного для нас промежуточного хозяина этого вида паразита (*Acanthocephalus ranae*) в районах Дона и на севере Азовского моря.

По характеру заражения *R. ridibunda* дельта Волги занимает особое место. Здесь степень заражения лягушек и сосальщиками и круглыми червями достигает максимума. Совершенно ясно, что условия дельты, характеризующиеся обилием воды в виде целой системы проточных рек, полупроточных култуков, мелких, хорошо прогреваемых ильменей создают исключительно благоприятные условия для развития очень разнообразной и богатой фауны беспозвоночных — промежуточных хозяев паразитов. Поэтому и заражение сосальщиками почти всех живущих там животных, в том числе и лягушек, как количественно, так и качественно, очень велико. Одновременно с этим влажные почвы пойм, подсыхающих ильменей и богатая наземная фауна насекомых благоприятствуют заражению лягушек круглыми червями.

Нам кажется, что все эти условия свойственны не только дельте Волги, но и дельтам других рек, впадающих в наши южные моря, и являются также благоприятными для заражения лягушек сосальщиками и круглыми червями.

Увеличение общего заражения сосальщиками *R. ridibunda* в разных районах СССР идет параллельно с увеличением количества их видов и интенсивности заражения ими.

Как видно из табл. 7, количество видов сосальщиков в исследованных районах Средней Азии колеблется от одного до пяти, а заражение отдельными видами лягушек не превышает 32.4%. Основным паразитом здесь является *Haematoloechus variegatus*. В исследованных районах Европейской части СССР количество видов сосальщиков колеблется от девяти до двенадцати, и процент заражения ими значительно сильнее, чем у лягушек Средней Азии. В табл. 7 мы включаем также материал Жакина (1921) по сосальщикам лягушек Муром, хотя не исключена возможность, что этот материал является смешанным по *R. ridibunda* и *R. esculenta* вместе. Это возможно потому, что до 1923—1924 гг. оба вида смешивались и многими авторами принимались за один. В Муроме и его окрестностях оба вида встречаются одновременно.

Заражение лягушек дельты Волги по количеству видов сосальщиков не превышает заражения лягушек из других исследованных районов Европейской части СССР, но по интенсивности заражения отдельными видами значительно выше. В дельте Волги 6 видов основных сосальщиков *R. ridibunda* встречаются значительно чаще и в большем количестве, чем в других районах. По другим группам червей сравнительного материала, к сожалению, нет.

Таким образом, общий характер водоемов определяет характер паразитофауны лягушек одного вида из разных районов; а поэтому паразитофауна лягушек может быть различна не только в различных районах, но и вблизи лежащих водоемах в пределах одного района.

Самые незначительные особенности в климате и гидрологии водоемов (химизм воды, рельеф, характер грунта и т. д.) влияют на свободно живущую фауну и через нее, или непосредственно, и на фауну паразитов. Это

Заражение озерной лягушки сосальщиками в различных районах СССР (в %)

Районы исследования	Дельта Волги									
	данные автора за 1935 г.									
	Старая Бухара (Масино, 1925)	Лисарская до- лина (Быхов- ский, 1939)	Куляб (Быхов- ский, 1935)	Московская обл. (Исайчиков, 1923)	Муром (Жданов, 1921)	Киев (Быхов- ский, 1933)	Понская обл. (Захаров, 1920)			
Виды паразитов	Количество вскрытий									
	111	71	53	50	34	105	50	193 (взрос- лых)	206 (моло- дых)	399 (общее)
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	—	1.4	—	58.0	14.7	15.2	68.0	71.5	11.2	40.4
<i>Gorgodera pagenstecheri</i>	—	—	5.7	8.0	23.5	7.6	42.0	82.9	12.6	46.6
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	—	—	3.8	26.0	11.8	—	4.0	0.5	—	0.25
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	—	—	11.3	92.0	32.3	—	8.0	71.0	17.0	43.1
<i>Haematoloechus variegatus</i>	27	32.4	20.8	56.0	47.0	3.8	52.0	53.9	16.0	34.3
<i>H. similis</i>	—	—	11.3	—	—	1.9	34.0	1.0	—	0.5
<i>H. asper</i>	—	—	—	—	—	3.8	—	—	—	—
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	—	—	—	—	5.9	3.8	48.0	6.7	—	3.3
<i>Pleurogenes claviger</i>	—	—	—	46.0	41.4	22.8	40.0	60.6	7.8	33.3
<i>Prototocus confusus</i>	—	—	—	66.0	35.3	51.4	46.0	34.2	6.3	19.8
<i>Pleurogenoides medians</i>	—	—	—	4.0	44.1	3.8	26.0	73.6	14.1	42.9
<i>Brandesia turgida</i>	—	—	—	4.0	8.8	0.9	—	16.1	2.9	9.3
<i>Codonocephalus urnigerus</i>	—	—	—	—	—	44.8	16.0	63.7	25.7	43.9
<i>Dolichosaccus rostellus</i>	—	—	—	—	—	—	2.0?	—	—	—
<i>Haplometra cylindracea</i>	—	—	—	—	—	0.9	—	—	—	—

данные автора за 1935 г.

впервые показал Быховский (Bychowsky, 1933) на зараженности амфибий из различных микроклиматических участков окраин Киева.

Лягушки, взятые нами из двух участков заповедника, по составу найденных паразитов оказались также неодинаковыми.

В лягушках восточного Обжоровского участка заповедника были найдены 3 вида сосальщиков и 1 вид круглого червя, не встреченные в лягушках западного Дамчикского участка. Таковыми оказались: *Hali-pegus ovocaudatus*, *Brandesia turgida*, *Distomum cloacicola* и *Contracaecum longicaudatum*. В лягушках же Дамчикского участка была найдена филярия *Icosiella neglecta*, ни разу не встреченная в лягушках Обжоровского участка.

Такая разница в паразитофауне лягушек из различных участков заповедника происходит, вследствие различных условий существования их на этих участках. Постоянные изменения, происходящие в водном режиме дельты Волги, о чем уже говорилось выше, создают некоторую разницу во флоре, фауне и условиях существования животных в восточной и западной ее частях. Эти изменения особенно сильно сказываются на западном Дамчикском участке с еще не установившейся фауной, находящейся в процессе формирования, и значительно меньше — на Обжоровском, старом районе дельты, с установившимся в основном видовым составом животных.

3. Географическое распространение паразитов и их специфичность

Бросается в глаза, что паразитофауна лягушек северных и южных районов СССР далеко не одинакова. Так, например, нами — в лягушках дельты Волги, Быховским — в Средней Азии, Шульцом — на Кавказе и Исайчиковым — в Крыму не были найдены *Polystomum integerrimum* и *Haplometra cylindracea* — обычные паразиты лягушек северных районов и даже верховьев Волги. Наоборот, сосальщики рода *Haematoloechus* (= *Pneumonoeces*), *Halipegus ovocaudatus* и *Brandesia turgida*, встречаемые в лягушках южных районов, не были обнаружены в лягушках северных районов. Этот «южный» и «северный» характер паразитофауны, при рассмотрении ареалов разных видов лягушек, оказывается кажущимся и сводится к специфической приуроченности паразитов к определенным видам хозяев рода *Rana*.

Основной ареал *R. temporaria* (L.) в своей большей части совпадает с ареалом *R. terrestris* Andrz. Южная (Куйбышев, Одесса) и северная (до тундры) границы их распространения почти одинаковы, но *R. terrestris* значительно дальше заходит на восток, а *R. temporaria* несколько дальше на запад. Оба вида характерны для таежной полосы. Вследствие большого внешнего сходства эти виды часто смешиваются, и многими исследователями в Европейской части СССР *R. terrestris* принимается за *R. temporaria*.

Ареал *R. ridibunda* захватывает южную часть Европы и Азии, заходя на восток за оз. Балхаш. Вид характерен для степной полосы. Многими местечественными авторами *R. ridibunda* смешивалась с близким ей видом *R. esculenta*, в значительно меньшем количестве встречаемой у нас в СССР.

Ареал *R. esculenta* охватывает большую часть Западной Европы и в пределы СССР вдается суживающимся к востоку клином, вершина которого оканчивается немного восточнее г. Муром. Вид характерен для зоны лиственных лесов.

При рассмотрении географического распространения паразитов выясняется, что *Polystomum integerrimum* и *Haplometra cylindracea*, встречаемые в лягушках северных районов, специфичны для *R. temporaria* и встречаются у других хозяев (за редким исключением) лишь в пределах ареала последней. Так, *P. integerrimum* и *Haplometra cylindracea* являются обычными паразитами *R. terrestris*, но только там, где ареал ее совпадает с таковым *R. temporaria*. На оз. Чаны (данные Быховского), за пределами ареала *R. temporaria*, *H. cylindracea* и *P. integerrimum*, у *R. terrestris* не найдены. Кроме лягушек, *P. integerrimum* в несколько меньшем количестве встречается и у *Bufo viridis*, причем в этом случае паразит выносятся за пределы ареала специфичного хозяина (*R. temporaria*), встречаясь даже в Крыму (Исайчиков, 1926).

В исключительных случаях при сильном заражении главного хозяина паразиты могут быть найдены и в несвойственных им хозяевах. В таких случаях заражение такого дополнительного хозяина очень слабое и носит случайный характер. Так, в Киеве, наряду с заражением *R. temporaria* и *R. terrestris*, *Haplometra cylindracea* обнаружена Быховским по одному разу в *R. ridibunda* и *R. esculenta* — хозяевах, необычных для паразита.

Паразиты лягушек южных районов — *Haematoloechus variegatus*, *Brandesia turgida*, *Halipegus ovocaudatus* — специфичны для *R. ridibunda* и *R. esculenta* и встречаются в них довольно часто и в большом количестве. Одновременно с этим единичные случаи заражения *H. variegatus* обнаружены и у *R. terrestris* в границах ареала их главных специфичных хозяев (Киев, Харьков). В Западной Сибири, за пределами ареала *R. esculenta* и *R. ridibunda*, у *R. terrestris* паразитирует другой вид рода *Haematoloechus* — *H. sibirica*.

Что касается *Halipegus ovocaudatus* и *Brandesia turgida*, то они выносятся *R. terrestris* за пределы ареала специфичных хозяев, встречаясь у нее в Западной Сибири.

Таким образом, некоторые паразиты, специфически приуроченные к определенным видам хозяев, могут неспецифичными дополнительными хозяевами выноситься за пределы их ареала.

Подобная специфическая приуроченность паразитов к определенным видам хозяина у лягушек намечается и среди кишечных сосальщиков, но материалов по этой группе еще недостаточно.

4. О з е р н а я л я г у ш к а к а к п р о м е ж у т о ч н ы й х о з я и н н е к о т о р ы х п а р а з и т о в

Характерной чертой паразитофауны лягушек дельты Волги является наличие в ней большого числа личинок червей, впоследствии переходящих в некоторых птиц, ужей, кабанов, лисиц и других позвоночных.

В условиях дельты Волги особенно важно то, что лягушками питаются не только некоторые птицы и рыбы (как это наблюдается в других районах), но и большое количество живущих там млекопитающих. На участках заповедника в значительно большем количестве, чем где-либо в другом месте, лягушками питаются такие промысловые животные, как выдра, камышевый кот, лисица, волк, кабан и другие, а также домашние животные (собаки, свиньи и даже крупный рогатый скот). Так, на участках заповедника и в расположенных вблизи селениях неоднократно приходилось наблюдать поедание лягушек коровами. Это особенно важно потому, что в лягушках дельты нами найдены личинки патогенного паразита кабана и домашних свиней — *Gnathostoma hispidum*, которые изредка встре-

чаются также и в крупном рогатом скоте Астраханского района. Вести профилактическую борьбу с таким паразитом, который передается через животное, распространенное по всей дельте в массовом количестве, очень затруднительно и требует специальной работы.

Из 13 видов личинок паразитических червей, для которых лягушка является промежуточным хозяином, дальнейшая судьба известна лишь для 6; для всех же остальных она пока остается невыясненной, хотя в отношении некоторых имеются весьма вероятные предположения, пока еще не подтвержденные экспериментом.

Точно установлено, что: 1) *Tetracotyle strigis* переходит в хищных птиц (*Haliaetus albicilla*, *Milvus korschun* и др.), в кишечнике которых развивается в половозрелую *Strigea strigis* (Schrank, 1788); 2) мезоцеркария *Alaria alata* переходит в лисиц и кошачьих, развиваясь там во взрослую форму *A. alata* (Goeze, 1782); 3) личинка *Encyclometra natricis*, паразитирующая в лягушках и головастиках, попадая в желудок ужа, развивается в половозрелую форму *E. natricis* Baylis and Connon, 1924; 4) прогенетическая личинка *Distomum cloacicola* Lühe, 1909, паразитирующая во внутренних органах лягушек, развивается в клоаке ужей (*Natrix natrix* и *N. tessellata*) в половозрелую форму *D. cloacicola* Lühe, 1809; 5) *Codonosphalus urnigerus* развивается в половозрелую стадию в кишечнике малой выпи и, наконец, 6) *Gnathostoma hispidum*, паразитирующая в мышцах и стенках кишечника лягушек, в желудке свиней (диких и домашних) развивается в патогенную взрослую форму *G. hispidum* (Fedtschenko, 1883). В отношении других личиночных форм можно предполагать, что мезоцеркария *Strigea* sp., вероятно, развивается в тех же хозяевах, что *Alaria alata*, т. е. в хищных млекопитающих; стригейные личинки (*Tetracotyle crystallina*, *Neodiplostomulum major*, *N. minor*), возможно, переходят к цаплям или уткам, которые в большом количестве поедают лягушек; и наконец, личинка ленточного червя — *Tetrathyridium mesocestoidini*, вероятно, переходит в хищных млекопитающих, в которых паразитируют представители этого рода.

Перечисленные личинки червей в большинстве случаев проникают в лягушку через кожу, реже — с пищей, в которой находятся первые промежуточные хозяева этих паразитов (например циклопы для *Gnathostoma hispidum*). Стригейные же личинки — *Tetracotyle strigis*, *T. crystallina*, *Neodiplostomulum major*, *N. minor* — еще могут переходить в лягушек и ужей при поедании ими лягушек, зараженных этими личинками. При этом личинки, попадая с лягушкой в кишечник другой лягушки или ужа, не погибают, а переходят из тела съеденного животного через стенки кишечника в тело съевшего лягушку животного, где и продолжают свое дальнейшее нормальное существование в виде личинки. Это другие примеры того же явления, отмечаемого Гнездиловым и Талызным (1936) и Павловским и Гнездиловым (1939) для личинок широкого лентеца (*Diphyllbothrium latum*).

Паразитические черви, для которых лягушка является окончательным хозяином, проникают в нее вместе с пищей, в состав которой входят промежуточные хозяева этих паразитов, или, как у большинства круглых червей, — их свободно живущие стадии. Промежуточными хозяевами для большинства взрослых паразитов лягушки (особенно сосальщиков) являются представители разных отрядов насекомых (личинки и взрослые ручейники, стрекозы, жуки и т. д.), и лишь для немногих хозяева еще точно не установлены. Большинство циклов развития сосальщиков лягушки были выяснены Синецким (1905), который внес ясность в биоло-

гию этих паразитов. Ниже приводится список известных промежуточных хозяев для некоторых паразитов лягушки (табл. 8).

При исследовании лягушек нами было обращено внимание на небольшие коричневые глыбки, находящиеся в значительном количестве на стенке кишечника, в полости тела и во всех внутренних органах у 60% исследованных лягушек (включая и младшие возрасты). По мнению Новиковой и Лалазарова, найденные нами глыбки являются колониями туляремиеподобных бактерий, которые впервые в 1934—1935 гг. были встречены ими в лягушках заповедника и названы «коричневым бациллом».

Т а б л и ц а 8

С п и с о к п р о м е ж у т о ч н ы х х о з я е в н е к о т о р ы х п а р а з и т о в
л я г у ш к и

Паразиты	I промежуточный хозяин	II промежуточный хозяин
<i>Diplodiscus subclavatus</i> .	<i>Planorbis</i> sp., <i>Limnaea</i> sp.	Свободные цисты
<i>Gorgoderia pagenstecheri</i> .	<i>Sphaerium</i> sp., <i>Pisidium</i> sp.	Личинки <i>Epithea</i> и <i>Agrion</i> sp.
<i>Gorgoderina vitelliloba</i> .	<i>Sphaerium corneum</i>	Вероятно, те же
<i>Opisthioglyphe ranae</i> . .	<i>Limnaea stagnalis</i>	Личинка <i>Limnophilus</i> sp.
<i>Halipegus ovocaudatus</i> .	<i>Planorbis</i> sp.	Личинки и взрослые <i>Calopteryx</i> sp.
<i>Haematoloechus variegatus</i>	<i>Mollusca</i>	Личинки и взрослые <i>Calopteryx</i> sp.
<i>Pleurogenoides medians</i> .	<i>Mollusca</i>	<i>Agrion</i> sp., личинка водного жука
<i>Pleurogenes claviger</i>	<i>Planorbis</i> sp.	Личинки мелких водных жуков
<i>Prosotocus confusus</i> . . .	<i>Mollusca</i>	<i>Aeschna</i> и <i>Cordulia</i> sp.
<i>Brandesia turgida</i> . . .	<i>Mollusca</i>	?
<i>Haematoloechus similis</i> .	<i>Mollusca</i>	?
<i>Icosiella neglecta</i>	<i>Forcipomya</i> и <i>elox</i> и, вероятно, др. <i>Heleidae</i>	Свободная личинка проникает через кожу

5. Влияние возраста озерной лягушки на изменения ее паразитофауны

Вопрос об изменении паразитофауны в зависимости от возраста хозяина у нас в СССР разработан проф. В. А. Догелем и его школой. Большинство работ по этому вопросу проводились на рыбах (Догель 1933; Догель, 1936; Горбунова, 1936; В. Дубинин, 1936; Догель и Марков, 1937; Быховская, 1940, и т. д.), у которых легко и точно определяется возраст. Кроме того, несколько работ по этому вопросу проведены на птицах (Догель и Навцевич, 1936; Догель и Каролинская, 1936;

М. Дубинина, 1937; В. Дубинин, 1938; Олигер, 1940; Победоносцев, 1940) и на грызунах (Киршенблат, 1938).

По отношению к рыбам Догель устанавливает следующие правила: 1) интенсивность и экстенсивность заражения в общем увеличивается с возрастом хозяина и 2) раньше всего хозяин большей частью заражается такими паразитами, которые не имеют смены хозяев. Эти правила подтверждаются также работами, проведенными на птицах и грызунах.

Постепенные изменения паразитофауны, происходящие с возрастом хозяина, у животных, развивающихся с метаморфозом, сопровождаются резкими изменениями, меняющими характер всей паразитофауны.

Исследования по возрастным изменениям паразитофауны у лягушки у нас в СССР были предприняты Рогозой на *R. temporaria* в Петродворце. К сожалению, работа эта осталась незаконченной, и ее результаты не опубликованы. Вопрос о возрастных изменениях паразитофауны у земноводных затронут также в работах американских паразитологов. Так, Бранд (1936) по размерам тела разбивает исследуемую им *R. catesbiana* на две возрастные группы, степень заражения которых оказывается различной. В первую группу он относит особей с длиной тела до 10 см, во вторую — особей с телом больше 10 см. Степень заражения лягушек большего размера по всем группам паразитов сильнее, чем лягушек меньшего размера. Почти такие же данные получает Ранкин (1937) для американских саламандр.

Материал, собранный нами по озерной лягушке дельты Волги, позволяет подробнее остановиться на возрастных изменениях паразитофауны, происходящих у головастика и лягушек разного возраста.

Головастики в нашем материале имеют всего лишь 7 видов паразитов, из которых 3 вида инфузорий кишечника (*Opalina ranarum*, *Nyctotherus cordiformis* и *Balantidium entozoon*) и 4 вида паразитических червей. Черви головастика представлены двумя личиночными сосальщиками (*Neodiplostomulum minor* и *Encyclometra natricis*), проникающими в головастика церкариями непосредственно через кожу, одним половозрелым видом сосальщиков (*Diplodiscus subclavatus*), заражение которым происходит через цисты, находящиеся свободно в почве, илу, на подводных растениях, и, наконец, одним видом половозрелой нематоды (*Aplectana acuminata*), редким паразитом взрослых лягушек, заражение которым, повидимому, тоже происходит без промежуточного хозяина. Таким образом, головастики, питающиеся преимущественно растительной пищей, заражены только такими паразитами, развитие которых протекает без промежуточных хозяев. Заражение осуществляется при заглатывании головастиками цист или свободных стадий паразитов с растениями и илом или при активном внедрении личинок паразита через кожу.

С окончанием метаморфоза, происходящим на четвертом месяце жизни головастика, наступает резкое изменение питания молодых лягушек, пищей которым начинают служить насекомые; вместе с этим и паразитофауна их сильно изменяется, обогащаясь 14 видами паразитов (в число которых не включены кровепаразиты, совсем не исследованные у этих групп). Далее, с возрастом лягушек состав их паразитофауны неуклонно растет (табл. 9).

В большинстве случаев экстенсивность и интенсивность заражения паразитами с возрастом увеличиваются, что связано с ростом потребления пищи старшими возрастными группами, тем самым, с увеличением возможности их заражения. Таких паразитов, которые встречаются во всех возрастах хозяина, но заражение которыми увеличивается с возрастом лягушек.

Таблица 9

Возрастные изменения паразитофауны у озерной лягушки дельты Волги

Возраст лягушек	Количество видов						
	сосальщиков		круглых червей		ленточных червей	простейших	всего
	взрослых	личинок	взрослых	личинок	личинок	кишечных	
Головастики .	1	2	1	—	—	3	7
Сеголетки . .	5	6	4	—	—	6	21
1 год	5	6	3	1	—	7	22
2 года	8	8	4	1	—	7	28
3 »	8	9	3	2	—	7	29
4 »	9	9	5	2	1	7	33
5 лет и старше	11	10	5	2	1	7	36

большинство (*Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Opisthioglyphe ranae*, *Haematoloechus variegatus*, *Gorgodera pagenstecheri*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata* и все личинки сосальщиков). Значительно реже встречаются паразиты, приуроченные к определенному возрасту хозяина. К числу таких видов относятся *Halipegus ovocaudatus*, *Tetracotyle crystallina*, возможно, *Brandesia turgida*; далее, *Tetrathyridium mesocestoidini*, *Icosiella neglecta* и *Gnathostoma hispidum*, которыми заражаются лишь старшие возрасты лягушек.

К паразитам молодого возраста в нашем материале относится лишь *Aplectana acuminata* — единственная нематода головастиков, встречающаяся в последних чаще, чем в лягушках других возрастов. Это дает повод думать, что заражение ею идет без промежуточного хозяина, через заглатывание яиц с водой и пищей.

Таким образом, все материалы по возрастным изменениям паразитофауны у земноводных полностью подтверждают общие закономерности, установленные Догелем для возрастных изменений паразитофауны рыб и птиц.

6. Сезонные изменения паразитофауны озерной лягушки

Вопрос о сезонном изменении паразитофауны животных до сих пор разработан очень слабо. Исследований, посвященных специально разработке этой проблемы, нет. Имеются некоторые данные по изменениям паразитофауны у грызунов (Эльтон, Форд и Бэкер, 1931; Харкема, 1936) и саламандр (Холл, 1932; Ранкин, 1937); причем данные эти касаются не всей паразитофауны в целом, а лишь отдельных групп паразитов. Описываемые сезонные изменения в каждом частном случае вызывались очень различными причинами. Так, Ранкин подчеркивает связь периода размножения у саламандр, когда они уходят в воду (весна), с периодом максимального заражения их сосальщиками (лето). Здесь перемена среды обитания является непосредственной причиной изменения паразитофауны.

Чаще сезонные изменения паразитофауны животных связаны с изменениями в пище хозяина и с сезонными изменениями окружающей свободноживущей фауны.

По нашим материалам, сезонные изменения паразитофауны озерной лягушки в дельте Волги у разных возрастов идут различным образом и тесно связаны с сезонными изменениями состава их пищи. У младших возрастов лягушек, питающихся во все сезоны беспозвоночными животными, заражение большинством видов паразитов, начиная с весны, постоянно растет и к осени достигает максимума. Происходят лишь незначительные изменения в соотношении видов, что связано с изменением окружающей фауны беспозвоночных (массовым вылетом одних насекомых, являющихся промежуточными хозяевами паразитов, и, наоборот, постепенным уменьшением количества других).

Что касается старших возрастов, то здесь наблюдаются иные отношения. Весною, до икротетания, половозрелые лягушки питаются той же пищей, что и молодые. После икротетания, с появлением в ильменах и реках мальков рыб, головастиков и молодых позвоночных, лягушки с большой охотой поедают их, тем самым значительно сокращая потребление в пищу беспозвоночных животных, промежуточных хозяев большинства своих взрослых паразитов, и заражение этими паразитами по сравнению с весной падает. Так, промежуточными хозяевами взрослых кишечных сосальщиков (кроме *Halipegus ovocaudatus* и *Torgodera pagenstecheri*) являются личинки и взрослые насекомые (табл. 8), а потому процент заражения ими осенью лягушат до 3-летнего возраста растет, а позднее 3 лет несколько уменьшается (табл. 10).

Осенью уменьшается заражение половозрелых лягушек взрослыми нематодами (*O. filiformis* и *C. ornata*), у которых промежуточный хозяин или отсутствует или таким являются насекомые. Зато заражение лягушек личиночными формами сосальщиков, проникающих непосредственно через кожу, у всех возрастов к осени значительно увеличивается. Видимо, осень является самым благоприятным временем для развития и проникновения в хозяина этих церкарий.

Таблица 10

Сезонные изменения заражения некоторыми сосальщиками лягушек разного возраста (в %)

Вид паразита	Время года	Возраст (в годах)				
		1	2	3	4	5 и больше
<i>Opisthioglyphe ranae</i> . {	Весна	12.2	23.1	81.8	87.8	100.0
	Осень	20.0	50.0	33.3	55.0	40.0
<i>Pleurogenes claviger</i> . {	Весна	2.4	23.1	45.4	73.2	81.8
	Осень	0	36.4	40.0	50.0	50.0
<i>Prosotocus confusus</i> . {	Весна	0	7.7	27.2	46.3	47.7
	Осень	10.0	18.2	26.7	10.0	27.5
<i>Pleurogenoides medians</i> {	Весна	7.3	38.5	63.6	87.8	90.9
	Осень	0	50.0	46.7	80.0	55.0
<i>Haematoloechus variegatus</i> {	Весна	13.6	38.5	45.4	73.2	81.8
	Осень	3.3	45.4	33.3	40.0	25.0

Интересна сезонная закономерность заражения лягушек сосальщиком *Codonocephalus urnigerus*. Заражение этим паразитом, начиная с ранней весны, растет и у младших возрастов продолжает расти до зимы. У половозрелых же лягушек, идущих на икрометание, паразиты вымываются с половыми продуктами, и процент заражения ими летом сильно снижается, снова повышаясь к осени (табл. 4). Заражение лягушек зимой носит иной характер, чем в другие сезоны, так как в это время хозяин, погружаясь в спячку, не питается, что сильно изменяет его физиологическое состояние, не могущее не отразиться на его паразитах.

7. Влияние спячки хозяина на его паразитов

О влиянии спячки хозяина на его паразитофауну до сих пор известно еще мало. Однако уже в прошлом столетии некоторыми паразитологами было замечено, что кишечные паразиты некоторых животных, находящихся в длительной спячке, несмотря на то, что хозяин не питается, сохраняются в нем до самого пробуждения. Так, Барков (Barkow, 1846) обратил внимание, что у ежей во время зимней спячки в кишечнике сохраняются круглые черви (*Physaloptera clausa*). Далее, Бенеден (Beneden, 1873) отмечает, что кишечные сосальщики летучих мышей сохраняются в их кишечнике на протяжении всего срока зимней спячки хозяина. Маркова (1938), работая по паразитам летучих мышей окрестностей Ленинграда, также обнаружила, что кишечные сосальщики (*Plagiorchis vespertilionis*, *Lecithodendrium ascidia* и *L. ascidioides*) не только сохраняются в кишечнике летучих мышей (*Eptesicus nilssoni* и *Plecotus auritus*) во время их спячки, но на это время прекращают свое развитие, погружаясь как бы в «спячку» (стадия покоя). Доказательством этому служит нахождение паразитов на различных стадиях их развития и половозрелости у кончающих зимовать мышей (т. е. после 7—8 месяцев спячки хозяина).

Наши работы по паразитофауне сухопутной черепахи Таджикистана (М. Дубинина, 1949а) и зимующих ямных рыб дельты Волги (М. Дубинина, 1949б) несколько дополнили эти сведения и показали их возможное разнообразие.

Так, у сухопутной черепахи в течение девяти месяцев летне-зимней спячки (во время которой они не питаются) сохраняются оксиуриды кишечника. Развитие оксиурид в это время сильно замедляется, и только часть их достигает за это время половой зрелости и вымирает. Тем самым несколько снижается интенсивность заражения черепах к концу спячки.

У рыб, питание которых зимой прекращается, происходит очищение кишечника от всех паразитов, кроме ленточных червей. У судака, питание которого зимой не прекращается, наблюдаются новые заражения некоторыми паразитами.

У лягушек Астраханского заповедника наблюдаются и другие закономерности в поведении разных паразитов во время спячки хозяина. Лягушки впадают в спячку в конце октября—начале ноября и пробуждаются лишь в середине марта — начале апреля, проводя, таким образом, в состоянии спячки 4—5 месяцев. Во время спячки они не питаются, и потому пути к новым заражениям через пищу оказываются отрезанными.

Для того чтобы выяснить влияние спячки на паразитов, лягушки исследовались перед залеганием в спячку (сентябрь, начало октября), в конце спячки (март) и по выходе из спячки (апрель). Во всех трех случаях брались лишь взрослые лягушки не моложе пяти лет. Так как исследование лягушек перед залеганием в спячку производилось за месяц до

начала спячки, в течение которого лягушки еще ведут активный образ жизни, питаются и заражаются, то естественно, что приводимый в табл. 2, 3 и 5 процент заражения их некоторыми паразитами зимой несколько больше, чем за сентябрь.

Зимой поведение различных групп паразитов в лягушках, находящихся в состоянии спячки, очень различно:

1) Простейшие кишечника (инфузории, жгутиконосцы) слабо реагируют на новое состояние хозяина во время спячки, и процент заражения ими у зимующих лягушек остается тем же, лишь немного уменьшается интенсивность заражения, что более заметно на *Opalina ranarum*.

2) Личинки сосальщиков (виды *Tetracotyle*, *Neodiplostomulum* и т. д.), заражение лягушек которыми происходит путем внедрения церкарий непосредственно через кожу, зимой дополнительно не заражают хозяина, и, хотя часть цист дегенерирует, интенсивность заражения остается значительной.

3) Кишечные сосальщики (*Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Opisthioglyphe ranae* и, возможно, *Diplodiscus subclavatus*), подобно кишечным сосальщикам летучих мышей, погружаются вместе с хозяином в «спячку».

Зимой новые заражения отсутствуют, и развитие находящихся в лягушке паразитов прекращается совсем, так что в конце зимы в кишечнике лягушек, наряду с половозрелыми червями, еще сохраняется некоторое количество неполовозрелых молодых особей, задержавшихся на этой стадии развития (у *Pleurogenes claviger* — 5.3%, *Pleurogenoides medians* — 3.0%, *Prosotocus confusus* — 3.5%, *Opisthioglyphe ranae* — 6.4%). К сожалению, половозрелых червей мы не могли разбить по группам с различным количеством яиц, как это сделала в своей работе Маркова, так как количество яиц в наших видах сосальщиков очень велико, и о возрасте паразита можно судить лишь по размерам тела и степени наполнения матки яйцами.

4) Нематода кишечника *Cosmocerca ornata* и, видимо, сосальщик легких *Haematoloechus variegatus* не погружаются вместе с хозяином в «спячку», а продолжают развиваться в нем до половой зрелости. С выходом хозяина из состояния спячки эти виды в скором времени погибают. Экземпляры этих паразитов, найденные в зимующих лягушках, оказались все без исключения половозрелыми, причем некоторые особи *H. variegatus* настолько стары, что их половые железы и яйца оказались деформированными. Матка у таких особей содержит коричневую массу дегенерирующих яиц. Весной хозяин заражается заново молодыми формами этих паразитов, которые и были встречены в это время.

5) Нематода кишечника *Oswaldocruzia filiformis*, как уже отмечалось выше, имеет сравнительно короткий срок жизни, а поэтому не только развивается в хозяине, погруженном в спячку, но, достигнув максимальной зрелости, погибает. Таким образом, у лягушек к концу зимы не остается ни одного экземпляра этого червя. Здесь, как и у некоторых рыб, во время спячки происходит полное очищение хозяина от паразита.

Что касается других паразитов лягушки, не отмеченных в выше перечисленных группах, то их поведение во время спячки хозяина еще не ясно и требует дальнейших исследований.

Дальнейшие работы по влиянию спячки животных на их паразитофауну могут дать много теоретически полезных и практически важных материалов для профилактики и мероприятий по борьбе с некоторыми паразитами.

ВЫВОДЫ

1. В результате полного паразитологического исследования 789 экземпляров озерной лягушки для последней установлено 43 вида паразитов, из которых 13 видов простейших, 21 вид сосальщиков, 1 вид ленточных червей, 7 видов круглых червей и 2 вида пиявок. Это обилие паразитов в исследованных лягушках объясняется исключительно благоприятным водным режимом дельты Волги, создающим прекрасную почву для развития многочисленных основных и промежуточных хозяев, а вместе с ними и их паразитов.

2. В лягушках дельты обнаружено 13 видов личиночных форм червей, окончательными хозяевами которых являются многие питающиеся лягушкой животные. Установлено, что *Tetracotyle strigis* развивается в половозрелую форму в хищных птицах, *Encyclometra natrici* и прогенетическая личинка *Di tommum cloacicola* — в ужах, *Codonocephalus urnigerus* — в малой выпи, *Tetrathyridium mesocestoidini* — в хищных млекопитающих, *Alaria alata* — в лисицах и *Gnathostoma hispidum* — в кабанах, свиньях и иногда в крупном рогатом скоте. Последнее обстоятельство в условиях дельты Волги имеет большое практическое значение, так как взрослая форма *Gn. hispidum* является очень вредным паразитом свиней и отчасти крупного рогатого скота окрестностей Астрахани.

3. Патогенным паразитом для самой лягушки является *Codonocephalus urnigerus*. Локализуясь в половых железах и питаясь содержимым фолликулов яичника, он вызывает частичную или полную кастрацию, при которой хозяин погибает.

4. Основными причинами, вызывающими различия в степени заражения разных видов лягушек, являются физиологическая специфичность отдельных видов хозяев как среды обитания паразитов и различия в экологических условиях существования самих хозяев — их среды обитания.

Степень заражения лягушек сосальщиками стоит в тесной связи с длительностью пребывания их в водоемах, с оптимальными условиями развития и существования промежуточных хозяев и свободных стадий паразитов. Степень заражения лягушек круглыми червями связана с длительностью пребывания их на влажных почвах, наиболее благоприятных для развития личинок большинства видов этой группы червей.

5. Географическое распространение паразитов лягушек стоит в тесной связи со специфической приуроченностью их к определенным видам хозяев и географическим распространением самих хозяев. Паразиты, специфичные определенному виду лягушек, у других видов, как правило, встречаются лишь в границах ареала специфичного хозяина и за пределы его могут выноситься лишь немногими неспецифичными (дополнительными) хозяевами.

6. Возрастные изменения паразитофауны животных чаще связаны с количественными и качественными изменениями пищи хозяина в различные периоды его жизни. У лягушек, кроме постепенных возрастных изменений паразитофауны, имеет место резкое ее изменение, связанное с метаморфозом. Головастики, питающиеся растительной пищей, заражены 7 видами паразитов, заражение которыми осуществляется без промежуточных хозяев; после метаморфоза, с началом питания насекомыми, молодые лягушата сразу же заражаются еще 14 видами, развитие которых протекает с промежуточными хозяевами.

7. Сезонные изменения паразитофауны связаны с питанием хозяина и сезонным изменением окружающей свободно живущей фауны. У лягушек младшего возраста, питающихся во все сезоны беспозвоночными животными, заражение посезонно растет, достигая максимума осенью. У лягушек старшего возраста, которые летом с питания беспозвоночными (промежуточные хозяева большинства паразитов) переключаются на питание молодью позвоночных, заражение к осени уменьшается.

8. К спячке хозяина различные группы паразитов приспосабливаются различно. Одни паразиты во время спячки хозяина прекращают свое развитие, погружаясь в стадию покоя до пробуждения хозяина; другие развиваются до полной половой зрелости, но из паразитофауны хозяина не выпадают до его пробуждения; третьи не только развиваются в спящем хозяине, но и успевают погибнуть до его пробуждения и, наконец, на некоторых спячка хозяина не оказывает влияния.

ЛИТЕРАТУРА

- Быховская И. Е., 1940. Влияние возраста на изменение паразитофауны у окуня. Паразитол. сборн. Зоол. инст. АН СССР, 8 : 99—130.
- Быховский Б. Е., 1935. Паразитические черви амфибий Куляба. Тр. Таджикск. базы АН СССР, 5 : 135—149.
- Быховский Б. Е. и Фурсенко А. В., 1929. Зимовка лягушек в прудах Заповедного парка Петергофского естественно-научного института. Тр. Петергофск. биол. инст., 6 : 143—154.
- Гинецинская Т. А., 1949. Новые данные о циклах развития некоторых трематод птиц. Докл. АН СССР, 66 (5) : 1017—1020.
- Гнездилов В. и Талызин Ф., 1936. К биологии плероцеркоидов *Diphyllolobothrium latum* и заражение ими хищных рыб с применением метода прижизненной окраски личинок. Тр. Отд. мед. паразитологии ВИЭМ, 2.
- Горбунова М. П., 1936. Возрастные изменения паразитофауны щуки и плотвы. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7 (3) : 5—30.
- Гурвич В. Ф., 1926. Фауна простейших кишечника лягушек окрестностей Ташкента. Бюлл. Среднеазиатск. ун-в., 14 : 47—61.
- Динник Ю. А., 1930. Материалы к познанию фауны паразитических червей пресных вод Кавказа. Работы Сев.-Кавк. гидробиол. ст., 3 (1—3) : 87—90.
- Догель В. А., 1933. Проблемы исследования паразитофауны рыб. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 62 (3) : 247—268.
- Догель В. А., 1935. Очередные задачи экологической паразитологии. Тр. Петергофск. биол. инст., 15 : 31—48.
- Догель В. А., 1936. Возрастные изменения угря в связи с вопросом о его миграциях. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7 (3) : 114—122.
- Догель В. А., 1947. Курс общей паразитологии. Учпедгиз : 1—371.
- Догель В. А. и Каролинская Х. М., 1936. Паразитофауна стрижа. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7 (3) : 49—79.
- Догель В. А. и Марков Г. С., 1937. Возрастные изменения паразитофауны новоземельского гольца (*Salvelinus alpinus*). Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 66 (3) : 434—455.
- Догель В. А. и Навцевич И., 1936. Паразитофауна городской ласточки. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7 (3) : 80—113.
- Догель В. А. и Петрушевский Ю. К., 1935. Опыт экологического исследования беломорской семги. Вопросы экологии и биоценологии, 2 : 137—169.
- Дубинин В. Б., 1936. Исследование паразитарной фауны хариуса в различные периоды его жизни. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 7 (3) : 31—48.
- Дубинин В. Б., 1938. Изменения паразитофауны каравайки (*Plegadis falcinellus*), вызываемые возрастом и миграцией хозяина. Тр. Астраханск. гос. заповедника, 2 : 114—209.
- Дубинин В. Б., 1941. Паразитофауна кабанов дельты Волги. Рефераты работ учрежд. отд. биол. наук АН СССР за 1940 г. : 194.
- Дубинин В. Б., 1949. Экспериментальное исследование над циклами развития некоторых паразитических червей животных дельты Волги. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, 11 : 126—160.

- Д у б и н и н а М. Н., 1937. Паразитофауна кваквы (*Nycticorax nycticorax*) и ее изменение в связи с миграцией хозяина. Зоол. журн., 16 (3) : 547—573.
- Д у б и н и н а М. Н., 1949а. Экологическое исследование паразитофауны степной черепахи (*Testudo horsfieldi* Gray) Таджикистана. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, 11 : 61—97.
- Д у б и н и н а М. Н., 1949б. Влияние на паразитофауну рыб их зимовки в зимовальных ямах дельты Волги. Паразитол. сборн. ЗИН АН СССР, 11 : 104—125.
- Д у б и н и н ы В. Б. и М. Н., 1940. Паразитофауна колониальных птиц Астраханского заповедника. Тр. Астраханск. Гос. заповедника, 3 : 190—298.
- Ж а д и н В. И., 1921. Трематоды амфибий и Unionid окрестностей г. Муром. Работы Окск. биол. ст., 1 (2—3) : 3—27.
- З меев Г. Я., 1935. Гемопаразиты диких позвоночных Таджикистана. Тр. Таджикск. базы АН СССР, 5 : 75—93.
- З меев Г. Я., 1939. Материалы по паразитам крови холоднокровных СССР. Тр. Военно-мед. акад. РККА, 19 : 167—176.
- З меев Г. Я. и Быховский Б. Е., 1939. Паразиты амфибий Гиссарской долины. Тр. Таджикск. базы АН СССР, 11 : 127—143.
- И дельсон М. С. и Воноков И. К., 1938. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) на пойменных водоемах дельты р. Волги и ее значение в истреблении молодых рыб. Тр. Волго-Касп. научн. рыбохоз. ст., 8 (1) : 3—32.
- И с а й ч и к о в П. М., 1926. К познанию гельминтофауны амфибий России. Тр. Сибирск. ветерин. инст., 7 : 61—159.
- И с а й ч и к о в И. М., 1927. Восьмая Российская гельминтологическая экспедиция в Крым. Деятельн. 28 гельминтологических экспедиций в СССР, М. : 110—125.
- И с а й ч и к о в И. М., 1928. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики. Trematodes (ч. 1). Тр. Морск. научн. инст., 3 (2) : 5—79.
- И с а й ч и к о в И. М., 1933. К познанию паразитических червей некоторых групп позвоночных русской Арктики. Trematodes (ч. 2). Тр. Морск. научн. инст., 3 (1) : 3—36.
- И с а й ч и к о в И. М. и Захаров Н. П., 1926. К фауне паразитических червей *Rana esculenta* Донской области. Русск. гидробиол. журн., 8 : 49—54.
- К а л а б у х о в Н. И., 1936. Спячка животных. Биомедгиз, Москва.
- К и р ш е н б л а т Я. Д., 1938. Закономерности динамики паразитофауны мышевидных грызунов. Изд. ЛГУ, Л. : 1—92.
- К н и п о в и ч Н. М., 1923. Каспийское море и его промыслы. ГИЗ.
- Л а в р о в С., 1908. Результаты исследования фауны червей реки Волги и поемных озер у Саратова. Работы Волжск. биол. ст., 3 (3) : 1—86.
- М а р к о в а Л. И., 1938. Влияние зимней спячки на состояние паразитофауны летучих мышей. Зоол. журн., 17 (1) : 133—145.
- М а с с и н о Б. Г., 1927. Девятая Союзная Гельминтологическая экспедиция в Старицу Бухару (1923). Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР, М. : 126—133.
- М е й с н е р В. И., 1915. Отчет о работах экспедиции по обследованию дельты реки Волги в 1914 г. Матер. к познанию русск. рыболовства : 4 (5).
- О л и г е р И. М., 1940. Паразитофауна рябчика на севере Горьковской области. Уч. зап. ЛГУ, 59 : 102—124.
- П а в л о в с к и й Е. Н. и Гнездилов В. Г., 1939. Экспериментальное исследование над плероцеркоидами лентеца широкого в связи с вопросом о круге их потенциальных хозяев. Тр. Военно-мед. акад. РККА, 19 : 97—116.
- П а н о в а Н. П. и Калантарян Е. В., 1927. Семнадцатая Союзная гельминтологическая экспедиция в Армению (1924). Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР, М. : 174—179.
- П о б е д о н о с ц е в В. А., 1940. Сезонные и возрастные изменения паразитофауны домового воробья (*Passer domesticus*). Уч. зап. Пед. инст. Герцена, 30 : 269—301.
- П о р ч и н с к и й И. А., 1873. Заметка о глистах, собранных в Гдовском уезде. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 4 (2) : 121—125.
- С е р геев А. М. и Смирнов К. С., 1939. Об окраске яиц амфибий. Вопросы экологии и биоценологии, 5—6 : 319—321.
- С и н и ц и н Д. Ф., 1905. Материалы по естественной истории трематод. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы, Варшава : 1—210.
- С к а р б и л о в и ч Т. С., 1948. Сем. *Lecithodendriidae* Odhner, 1911, в : С к р я б и н К. И. Трематоды животных и человека, II : 337—590. Изд. АН СССР.

- Скрябин К. И., 1923. Паразитические *Nematodes* пресноводной фауны Европейской и, отчасти, Азиатской России. М. : 1—98.
- Скрябин К. И., 1927а. Вторая Российская гельминтологическая экспедиция на северное побережье Азовского моря (1919). Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР, М. : 14—26.
- Скрябин К. И., 1927б. Пятая Российская гельминтологическая экспедиция в Туркестанский край (1921). Деятельность 28-й гельминтологической экспедиции в СССР, М. : 40—92.
- Скрябин К. И. и Шихобалова Н. И., 1948. Филярии животных и человека. Сельхозгиз, М. : 1—608.
- Скрябин К. И., Шульц Р. Эд. С., Сербинов П. И. и Смирнов Г. Г., 1927. XXV Союзная гельминтологическая экспедиция в Донбасс (1925). Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР : 216—227.
- Терентьев П. В. и Чернов С. А., 1940. Краткий определитель пресмыкающихся и земноводных СССР. Л., II : 3—183.
- Тимофеев Т. Е., 1899—1900. Трематоды амфибий и рептилий окрестностей Харькова. Тр. Общ. испытат. природы при Харьковск. унив., 34.
- Финкельштейн Н. Я., 1907. Чужеродные крови холоднокровных Кавказа. Архив биол. наук, 13 : 132—162.
- Шульц Р. Э., 1927. Шестнадцатая Союзная Гельминтологическая экспедиция в Центральный Кавказ (1924). Деятельность 28 гельминтологических экспедиций в СССР : 168—174.
- Эпштейн Г. В., 1933. Патогенные простейшие, спирохеты и грибки. Госмедиздат.
- André E., 1912—1913. Recherches parasitologiques sur les Amphibiens de la Suisse. Rev. Suisse, Zool. : 20—21.
- Baylis H. A. a. Cannon H. G., 1924. A new Trematode from the Grass-snake. Ann. a. Magaz. Natur. Hist., ser. 9, 13 : 194—196.
- Baylis H. A. a. Lane Clayton, 1920. A revision of the Nematode family Gnathostomidae. Proc. Zool. Soc. : 245—310.
- Barkow H., 1846. Der Winterschlaf nach seinen Erscheinungen im Tierreich. Berlin : 1—525.
- Beneden P., 1873. Les parasites des Chauves-souris. Mém. de l'Acad. Roy. d. Sci. de Belgique, 40 : 1—42.
- Bensley R. R., 1897. Two forms of *Distomum cygnoides*. Zentralbl. Bakter., 21 : 326—331.
- Brandt B. B., 1936. Parasites of certain North Carolina salientia. Ecol. Monogr., 6 (4) : 491—532.
- Бучховский (Буховский Б.), 1932. Die russischen Pneumonoeces-Arten und ihre geographische Verbreitung. Zeitschr. f. Parasitenkunde, 5 (1) : 51—68.
- Бучховский (Буховский Б.), 1933. Die Amphibientrematoden aus der Umgegend von Kiew. Zool. Anz., 102 (1—2) : 44—58.
- Desportes C., 1941. Nouvelles recherches sur la morphologie et sur l'évolution d'*Icosiella neglecta* (Diesing, 1851) filarie commune de la grenouille verte. Ann. de Parasitologie, 18 (1—2—3) : 46—66.
- Dobell C., 1909. Researches on the intestinal Protozoa of frogs and toads. Quart. Journ. Micr. Sci., 53 : 1—201.
- Elton C., Ford E. B. a. Baker J. R., 1931. The health and parasites of a wild mouse population. Proc. Zool. Soc., London : 657—721.
- Harkema R., 1936. The parasites of some North Carolina Rodents. Ecol. Monogr., 6 : 153—232.
- Holl F., 1932. The ecology of certain fishes and amphibians with special reference to their helminth and linguatulid parasites. Ecol. Monogr., 2 (1) : 83—107.
- Hollack J., 1905. Die Häufigkeit der Trematoden bei *Rana esculenta*. Zentralbl. Bakter., 38 : 199—200.
- Hughes R. C., 1929. Studies on the Trematode family Strigeidae (Holostomidae). XVIII. *Tetracotyle serpentis* sp. nov. Trans. Amer. Micr. Soc., Menashe, 48 (I) : 12—19.
- Исайчиков (Исайчиков И. М.), 1923. Zur Kenntnis des Helminthenfauna der Amphibien Russlands. Zentralbl. Bakter. Parasit., 11, 59 (1—4).
- Looss A., 1894. Die Distomen unserer Fische und Frösche. Biblioth. Zool., 16 : 1—296.
- Lühe M., 1909. Die Süßwasserfauna Deutschlands. Trematodes, H. 17 : 168.

- N ö l l i e r W., 1913. Die Blutparasiten der Wasserfrösche und ihre Übertragung. Arch. f. Protist., 28 : 313—316, 31 : 169—240.
- P a u l D., 1934. Beobachtungen über die Darmparasiten schlesischer Anuren. Zeitschr. f. Parasitenkunde, 7 (2) : 172—197.
- R a n k i n J. S., 1937. An ecological study of parasites of some North Carolina Salamanders. Ecol. Monogr., 7 (2) : 171—269.
- T r a v a s s o s L., 1921. Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. XIII. Ensaio monografico da familia *Trichostrongylidae* Leiper. 1909. Mem. Inst. Oswaldo Cruz, 13 (1) : 5—135.
- T r a v a s s o s L., 1930—1931. Pesquisas helminthologicas realizadas em Hamburgo. III. Trematodos dos generos *Pneumonoeces* e *Ostiolum*. IV. Notas sobre o genero *Opisthioglyphe* e generos proximos. V. Genero *Prosotocus*. VI. Notas sobre os Rhabdiasoidea. VII. Ensaio monograph. da familia *Cosmocercidae* Trav.. Ibid. : 24—25.
- T r a v a s s o s L., 1937. Sur les espèces europeennes du genre *Oswaldocruzia*. Работы по гельминтологии, Сборн., посвящ. 30-летию деятельности проф. К. И. Скрыбина : 725—733.
- W a l t o n A. C., 1935. The Nematodes as parasites of Amphibia. II. Journ. Parasit., 21 : 27—50.
- W e s e n b e r g - L u n d C., 1934. Contributions to the development of the Trematoda Digenea. Part II. The biology of the freshwater Cercariae in Danish freshwaters. Mém. de l'Acad. Roy. d. Sci. et de Lettres de Danemark, 9-me serie, 5 (3) : 1—223.
- Y o r k e W. a. M a p l e s t o n e P. A., 1926. The Nematode Parasites of Vertebrates. London : 1—536.
-