

УДК 595.122

ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ТРЕМАТОД (ТРЕМАТОДА) НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2012 И.В. Чихляев, Н.Ю. Кириллова, А.А. Кириллов

Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти

Поступила 21.05.2012

У земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих фауны Среднего Поволжья за более чем 100-летний период гельминтологических исследований зарегистрировано 199 видов трематод. Установлено, что развитие 165 видов трематод с изученными и наиболее вероятными жизненными циклами на территории региона протекает по 24 типам и 11 подтипам из 3 групп жизненных циклов. Наибольшая их часть циркулирует по сложным – триксенным (125 видов) и тетраксенным (6) циклам; меньшая часть – по диксенным циклам (34 вида). Для 34 видов трематод наземных позвоночных фауны Среднего Поволжья циклы развития не установлены или изучены не полностью.

Земноводные как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 25 видов трематод; как дополнительные и/или резервуарные – 8 видов гельминтов рептилий, 15 видов – птиц и 4 – млекопитающих. Пресмыкающиеся как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 14 видов трематод; как дополнительные и/или резервуарные – 5 видов гельминтов птиц и 2 – млекопитающих. Птицы как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 105 видов трематод. Млекопитающие для 61 вида трематод являются окончательными хозяевами, а для *Alaria alata* микромаммалии служат резервуарными хозяевами.

Наибольшим разнообразием типов жизненных циклов характеризуются трематоды птиц (9 типов и 7 подтипов); в меньшей степени – амфибии (6 типов и 2 подтипа), млекопитающие (7 типов и 5 подтипов), рептилии (3 типа и 4 подтипа).

Ключевые слова: трематоды, жизненные циклы, типизация, наземные позвоночные, Среднее Поволжье.

На территории Среднего Поволжья исследования гельминтофауны наземных позвоночных ведутся на протяжении более 100 лет. В настоящее время для земноводных, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих региона достоверно известно 199 видов трематод [3, 4, 9, 21-24, 63, 64 и др.].

Для выяснения путей циркуляции гельминтов наземных позвоночных Среднего Поволжья нами проведена типизация их жизненных (биологических) циклов по принципу вариаций в сочетаниях хозяев, изложенному В.Е. Судариковым (1964) при описании особенностей биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 [46]. При этом, в типах циклов хозяева отдельных категорий принадлежат к различным классам беспозвоночных и позвоночных животных, а группы циклов определяются по числу категорий хозяев (моно-, ди-, три- и тетраксенные). Позже подобный принцип был использован в ряде работ [1, 37, 59, 67, 72, 74 и др.].

При анализе жизненных циклов нами были использованы результаты собственных исследований, а также литературные данные по регионам, входящих в Среднее Поволжье: Республики Марий Эл, Мордовия, Татарстан, Чувашия, юго-западная часть Башкортостана, Нижегородская, Пензенская, Самарская и Ульяновская области, а также северо-западная часть Саратовской области.

Ниже приводится описание групп и типов циклов развития гельминтов животных, отмеченных на

территории Среднего Поволжья. При типизации жизненных циклов трематод учитывались не только те виды гельминтов, у которых жизненный цикл был расшифрован, но и паразиты, цикл развития которых можно предположить по близкородственным видам с большой долей вероятности.

Группа I. ДИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 1.1. Амфибии (*Рептилии*) – *гастроподы* – водная среда.

Этим путем происходит циркуляция типового вида трематод семейства Diplodiscidae – *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) – паразита прямой кишки и клоаки земноводных, редко – кишечника обыкновенного ужа фауны Среднего Поволжья [20, 21, 36, 58, 61, 62]. В роли промежуточных хозяев выступают гастроподы рода *Planorbis*, реже – *Anisus*. Амфибии являются окончательными хозяевами и заражаются паразитом, проглатывая с водой, илом или пищей инцистированные адолескарии [19]. Рептилии (обыкновенный уж) – случайные хозяева паразита, заражение которых происходит в водной среде при случайном заглатывании адолескарий трематоды, либо они приобретают уже взрослых паразитов вместе с пищевыми объектами (амфибиями).

Тип 1.2. Птицы (*млекопитающие*) – *гастроподы* – водная среда.

Такой жизненный цикл присущ паразитам водоплавающих птиц *Bilharziella polonica* (Kowalewski, 1895) Looss, 1899, *Notocotylus attenuatus* (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911 и *N. parviovatus* Yamaguti, 1934, найденных у куликов и гусеобразных птиц Средневожского региона [9, 52, 56]. Промежуточными хозяевами трематод служат гас-

Чихляев Игорь Владимирович, ст. науч. сотр., канд. биол. наук; Кириллова Надежда Юрьевна, науч. сотр., канд. биол. наук, diplodiscus@mail.ru, Кириллов Александр Александрович, ст. науч. сотр., канд. биол. наук; parasitolog@yandex.ru

троподы рода *Lymnaea*, *Planorbarius corneus*, *Bithynia leachi*, *B. tentaculata*.

В качестве случайного паразита *Notocotylus attenuatus* зарегистрирован также у грызунов (серая крыса) Среднего Поволжья [43].

Фуркоцеркарии *Bilharziella polonica* проникают в окончательного хозяина через кожные покровы. Адолескарии *N. attenuatus* и *N. parviovatus* инцистируются на раковинах моллюсков, водных насекомых и ракообразных [29]. Заражение окончательных хозяев происходит при питании этими беспозвоночными.

Тип 1.3. Птицы – водная среда – гастроподы.

Данным путем совершается циркуляция паразитов водоплавающих птиц, например, всех зарегистрированных у птиц фауны исследуемого региона видов циклокоелид – *Cyclocoelum mutabile* (Zeder, 1800), *Neivaia (Tracheophilus) cymbium* (Diesing, 1850) Dubois, 1959, *Tracheophilus sisowi* Skrjabin, 1913, *Tanaisia fedtschenkoi* Skrjabin, 1924 и, по-видимому, *Cyclocoelum tringae* Stossich, 1902, *Manterocoelum (Typhlocoelum) americanum* (Manter et Williams, 1928) Kanev et al., 2002 [9, 24, 56]. Промежуточными хозяевами трематод являются брюхоногие моллюски семейств Limnaeidae, Physidae и Planorbidae (для *C. mutabile*); *Planorbarius corneus*, *Planorbis planorbis*, *Galba palustris*, *Radix ovata* (для *N. cymbium*); *Lymnaea ovata*, *L. palustris*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus* (для *T. sisowi*).

Также по этому типу циркулирует паразит утиных птиц и куликов нотокотилида *Catatropis verrucosa* (Frölich, 1789) Odhner, 1905, промежуточными хозяевами которой служат гастроподы родов *Planorbis*, *Anisus*, *Segmentina*, при питании которыми происходит инвазия птиц [29, 47].

Тип 1.4. Птицы – наземная среда – гастроподы.

Данный цикл развития известен для паразитов птиц *Brachylaima fuscatus* Rudolphi, 1819, *Leucochloridium paradoxum* Carus, 1835, *L. perturbatum* Pojmanska, 1969 (= *L. actitis* McIntosh, 1932), *L. holostomum* (Rudolphi, 1819), *L. phragmitophila* Bychowska-Pawlowska et Dubinina, 1951, *Urogonimus macrostomus* (Rudolphi, 1803), *U. certhiae* McIntosh, 1927 и для эукотилид *Tamerlania zarudnyi* Skrjabin, 1924 и, вероятно, *T. japonica* (Yamaguti, 1935), обнаруженных у птиц фауны Среднего Поволжья [9, 22, 24]. Промежуточными хозяевами трематод семейств Brachylaimidae и Leucochloridiidae служат наземные гастроподы родов *Succinea*, *Cochlicopa*, *Vertigo*, *Calonia*, *Helix*, *Clausilia*, *Helicella*, *Heleopsis*, *Eulota*, *Oxycilus*. Промежуточными и дополнительными хозяевами трематоды *T. zarudnyi* – *Helicella arenosa*, *H. seitula*, при поедании которых случается инвазия окончательных хозяев [9, 29].

Тип 1.5. Млекопитающие – наземная среда – гастроподы.

Этим путем совершается циркуляция паразитов насекомоядных *Brachylaima fulvus* Dujardin, 1843 и *Pseudoleucochloridium soricis* (Soltys, 1952) (= *L. skrjabini* Schalldybin, 1953). В Среднем Поволжье гельминты были зафиксированы у представителей семейства Soricidae и у лесной мышовки, которая является случайным хозяином *B. fulvus* [24]. Промежуточными хозяевами *B. fulvus* служат наземные брюхоногие моллюски *Zonitoides nitidas*, *Goniodiscus rotundus*; для *P. soricis* – *Cepaea hortensis*. К дополнительным хозяевам паразита относятся *Cepaea hortensis* и *Eumophalia strigella*. Инвазия окончательных хозяев происходит при потреблении моллюсков в пищу.

Тип 1.6. Млекопитающие – гастроподы – водная среда.

Данный тип развития характерен для паразитов млекопитающих (главным образом грызунов и копытных фауны Средней Волги) *Quinqueserialis wolgaensis* Skvorzov, 1934, *Quinqueserialis quinqueserialis* (Barker et Laughlin, 1911) Skvorzov, 1934, *Notocotylus noyeri* Joyeux, 1922, *Fasciola hepatica* Linnaeus, 1758, *Paraphasciolopsis fasciolaemorphia* Ejsmont, 1932, *Paramphistomum cervi* (Zeder, 1790) Fiscoeder, 1901, *Paramphistomum ichikawai* Fukui, 1922, *Stichorchis subtriquetrus* (Rudolphi, 1814) Lühe, 1909, *Psilotrema castoris* Orlov, 1947, *Psilotrema spiculigerum* (Mühling, 1898) и, вероятно, других представителей рода *Psilotrema* – *Psilotrema marki* Skvortzov, 1934 и *Psilotrema zibethica* Varenov, 1965 [4, 23, 24, 49, 50].

Промежуточными хозяевами гельминтов являются различные виды гастропод семейств Vithyniidae, Limnaeidae, Planorbidae. Окончательные хозяева заражаются при питье или поедании водной растительности, случайно заглатывая адолескарии трематод.

Группа II. ТРИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 2.1. Амфибии – бивальвии – насекомые.

Типичный путь развития трематод семейства Gorgoderidae, паразитирующих в мочевом пузыре бесхвостых амфибий и отмеченных в Среднем Поволжье: *Gorgodera cygnoides* (Zeder, 1800), *G. pagenstecheri* Sinitzin, 1905, *G. asiatica* Sinitzin, 1905, *G. loossi* (Sinitzin, 1905), *G. varsoviensis* Sinitzin, 1905, а также случайного паразита озерной лягушки *Phyllodistomum angulatum* Linstow, 1907, для которого она является факультативным хозяином. По-видимому к этому типу можно также отнести *Gorgodera microovata* Führmann, 1924 [6, 24, 27, 30, 41, 58, 60-62, 74].

Промежуточными хозяевами горгодерид служат двустворчатые моллюски родов *Sphaerium*, *Pisidium* и *Dreissena*. Земноводные заражаются при потреблении дополнительных хозяев паразита – личинок и имаго стрекоз родов *Coenagrion*, *Lestes*, *Agrion*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Epitheca*, *Cordulia*, *Libellula*, *Sympetrum* и *Leu-*

corrhinia; ручейников рода *Limnophilus*. Обязательные окончательные хозяева *Ph. angulatum* – карповые и окуневые рыбы [35, 47].

Тип 2.2. Амфибии – бивальвии – амфибии.

Специфичный путь развития паразитов мочевого пузыря бесхвостых земноводных *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876) и, по-видимому, *Gorgoderina skrjabini* Pigulevsky, 1953, найденных у амфибий Средневолжского региона [6, 27, 41, 58, 60, 62, 74].

Промежуточными хозяевами трематод являются двустворчатые моллюски родов *Sphaerium* и *Pisidium*. Маритогония возможна у амфибий, склонных к каннибализму, а инвазия происходит через головастиков или сеголетков, зараженных метацеркариями. Личинки земноводных заражаются, проглатывая крупных макроцеркных церкарий паразита. Таким образом, земноводные играют роль амфиксического хозяина, отдельные стадии которого используют в качестве дополнительного и окончательного хозяев животных разного возраста одного или родственных видов [19].

Тип 2.3. Амфибии – гастроподы – насекомые.

Данный цикл развития – один из самых распространенных среди гельминтов амфибий и присущ трематодам семейства Plagiorchiidae, зафиксированных у земноводных Среднего Поволжья: паразитам легких бесхвостых амфибий *Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819), *H. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) и, вероятно, *Skrjabinoeces breviansa* Sudarikov, 1950 [6, 24, 27, 36, 41, 58, 61, 63, 74]. Заражение амфибий в данном случае связано с употреблением в пищу дополнительных хозяев паразитов – водных насекомых. Таковыми являются личинки и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Coenagrion*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Cordulia*, *Orthetrum*, *Libellula* и *Sympetrum* (Добровольский, 1965а; Grabda, 1960), а для *H. variegatus* также двукрылые *Anopheles maculipennis*, *Culex pipiens* и *C. territans*. Из промежуточных хозяев известны брюхоногие моллюски родов *Planorbis*, *Anisus* и *Planorbarius* [39].

Подтип 2.3а. Амфибии (пентилии) – гастроподы – насекомые (ракообразные).

Эта разновидность типа является основным путем циркуляции обычных паразитов кишечника земноводных – трематод семейства Pleurogenidae, отмеченных у бесхвостых амфибий исследуемого региона: *Pleurogenoides medians* Olsson, 1876, *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819), *P. loossi* Africa, 1930, *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) и, предположительно, *Pleurogenoides stromi* (Travassos, 1930), *Pleurogenes intermedius* Issaitchikov, 1926, *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) Stossich, 1899 [6, 24, 27, 36, 41, 58, 63, 74].

Промежуточными хозяевами паразитов служат гастроподы *Codiella (Bithynia) leachi* и *Bithynia ten-*

taiculata. Поступление трематод в организм земноводных происходит по трофическим связям через дополнительных хозяев, которыми являются личинки и имаго стрекоз, ручейников, поденок, водных жуков, вислоккрылки. Кроме водных насекомых, эту функцию выполняют ракообразные [57, 68, 82].

Кроме того, *Prosotocus confusus* и *Pleurogenes claviger* были зарегистрированы у обыкновенного ужа фауны Среднего Поволжья [20, 21]. Случайные паразиты обыкновенного ужа, которого они могут инвазировать двумя путями: трофическим – при питании земноводными, либо топическим – при случайном заглатывании дополнительных хозяев трематод вместе с пищевыми объектами (амфибиями).

Тип 2.4. Амфибии – гастроподы – амфибии.

Другой, менее распространенный цикл развития трематод семейства Plagiorchiidae, характерный для *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) и *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876) – паразитов бурых лягушек Среднего Поволжья [6, 27, 36, 58, 63, 74]. Промежуточные хозяева – брюхоногие моллюски рода *Lymnaea*. Земноводные играют одновременно роль окончательного (взрослые особи) и дополнительного (головастики, сеголетки) хозяина трематод, являясь, таким образом, их амфиксическими хозяевами [17, 80, 81]. Заражение начинается на стадии головастиков путем перкутанного, реже – перорального проникновения стилетных церкарий паразитов. Последние, в зависимости от места инвазии, либо инцистируются в печени, брыжейках, жабрах и продолжают развитие в случае каннибализма; либо, минуя стадию метацеркарий, мигрируют к месту локализации с последующей маритогонией [19].

Подтип 2.4а. Амфибии (Пентилии) – гастроподы – амфибии (гастроподы, насекомые).

Данная разновидность типа специфична для вида *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) – широко распространенного паразита кишечника амфибий Средней Волги, обнаруженного также у обыкновенного ужа [6, 20, 21, 27, 41, 58, 61, 63]. Одновременно с маритами у многих земноводных в мускулатуре, брыжейках, стенках желудка и кишечника также встречаются метацеркарии, образующиеся вследствие перкутанного проникновения стилетных церкарий паразита. Таким образом, взрослые амфибии служат амфиксическими хозяевами и заражаются через головастиков и сеголетков в случае каннибализма, либо через других дополнительных хозяев – гастропод семейства Lymnaeidae. Промежуточными хозяевами являются брюхоногие моллюски родов *Lymnaea* и *Anisus*, редко – *Planorbis*, *Planorbarius* и *Physa* [15, 80]. Случайный паразит обыкновенного ужа, заражение которого происходит метацеркариями при поедании земноводных, либо, что менее вероятно, путем «прижива-

ния» в организме змеи-батрахофага взрослого паразита из амфибии.

Тип 2.5. Рептилии – гастроподы – насекомые.

Предполагаемый жизненный цикл специфичного паразита ящериц *Metaplagiorchis molini* Lent et Freitas, 1940, зафиксированного у прыткой и живородящей ящерицы Среднего Поволжья [20, 21]. Жизненный цикл не изучен. По-видимому, промежуточными хозяевами трематоды являются брюхоногие моллюски, а дополнительными – личинки и имаго водных насекомых. Ящерицы заражаются паразитом при питании дополнительными хозяевами трематоды – околотовными насекомыми.

Тип 2.6. Рептилии – гастроподы – амфибии.

Этим путем циркулируют трематоды *Leptophallus nigrovenosus* (Bellingham, 1844) Lühe, 1909, *Macrodera longicollis* (Abildgaard, 1788) Lühe, 1899, *Metaleptophallus gracillimus* (Lühe, 1909) Yamaguti, 1958, *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Telorchis assula* (Dujardin, 1845) Dollfus, 1957, *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 и *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819), паразитирующие в кишечнике обыкновенного и водяного ужей, режы – гадюк фауны Среднего Поволжья [20, 21]. Промежуточными хозяевами трематод служат гастроподы рода *Lymnaea*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus* и *Bithynia leachi*; дополнительными – бесхвостые амфибии. У последних в данном регионе обнаружены метацеркарии *P. cloacicola*, *A. monticelli* и *E. colubrimurorum* [27, 36, 41, 58, 60, 61, 63]. Инвазия земноводных обусловлено перкутаным проникновением стiletных церкарий паразитов [16, 66, 69].

Тип 2.7. Птицы – гастроподы – гастроподы (бивальвии).

Данный цикл развития характерен для паразитов водоплавающих и околотовных птиц *Echinostoma dietzi* Skrjabin, 1923, *E. nordiana* (Baschkirova, 1941) Karmanova, 1985, *Hypoderaeum conoideum* (Bloch, 1782) Dietz, 1909, *Psilochasmus oхуurus* (Creplin, 1825) Lühe, 1909 и, по-видимому, *Echinoparyphium cinctum* (Rudolphi, 1802), *Hypoderaeum gnedini* Baschkirova, 1941, *H. vigi* Baschkirova, 1941, *Psilochasmus longicirratu* Skrjabin, 1913. Трематоды отмечены у разных видов гусеобразных и чайковых птиц фауны Среднего Поволжья [5, 9, 24, 56]. Роль промежуточных и дополнительных хозяев эхиностоматид выполняют гастроподы *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, а также моллюски родов *Lymnaea*, *Acroloxus*, *Anisus*, *Bithynia*, *Sphaerium*, *Pisidium*, *Ampiemelania*, *Fagotia*, *Theodoxus* [47]. Заражение окончательных хозяев происходит при питании моллюсками – дополнительными хозяевами трематод.

Подтип 2.7а. Птицы – гастроподы – гастроподы (пиявки).

Этот жизненный цикл присущ паразиту водоплавающих и околотовных птиц *Cotylurus cornutus* (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928. В настоящее время этот вид считается сборным и на территории Среднего Поволжья под этим названием могли быть зарегистрированы по крайней мере 4 широко распространенных вида рода *Cotylurus*: *C. cornutus* (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928, *C. strigeoides* Dubois, 1958, *C. szidati* Zazornova, 1991 и *C. tardus* (Steenstrup, 1842) Odening, 1969 [18]. В Среднем Поволжье виды группы «*Cotylurus cornutus*» зарегистрированы у бекаса, *Corvidae* sp., певчего дрозда и домашней утки [10, 24, 56].

Промежуточными и дополнительными хозяевами трематод рода *Cotylurus* служат брюхоногие моллюски семейств *Lymnaeidae*, *Planorbidae*, *Physidae* и *Viviparidae*. К дополнительным хозяевам относятся также разные виды пиявок [47]. Инвазия окончательных хозяев происходит при питании дополнительными хозяевами паразитов.

Подтип 2.7б. Птицы (рептилии, млекопитающие) – гастроподы – гастроподы (насекомые, ракообразные).

Тип жизненного цикла, характерный для эвригостального паразита Среднего Поволжья *Plagiorchis elegans* Rudolphi, 1802, отмеченного у пресмыкающихся, птиц, летучих мышей, грызунов и хищных млекопитающих, а также для обычного паразита чайковых птиц *Plagiorchis laricola* Skrjabin, 1924.

В исследуемом регионе *Plagiorchis elegans* зарегистрирован у широкого круга хозяев: у ящериц и обыкновенного ужа, у куликов, дятлов, чайковых, куриных, кукушкообразных, врановых, мелких воробьиных, дневных хищных птиц, летучих мышей, грызунов и енотовидной собаки [9, 21, 22, 24]. *Plagiorchis laricola* в Среднем Поволжье обнаружен у озерной и сизой чаек, речной крачки, большой синицы и *Anas* sp. [9, 22, 24, 34].

Промежуточными хозяевами трематод являются брюхоногие моллюски рода *Lymnaea* и *Radix peregra* (для *P. laricola*). К дополнительным хозяевам относятся личинки и имаго водных и околотовных насекомых (поденки, двукрылые, вислокрылки, стрекозы, ручейники), гастропода *Lymnaea ovata* (для *P. laricola*) и, экспериментально, ракообразные, брюхоногий моллюск *Lymnaea stagnalis* (для *P. elegans*) [25, 26, 66]. Заражение окончательных (облигатных и факультативных) хозяев происходит при употреблении в пищу или случайном проглатывании дополнительных хозяев паразита.

Подтип 2.7в. Птицы (млекопитающие) – гастроподы – гастроподы (насекомые, пиявки, бивальвии, рыбы, амфибии, рептилии).

Цикл развития присущий распространенным паразитам водоплавающих и околотовных птиц разных отрядов *Echinoparyphium recurvatum* Linstow, 1873, который на территории Среднего Поволжья был зарегистрирован у разных видов

куликов, чайковых, утиных птиц и домашней курицы; *E. aconiatum* Dietz, 1909 – у куликов и утиных птиц; *Echinostoma miyagawai* Ishii, 1932, *E. paraulum* (Dietz, 1909) и *E. robustum* Yamaguti, 1935, зафиксированы в регионе у разных видов утиных птиц; *E. revolutum* (Frölich, 1802) Looss, 1899, отмечен у гусеобразных, врановых птиц, озерной чайки и домашней курицы [5, 9, 10, 24, 33, 34, 56, 73].

Промежуточными хозяевами являются моллюски родов *Acroloxus*, *Amphipeplea*, *Amuropaludina*, *Anisus*, *Biomphalaria*, *Bulinus*, *Cristaria*, *Galba*, *Gyraulus*, *Helicorbis*, *Kolhymorbis*, *Lymnaea*, *Physa*, *Planorbarius*, *Planorbis*, *Polypylus*, *Valvata*, *Viviparus*. Дополнительными хозяевами служат моллюски тех же родов, а также *Yuga*, *Culminella*, *Pisidium*, *Anodonta*, *Dreissena polymorpha*, пиявки, личинки и имаго стрекоз, клопы-гребляки, рыбы, амфибии, рептилии [9, 12, 13, 29, 42, 47].

На стадии метацеркарии *Echinoparyphium recurvatum* и *Echinostoma revolutum* обнаружены у амфибий (обыкновенная чесночница) фауны Средневожского региона [7].

В Среднем Поволжье зарегистрированы находки *Echinostoma revolutum* у околотовных грызунов (водяная полевка, ондатра), для которых, по-видимому, трематода является случайным паразитом [11, 28, 49, 54, 65].

Окончательные хозяева (птицы, а для *E. revolutum* и грызуны) получают паразитов по трофической цепи через дополнительных хозяев, поедая насекомых, моллюсков, мелких рыб, амфибий и их личинок (головастиков).

Тип 2.8. Птицы – гастроподы – ракообразные.

Это, вероятно, тип жизненного цикла распространенного паразита водоплавающих и околотовных птиц *Levinseniella pellucida* Jägerskiöld, 1907. В Среднем Поволжье обнаружен у мородунки [9]. Промежуточные хозяева неизвестны. По-видимому, ими служат гастроподы. Из дополнительных хозяев известны ракообразные (креветка *Palaemonetes puius*) [29]. Птицы заражаются гельминтом через дополнительных хозяев.

Тип 2.9. Птицы – гастроподы – насекомые (ракообразные).

Цикл развития, характерный для паразитов, главным образом, насекомоядных птиц *Plagiorchis mutationis* Panova, 1927, *Prosthogonimus ovatus* (Rudolphi, 1803) Lühe, 1899, *P. anatinus* Markov, 1902, *P. cuneatus* (Rudolphi, 1809) Braun, 1901, *P. (Schisthomonimus) rarus* (Braun, 1901) Lühe, 1909, *Brachylecithum mosquensis* (Skrjabin et Issaitschikov, 1927) и, с большой долей вероятности, для *Eumegacetes emendatus* Braun, 1901 и *Moesia amplavaginata* (Oschmarin, 1961) Khotenovsky, 1966, а также для облигатного паразита куликов *Plagiorchis nanus* (Rudolphi, 1802) Braun, 1901. Гельминты зарегистрированы на территории Среднего Поволжья у разных видов птиц отрядов кули-

ки, гусеобразные, воробьинообразные, ракшеобразные, куриные, дятлообразные, кукушкообразные, дневные хищные [9, 10, 22, 24]. Промежуточными хозяевами перечисленных трематод (кроме *B. mosquensis*) являются гастроподы родов *Lymnaea*, *Bithynia* и *Anisus*, *Amphipeplea glutinosa*. К дополнительным хозяевам относятся комары, ручейники, веснянки, поденки, личинки и имаго стрекоз, а для *P. nanus* еще и водяной ослик *Asellus aquaticus* [26, 66].

Промежуточный хозяин *B. mosquensis* – наземный брюхоногий моллюск *Allogodona ptychophora*; дополнительными хозяевами служат муравьи [77]. Поедая дополнительных хозяев (насекомых), птицы инвазируются этими паразитами.

Подтип 2.9а. Птицы (млекопитающие) – гастроподы – насекомые.

Этот цикл развития свойственен обычному паразиту птиц разных отрядов *Plagiorchis maculosus* (Rudolphi, 1802), встречающегося также у грызунов Среднего Поволжья. На территории региона гельминт отмечен у врановых, воробьиных и стрижеобразных птиц, водяной полевки и ондатры [10, 22, 24]. Промежуточными хозяевами служат гастроподы рода *Lymnaea*. Дополнительные хозяева – личинки хирономид [66]. Инвазия окончательных хозяев происходит при питании птиц (облигатные окончательные хозяева) насекомыми, либо при случайном проглатывании грызунами (факультативные окончательные хозяева) дополнительных хозяев паразита при питье или вместе с растительной пищей.

Тип 2.10. Птицы – гастроподы – рыбы.

Данный жизненный цикл типичен для большого числа трематод околотовных и рыбоядных птиц *Petasiger neocomense* Führmann, 1928, *P. nitidus* Linton, 1928, *Echinochasmus coaxatus* Dietz, 1909, *Monilifer spinulosus* (Rudolphi, 1809), *Mesorchis pseudoechinatus* (Olsson, 1876), *Schiginella colymbi* (Schigin, 1956) Karmanova, 1974, *Apophallus muhlingi* (Jägerskiöld, 1899) Lühe, 1909, *Paracoenogonimus ovatus* Katsurada, 1914, *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) Szidat, 1928, *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Odening, 1969, *I. pileatus* (Rudolphi, 1802) Odening, 1969, *I. platycephalus* (Creplin, 1825) Odening, 1969, *Diplostomum commutatum* (Diesing, 1850) Dubois, 1937, *D. indistinctum* (Guberlet, 1923) Hughes, 1925, *D. baeri* Dubois, 1937, *Conodiplostomum spathula* (Creplin, 1829) La Rue, 1926 и, вероятный жизненный цикл для трематод *Aporchis massiliensis* Timon-David, 1955, *Petasiger megacantha* (Kotlan, 1922) Pande, 1939, *Echinochasmus amphibolus* Kotlan, 1922, *Monilifer dietzevi* Issaitschikov, 1927, *Sobolevistoma graciosa* Sudarikov, 1950, *Stictodora (Sobolephyta) oshmarini* (Morosov, 1952), *Opisthorchis geminus* (Looss, 1896), *Ophisthorchis dendriticus* (Morgan, 1927), *Nematostrigea serpens* (Nitzsch, 1819) Sandground, 1934. В Среднем По-

волжье гельминты были обнаружены у разных видов поганок, куликов, чайковых, дневных хищных и утиных птиц [5, 9, 10, 24]. Промежуточные хозяева перечисленных видов трематод – брюхоногие моллюски родов *Bithynia*, *Planorbis*, *Gyraulus*, *Lithoglyphus*, *Helisoma*, *Physa*, *Radix*, *Stagnicola*, *Valvata*, *Viviparus* и *Contectiana*. Дополнительными хозяевами служат пресноводные рыбы: карповые, окуневые, сиговые и лососевые, бычки головач и кругляк [47, 71].

Подтип 2.10а. Птицы – гастроподы – рыбы (бивальвию).

Этот путь развития обычен для трематод семейства *Renicolidae*, наиболее вероятный для *Renicola randioni* Sudarikov, 1947 и *R. undecima* Sudarikov, 1947, найденных в Среднем Поволжье у скопы [38]. Жизненный цикл паразитов не изучен. Вероятно, как и у других видов семейства *Renicolidae*, промежуточные хозяева – гастроподы, дополнительные – рыбы (что более вероятно) или двустворчатые моллюски [84].

Подтип 2.10б. Птицы – гастроподы – рыбы (амфибии).

Цикл развития обычного паразита чаек *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819) Braun, 1893, отмеченного на территории региона у озерной, малой, речной и сизой чаек [9, 24].

Промежуточными хозяевами трематоды служат моллюски рода *Lymnaea*, *Radix ovata* [78]. Дополнительными хозяевами паразита являются карповые и окуневые рыбы [70].

На стадии метацеркарии обнаружен у озерной лягушки фауны Среднего Поволжья, которая, вероятно, является факультативным (дополнительным или резервуарным) хозяином паразита [58].

Тип 2.11. Птицы – гастроподы – амфибии.

Данный жизненный цикл типичен для трематод семейства *Diplostomidae* *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803), *Neodiplostomum cochleare* (Krause, 1914) Railliet, 1919 и, вероятно, для представителя циатокотилид *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) Vojtkova, 1966, – паразитов голенастых (первый) и хищных (последние два) птиц.

Промежуточными хозяевами отмечены брюхоногие моллюски родов *Planorbis*, *Planorbarius* (для *N. cochleare* и *T. excavata*), *Bithynia tentaculata* (для *H. volgensis*). У амфибий региона, которые являются дополнительными хозяевами паразита, встречается метацеркарии *T. excavata* и *H. volgensis* [6, 27, 58, 74]. Заражение земноводных осуществляется посредством перкутанного проникновения фуркоцеркарий [44, 87].

На территории Среднего Поволжья *N. cochleare* зарегистрирован у болотного луня [10]. Инвазия окончательных хозяев трематод происходит при их питании амфибиями.

Подтип 2.11а. Птицы – гастроподы – амфибии (рептилии).

Жизненный цикл обычного паразита дневных хищных птиц *Neodiplostomum spathoides* Dubois, 1937. На территории Среднего Поволжья гельминт зарегистрирован у болотного и лугового луней [10]. Метацеркарии трематоды обнаружены у бесхвостых амфибий и ужеобразных змей [21, 36, 58, 62]. Промежуточным хозяином является гастропода *Planorbis planorbis*; дополнительными – бесхвостые амфибии, заражение которых происходит уже на стадии личинок. У трематоды широкий круг резервуарных хозяев, в который, помимо земноводных и пресмыкающихся, входят еще птицы и млекопитающие [47, 87].

Тип 2.12. Млекопитающие – гастроподы – ракообразные.

Этим путем совершается циркуляция специфического паразита грызунов *Corrigia vitta* (Dujardin, 1845) и специфического паразита носовой полости куньих *Mammoorchipedum isostomum* (Rudolphi, 1819) Skrjabin, 1947.

Промежуточными хозяевами *C. vitta* являются моллюски родов *Clausilia*, *Cochlodina*. К дополнительным хозяевам трематоды относятся мокрицы родов *Porcellio*, *Philoscia* [64]. Промежуточные хозяева *M. isostomum* неизвестны. С большой долей вероятности можно утверждать, что это брюхоногие моллюски. Дополнительными хозяевами зарегистрированы ракообразные [38].

На территории исследуемого региона *C. vitta* зарегистрирована у лесной мыши, а *M. isostomum* у американской норки [23, 67].

Тип 2.13. Млекопитающие – гастроподы – насекомые.

Специфичный путь развития для паразита околотовных грызунов *Plagiorchis arvicolae* Schulz et Skvorzov, 1931 и распространенного паразита млекопитающих разных отрядов *Dicrocoelium dendriticum* (Rudolphi, 1819) Dujardin, 1845 (= *D. lanceatum* Stiles et Hassall, 1896) Также вероятен такой жизненный цикл для трематод, паразитирующих у летучих мышей *Plagiorchis koreanus* (Ogata, 1938), *P. muelleri* Tkach et Sharpilo, 1990, *P. vespertilionis* (Müller, 1780), *Symmetricatesticula mordovii* (Schaldybin, 1958) Krasnolobova, 1977, *Lecithodendrium linstowi* Dollfus, 1931, *L. skrjabini* Mazaberidse, 1963, *L. rysavyi* Dubois, 1960, *Paralecithodendrium skrjabini* Schaldybin, 1948, *Prosthodendrium ascidia* (Beneden, 1873), *Pr. chilostomum* Mehlis, 1831, *Pr. hurkovaee* Dubois, 1960, *Pr. ilei* Zdzitowiecki, 1969, *Pr. longiforme* (Bhalerao, 1926), *Русноporus heteroporus* (Dujardin, 1845), *P. megacotyle* (Ogata, 1939), *Parabascus duboisi* (Hurkova, 1961) Khotenovsky, 1985, *P. lepidotus* Looss, 1907, *P. magnitestis* Khotenovsky, 1985 и *P. semisquamosus* (Braun, 1900).

В качестве окончательных хозяев перечисленных паразитов на территории Среднего Поволжья отмечены разные виды млекопитающих отрядов грызуны, зайцеобразные, парнокопытные и хищные (для *D. dendriticum*); водяная и рыжая полевки,

ондатра (для *P. arvicolae*); рукокрылые – для всех остальных видов трематод [3, 4, 23, 24].

Промежуточными хозяевами *D. dendriticum* служат наземные моллюски, а для *P. arvicolae* – пресноводные моллюски родов *Lymnaea* и *Galba*. Дополнительными хозяевами являются муравьи и ручейники, хирономиды, соответственно [32, 51]. Биология паразитов летучих мышей не изучена. Вероятно, промежуточными хозяевами являются гастроподы, а дополнительными – околводные насекомые. Млекопитающие заражаются паразитами при случайном заглатывании дополнительных хозяев вместе с растительным кормом, при питье или целенаправленном питании насекомыми (все паразиты рукокрылых). По мнению К.П. Федорова (1975) насекомые могут и не участвовать в жизненном цикле *P. arvicolae*, так как удалось экспериментально заразить лабораторных мышей паразитом, скармливая грызунам моллюсков и даже водную растительность (ряска) из водоема [51].

Подтип 2.13а. *Млекопитающие (рептилии) – гастроподы – гастроподы (насекомые)*.

Этот жизненный цикл свойственен паразитам млекопитающих *Plagiorchis muris* Tanobe, 1922, *Neoglyphe locellus* (Kossack, 1910) Schaldybin, 1953, *N. sobolevi* Schaldybin, 1953 и, вероятно, *Rubensitrema exasperatum* (Rudolphi, 1819) Dollfus, 1949. На территории Среднего Поволжья гельминты были отмечены у разных видов грызунов (*P. muris*), обыкновенной кутуры, обыкновенной и малой бурозубок (*N. locellus* и *R. exasperatum*) [23, 24].

Промежуточными хозяевами являются брюхоногие моллюски родов *Lymnaea*, *Galba* и *Stagnicola*. Дополнительные хозяева – моллюски тех же родов, а также личинки комаров *Culex pipiens*, личинки и имаго водных и околводных насекомых [66, 76, 85].

Neoglyphe sobolevi – случайный паразит прыткой ящерицы фауны Среднего Поволжья, инвазия которой, вероятно, произошла в околводных станциях через дополнительных хозяев – насекомых [21].

Тип 2.14. *Млекопитающие – гастроподы – амфибии*.

Этот жизненный цикл характерен для паразита хищных млекопитающих *Isthmiophora (Euryurphium) melis* (Schränk, 1788) Lühe, 1909. В Среднем Поволжье гельминт обнаружен у хищных млекопитающих семейств Mustelidae и Canidae, серой крысы [3, 4, 23, 24, 49, 50].

Промежуточным хозяином является брюхоногий моллюск *Stagnicola emarginata*; дополнительными – личинки земноводных [75]. У грызунов (серой крысы) паразитирует случайно.

Подтип 2.14а. *Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии)*.

Путь развития трематоды семейства Alariidae – *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850) – специ-

фичного паразита хищных млекопитающих семейства Canidae. На территории региона отмечены метацеркарии паразита у амфибий и ужеобразных змей [20, 36, 58, 62].

Промежуточным хозяином является брюхоногий моллюск *Planorbis planorbis*. Амфибии относятся к дополнительным или резервуарным хозяевам паразита, поступление которого происходит при перкутанном проникновении фуркоцеркарий, либо в результате потребления зараженных головастиков и сеголетков земноводных, соответственно [46]. Также к резервуарным хозяевам трематоды относятся пресмыкающиеся (ужеобразные змеи).

Тип 2.15. *Млекопитающие – гастроподы – рыбы*.

Это типичный путь развития паразитов хищных млекопитающих *Echinochasmus perfoliatus* Ratz, 1908, *Ophisthorchis felinus* (Rivolta, 1884) Blanchard, 1895, *Metorchis bilis* (Braun, 1890) Odening, 1962 (= *M. albidus* (Braun, 1893)), *Pseudamphistomum truncatum* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1908 и, по всей видимости, *Metorchis vulpis* Romanov, 1967. В Среднем Поволжье паразиты найдены у хищных млекопитающих семейств Canidae и Mustelidae, обыкновенной кутуры, ондатры, домашней кошки [3, 4, 24, 31, 48, 49]. Промежуточными хозяевами трематод служат брюхоногие моллюски родов *Bithynia*, *Lymnaea*, *Bulinus*, *Codiella*, *Opisthorchophorus*. К дополнительным хозяевам относятся карповые и вьюновые рыбы [8, 53]. Инвазия окончательных хозяев осуществляется при поедании зараженной рыбы.

Группа III. ТЕТРАКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

Тип 3.1. *Амфибии – гастроподы – копепода – насекомые*.

Типичный цикл развития трематод семейства Halipegidae, в частности *Halipegus ovocaudatus* Vulpian, 1859 – паразита ротовой полости и евстахиевых труб земноводных. На территории Среднего Поволжья трематода отмечена у бесхвостых амфибий [6, 24, 27, 41, 58, 62, 74]. Промежуточный хозяин – гастроподы *Planorbis planorbis*; первый дополнительный – циклопы рода *Macrocyclus*. Земноводные заражаются при употреблении в пищу вторых дополнительных хозяев – личинок и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Coenagrion*, *Libellula* и *Sympetrum* [83].

Тип 3.2. *Птицы – гастроподы – амфибии – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие)*.

По этому пути циркулируют трематоды семейства Strigeidae – *Strigea strigis* (Schränk, 1788), *S. sphaerula* (Rudolphi, 1803), *S. falconis* Szidat, 1928 и *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819), мариты которых паразитируют в кишечнике сов, врановых, дневных хищных птиц и выпей, соответственно [47, 86, 88]. В Среднем Поволжье трематоды рода *Strigea* зарегистрированы у дневных хищных, совиных, врановых птиц, куликов [10, 24]. Для тре-

матод рода *Strigea* промежуточными хозяевами являются гастроподы *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex* и *A. leucostomus*; для рода *Codonocephalus* – *Lymnaea palustris* и *L. stagnalis*. Земноводные служат дополнительными и, наряду с пресмыкающимися (преимущественно ужеобразными змеями), резервуарными хозяевами. На территории региона метацеркарии стригеид и *C. urnigerus* отмечены у разных видов амфибий и рептилий [6, 20, 21, 36, 41, 58, 62, 74]. Заражение осуществляется фуркоцеркариями паразита, проникающими перкутанно, либо посредством потребления личинок и сеголетков земноводных.

Тип 3.3. Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие) – млекопитающие.

Этот тип цикла развития характерен для типового представителя семейства Alariidae трематоды *Alaria alata* (Goeze, 1782) – распространенного паразита хищных млекопитающих семейства Canidae. Из наземных позвоночных фауны Среднего Поволжья марицы были зарегистрированы у волка, енотовидной и домашней собак, обыкновенной лисицы и барсука [3, 4, 24, 48, 49]. На стадии мезоцеркарий гельминт паразитирует в исследуемом регионе у бесхвостых амфибий, змей и микромамманий [2, 6, 20, 21, 23, 36, 40, 41, 55, 58, 62, 74].

Промежуточными хозяевами служат моллюски родов *Planorbis* и *Anisus* [47]. Земноводные играют роль вставочных (интеркалярных) или резервуарных хозяев паразита и заражаются им вследствие перкутанного проникновения фуркоцеркарий, либо путем каннибализма при употреблении в пищу головастиков и сеголетков, соответственно. Резервуарные хозяева I порядка – пресмыкающиеся, инвазируются *A. alata* двумя путями трофическим и топическим. Основной путь, по-видимому, топический в водной среде, когда змей-батрахофагов инвазируют церкарии выходящие из моллюсков. Проникновение их в рептилий происходит через слизистую ротовой полости и клоаку. Второй путь – трофический, когда еще не завершившие развития (неинцистированные) метацеркарии из организма проглоченных амфибий проходят через стенку кишечника пресмыкающихся и локализуются на своем обычном месте [47]. Обыкновенная бурозубка также является резервуарным хозяином I порядка и инвазируется трематодой, по всей видимости, при поедании сеголетков земноводных. В дальнейшем паразит передается по трофическим связям резервуарным хозяевам II порядка (миофаги) и заканчивает развитие в организме хищников.

Таким образом, развитие 165 видов трематод с изученными и наиболее вероятными (предполагаемыми) жизненными циклами на территории Среднего Поволжья протекает по 24 типам и 11 подтипам из 3 групп жизненных циклов. Наибольшая их часть циркулирует по сложным – триксенным (125 видов) и тетраксенным (6) циклам; меньшая часть – по диксенным циклам (34 вида).

34 вида трематод наземных позвоночных фауны Среднего Поволжья, жизненные циклы которых не установлены или изучены не полностью, нами не отнесены к какому-либо типу:

Паразиты птиц: *Echinostoma echinocephalum* (Rudolphi, 1819), *E. stantschinskii* Semenov, 1927, *Echinoparyphium agnatum* E. clerici Skrjabin, 1915, *E. paracinctum* Bychowskaja-Pawlowskaja, 1953, *E. schulzi* Mathevossian, 1938, *Longicollia echinata* Bychowskaja-Pawlowskaja, 1953, *Parorchis gedoelsti* (Skrjabin, 1924) Shtrom, 1927, *Philophthalmus (Ophthalmotrema) numenii* (Sobolev, 1946), *Holometra exigua* (Mühling, 1898) Looss, 1899, *Pachytrema calculus* Looss, 1907, *Plagiorchis notabilis* Nicoll, 1909, *Plagioglyphe morosovi* (Sobolev, 1946) Krasnolobova, 1973, *Cortrema magnicaudata* (Bychowskaja-Pawlowskaja, 1950) Khotenovsky, 1961, *Stomylotrema spasskii* Sobolev, 1946, *Laterotrema vexans* (Braun, 1901) Semenov, 1927, *Brachylecithum asovi* (Layman, 1926), *B. donicum* (Issaitschikov, 1919), *B. fringillae* (Layman, 1923), *B. vanellicolae* (Layman, 1922), *Lyperosomum alaudae* (Shtrom et Sondak, 1935) Shtrom, 1940, *L. clathratum* (Deslongshamps, 1824) Skrjabin et Udintsev, 1930, *Skrjabinus kalmikensis* Skrjabin et Issaitschikov, 1927, *Apharyngostrigea flexilis* (Dubois, 1934) Dubois, 1955;

Паразиты млекопитающих: *Ithyogonimus talpae* (Goeze, 1782), *Echinostoma armigerum* Barker et Irvine, 1915, *Echinoparyphium sisjakowi* Skvorzov, 1934, *Parametorchis skrjabini* (Morosov, 1939), *Macrotetophyes ondatrae* Varenov, 1963, *Skrjabinoplagiorchis polonicus* (Soltys, 1957) Krasnolobova, 1977, *Brachylecithum rodentini* Agapova, 1955, *Omphalometra (Skrjabinomerus) desmanae* (Sobolev, Maschkov et Maschkov, 1939), *Holostephanus desmanae* (Sobolev, Maschkov, V. et N., 1940) Sudarikov, 1961, *Paracoenogonimus skvorzovi* (Petrov, 1950).

Развитие трематод осуществляется с участием брюхоногих (156 видов) и двустворчатых (16) моллюсков, пиявок (2), ракообразных (14), насекомых (61), рыб (36), земноводных (30), пресмыкающихся (7), птиц (5) и млекопитающих (5 видов) в качестве промежуточных, дополнительных и резервуарных хозяев.

Земноводные как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 25 видов трематод; как дополнительные и/или резервуарные – 8 видов гельминтов рептилий, 15 видов птиц и 4 – млекопитающих. Пресмыкающиеся как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 14 видов трематод; как дополнительные и/или резервуарные – 5 – птиц и 2 – млекопитающих. Птицы как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 105 видов трематод. Млекопитающие для 61 вида трематод являются окончательными хозяевами, а для *Alaria alata* микромамманий служат резервуарными хозяевами.

Наибольшим разнообразием типов жизненных циклов характеризуются трематоды птиц (9 типов и

7 подтипов); в меньшей степени – амфибии (6 типов и 7 подтипов), млекопитающие (7 типов и 5 подтипов), рептилии (3 типа и 4 подтипа).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев В.М. К изучению путей циркуляции гельминтов водоплавающих птиц в биоценозе оз. Ханка // Проблемы паразитологии: Тез. докл. V науч. конф. Укр. республ. науч. об-ва паразитологов. Киев: Наукова Думка, 1967. С. 128–130.
2. Аль-Завахра Х.А. Змеи Татарстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1992. 18 с.
3. Аюпов Х.В., Валиуллин С.М., Кудрявцев А.А. Гельминты хищных млекопитающих Башкирии // Мат-лы научных конф. Всесоюз. общ-ва гельминтол. Вып. 26. М.: Изд-во АН СССР, 1974а. С. 33–36.
4. Аюпов Х.В., Валиуллин С.М., Хазиев Г.З., Баянов М.Г., Казадаев В.И., Антонов П.П. Гельминты животных, человека и растений в Башкирской АССР // Гельминты животных, человека и растений на Южном Урале. Вып. 1. Уфа: Башкир. филиал АН СССР, 1974б. С. 8–29.
5. Баянов М.Г. Эхиностамиды птиц Башкирии // Мат-лы науч. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтол. Вып. 25. М.: АН СССР, 1973. С. 30–34.
6. Баянов М.Г. Гельминты земноводных Башкирии // Вопросы экологии животных Южного Урала. Вып. 5. Уфа: Изд-во Башкир. ун-та, 1992. С. 2–10. Рук. деп. в ВИНТИ, №587–В92.
7. Баянов М.Г., Петрова С.В. Гельминты чесночницы обыкновенной в Башкирии // Биоразнообразие и биоресурсы Урала и сопредельных территорий: мат-лы Междунар. конф. Оренбург: Газпромпечат, 2001. С. 207–209.
8. Бэзр С.А. Аспекты биологии *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884), нуждающиеся в дополнительных исследованиях. 2010. Т. 46. С. 48–61.
9. Быховская-Павловская И.Е. Трематоды птиц фауны СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 407 с.
10. Валуев В.А. Гельминты диких птиц Башкортостана // Паразитология. 2010. Т. 44, вып. 5. С. 419–427.
11. Варенов И.П. К гельминтофауне ондатры и водяной полевки Горьковской области // Учен. зап. Горьковского гос. пед. ин-та. Сер. биол. наук. 1967. Вып. 66. С. 3–10.
12. Гинецинская Т.А. Паразиты пастушковых птиц и поганок Астраханского заповедника // Тр. Ленинград. общ-ва естествоисп. Отд. зоол. 1952. Т. 71. Вып. 4. С. 53–72.
13. Голикова М.Н. Экологопаразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области // Эколог. паразитология: сб. статей. Л.: Изд-во Ленинград. гос. ун-та, 1959. С. 150–194.
14. Добровольский А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) // Мат-лы науч. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтол. Ч. 4. М.: АН СССР, 1965а. С. 59–64.
15. Добровольский А.А. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthoglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) // Helminthologia, 1965б. В. 3. Р. 205–221.
16. Добровольский А.А. Жизненный цикл *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестн. ЛГУ. 1969. № 21. С. 28–38.
17. Добровольский А.А., Райхель А.С. Жизненный цикл *Narplometra cylindracea* Zeder, 1800 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестн. ЛГУ. 1973. № 3. С. 5–13.
18. Зазорнова О.П. Анализ межвидовых различий трематод рода *Cotylurus cornutus* (Rud., 1808) Szidat, 1928 // Успехи общей паразитологии: тр. ГЕЛАН. 2004. Т. 44. С. 103–122.
19. Калабеков А.Л. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1976. С. 3–42.
20. Кириллов А.А. Фауна гельминтов пресмыкающихся Самарской области // Изв. Самарского НЦ РАН. 2000. № 3. С. 324–329.
21. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Трематоды (Trematoda) пресмыкающихся Среднего Поволжья // Известия Самарского НЦ РАН, 2011. Т. 13, № 5. С. 139–147.
22. Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю., Смагина О.А. Гельминты воробьинообразных (Passeriformes) и ракшеобразных (Coraciiformes) птиц Самарской Луки // Изв. Самарского НЦ РАН. 2012. Т. 14, № 1. С. 163–167.
23. Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. Трематоды (Trematoda) мелких млекопитающих Среднего Поволжья // Паразитология. 2009. Т. 43, вып. 5. С. 225–239.
24. Костюнин В.М. Гельминтофауна наземных позвоночных Среднего Поволжья. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. пед. ун-та, 2010. 225 с.
25. Краснолобова Т.А. Обзор жизненных циклов трематод рода *Plagiorchis* и близких к нему родов *Plagioglyphe* и *Metaplagiorchis* (Trematoda, Plagiorchiidae) // Тр. ГЕЛАН. 1982. Т. 31. С. 23–60.
26. Краснолобова Т.А. Трематоды фауны СССР. Род *Plagiorchis*. М.: Наука, 1987. 165 с.
27. Матвеева Е.А. Эколого-фаунистические особенности гельминтофауны *Rana ridibunda* Pall. на территории Ульяновской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2009. 24 с.
28. Мачинский А.П., Семов В.Н. Гельминтофауна ондатры в Мордовии // Мат-лы науч. конф. Всесоюз. общ-ва гельминтол. (1970–1971 гг.). Вып. 24. М., 1972. С. 36–38.
29. *Определитель трематод рыбоядных птиц Палеарктики*. М.: Наука, 1985. 256 с.
30. *Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР*. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 1987. 583 с.
31. Палимпсестов М.А. К характеристике гельминтофауны домашних животных в Мордовской автономной, Куйбышевской и Оренбургской областях // Работы по гельминтол. Сб., посвящ. акад. К.И. Скрябину. М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. С. 454–458.
32. Панин В.Я. Трематоды дикроцелииды мировой фауны. Алма-Ата: Наука, 1984. 246 с.
33. Парухин А.М., Трускова Г.М. К гельминтофауне куликов Горьковской области // Учен. зап. Горьковского гос. ун-та. Серия биол. 1963а. Вып. 63. С. 31–34.
34. Парухин А.М., Трускова Г.М. Результаты гельминтологических исследований рыбоядных птиц Горьковского водохранилища // Учен. зап. Горьковского гос. ун-та. Серия биол. 1963б. Вып. 63. С. 37–42.
35. Пигулевский С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Т. 7, Ч. 1. М.: АН СССР, 1952. 762 с.
36. Ручин А.Б., Чихляев И.В., Лукьянов С.В. Изучение гельминтофауны обыкновенной чесночницы *Pelobates fuscus* (Laurenti, 1768) и остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1843 (Amphibia: Anura) при их совместном обитании // Паразитология, 2009. Т. 43, вып. 3. С. 240–247.
37. Сербина Е.А. Типизация жизненных циклов трематод, выявленных у моллюсков семейства Vithyniidae Палеарктики // Теоретические и прикладные пробл. паразитологии: мат-лы Междунар. науч. конф. М.: Центр паразитол., 2010. С. 351–354.
38. Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. Т. 1. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1947. 515 с.
39. Скрябин К.И., Антипин Д.Н. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Т. 14. М.: АН СССР, 1958. С. 75–669.

40. Смирнова М.И. Биоценотические связи гельминтов некоторых позвоночных животных побережья Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1970. 29 с.
41. Смирнова М.И., Горшков П.К., Сизова В.Г. Гельминтофауна бесхвостых земноводных в Татарской республике. Казань: Ин-т биологии КФ АН СССР, 1987. 19 с. – Рук. деп. в ВИНТИ, №8067–В87.
42. Смогоржевская Л.А. Гельминты водоплавающих и болотных птиц фауны Украины. Киев: Наукова Думка, 1976. 416 с.
43. Судариков В.Е. К фауне трематод позвоночных Среднего Поволжья // Тр. ГЕЛАН СССР. 1950. Т. 3. С. 131–141.
44. Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sудариков, 1959. Ч. 2.: Надсемейство Diplostomatoidea Nicoll, 1937 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Т. 17. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 157–533.
45. Судариков В.Е. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // Экспериментальная и экологическая гельминтология: Тр. ГЕЛАН. 1964. Т. 14. С. 201–220.
46. Судариков В.Е., Ломакин В.В., Семенова Н.Н. Трематода *Pharyngostomum cordatum* (Alariidae, Hall et Wigdor, 1918) и ее жизненный цикл в условиях дельты Волги // Гельминты животных: Тр. ГЕЛАН. 1991. Т. 38. С. 142–147.
47. Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метацицеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метацицеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Т. 1. М.: Наука, 2002. 298 с.
48. Троицкая А.А. Материалы по гельминтофауне лисиц Татарской АССР // Тр. Всесоюз. НИИ охот. промысла. 1955. Вып. 14. С. 158–172.
49. Троицкая А.А. Гельминтофауна диких пушных зверей Татарской АССР // Учен. зап. Казанского ун-та. 1960. Т. 120. Вып. 6. С. 335–358.
50. Троицкая А.А. К изучению гельминтофауны диких зверей Среднего Поволжья и Башкирской АССР // Тр. Всесоюз. НИИ животного сырья и пушнины. 1967. Вып. 21. С. 266–277.
51. Федоров К.П. Гельминты грызунов в Северо-Кулундинской лесостепи // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды // Тр. Биол. ин-та СО АН СССР. 1975. Т. 7. С. 153–179.
52. Филимонова Л.В. Обзор и таксономический анализ видового состава трематод рода *Notocotylus* фауны СССР // Тр. ГЕЛАН. 1982. Т. 31. С. 107–149.
53. Филимонова Л.В. Таксономический обзор двух подсемейств (Metorchiiinae Lühe, 1909) и (Pseudamphistominae Yamaguti, 1958) семейства Opisthorchiidae Faust, 1929 // Теоретич. и приклад. проблемы гельминтол.: мат-лы Всерос. симп. «Роль рос. школы гельминтол. в развитии паразитологии». М.: Ин-т паразитол. РАН, 1998. С. 244–253.
54. Фунникова С.В. Гельминтофауна ондатры, акклиматизированной в Татарской АССР // Тр. Казанского научно-исслед. вет. ин-та. 1954. Вып. 12. С. 307–310.
55. Хабибуллин В.Ф. Пресмыкающиеся республики Башкортостан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1999. 18 с.
56. Хазиев Г.З. К познанию гельминтофауны водоплавающих птиц в Башкирии // Учен. зап. Башкир. НИИ сельского хоз-ва. 1963. С. 121–124.
57. Хотеновский И.А. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. Т. 23. М.: Наука, 1970. С. 139–306.
58. Чихляев И.В. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 19 с.
59. Чихляев И.В. Характеристика жизненных циклов гельминтов земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья // Биоразнообразие и экология паразитов: Тр. Центра паразитологии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Т. 46. М.: Наука, 2010. С. 315–324.
60. Чихляев И.В., Ручин А.Б., Лукьянов С.В. Материалы к гельминтофауне серой жабы – *Bufo bufo* (Amphibia: Anura) в Мордовии // Современная герпетология. 2009 а. Т. 9, вып. 3/4. С. 153–158.
61. Чихляев И.В., Файзулин А.И., Замалетдинов Р.И. Гельминты съедобной лягушки – *Rana esculenta* Linnaeus, 1758 (Anura, Amphibia) Среднего Поволжья // Поволжский экологический журнал. 2009 б, № 3. С. 270–274.
62. Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. Сообщение 1. Отряды Fasciolida, Hemiurida, Paramphistomida и Strigeidida // Паразитология. 2012 а. Т. 46. – В печати.
63. Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. Сообщение 2. Отряд Plagiorchiida // Паразитология. 2012 б. Т. 46. – В печати.
64. Шайкенов Б. Гельминты грызунов Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981. 172 с.
65. Шалдыбин Л.С. Гельминтофауна млекопитающих Мордовского гос. заповедника // Тр. Мордовского гос. заповед. 1964. Вып. 2. С. 135–180.
66. Шарпило В.П., Искова Н.И. Фауна Украины. Трематоды. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). Т. 34. Вып. 3. Киев: Наукова Думка, 1989. 280 с.
67. Шевченко Н.Н. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков, 1965. 45 с.
68. Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130. № 4. С. 949–952.
69. Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 // Helminthologia. 1961. V. 3, № 1–4. С. 294–298.
70. Шигин А.А. Морфология, биология и таксономия рода *Diplostomum* от чайковых птиц Палеарктики // Цестоды и трематоды. Морфология, систематика и экология: Труды ГЕЛАН. 1977. Т. 27. С. 5–64.
71. Шигин А.А. Трематоды фауны СССР, род *Diplostomum*: Метацицеркарии. М.: Наука, 1986. 254 с.
72. Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. Т. 2. Биология гельминтов. М., Наука, 1972. 516 с.
73. Эванова В.Г. Гельминтофауна диких и домашних уток Татарской АССР // Тр. Казан. филиала АН СССР. 1954. Вып. 3. С. 223–226.
74. Юмагулова Г.Р. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 19 с.
75. Beaver P.C. Studies on the life history of *Euryphium melis* (Trematoda: Echinostomatidae) // J. Parasitol. 1941. V. 27, № 1. P. 35–44.
76. Bock D. The life cycle of *Opisthioglyphe locellus* Kossack, 1910 (Trematoda: Plagiorchiidae) a parasite of shrews (Soricidae) // J. Parasitenk. 1982. V. 67. P. 155–163.
77. Carney W.P. *Brachylecithum mosquensis*: infections in vertebrate, molluscan and arthropod hosts // Pr. Amer. Micr. Soc. 1970. V. 89, № 2. P. 233–250.
78. Cichowlas Z. The life cycle of *Diplostomum spathaceum* (Rud., 1819) in brackish waters of the Baltic Sea // Acta Parasitol. Polon. 1961. V. 9. P. 33–46.

79. Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta. Parasitol. Polon. 1960. Vol. 8, № 23. P. 357–366.
80. Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Acta. Parasitol. Polon. 1968. Vol. 16. P.20–27.
81. Grabda-Kazubska B. Studies on the life-cycle of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Acta. Parasitol. Polon. 1970. Vol. 18. P. 497–512.
82. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta Parasitol. Polon. 1971. Vol. 19. P. 337–348.
83. Kechemir N. Cycle a quatre hotes obligatoires du trematode hemiuride *Halipegus ovocaudatus* // Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101, № 5. P. 1061–1062.
84. *Keys to the Trematoda*. Vol. 3. (Eds. R.A. Bray, D.I. Gibson and A. Jones). CABI Publishing, Wallingford, UK and The Natural History Museum, London, 2008. pp. 848.
85. Nasincova V., Busta J., Krasnolobova T.A. Contribution to the developmental cycle and taxonomy of *Neoglyphe sobolevi* Schaldybin 1953 (Trematoda: Omphalometridae) // Folia Parasitol. Praga, 1991. 36 (40). P. 313–319.
86. Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta Parasitol. Polon. 1964. Vol. 12. P. 283–296.
87. Odening K. Der Lebenszyklus von *Neodiplostomum spathoides* Dubois (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin nebst Beiträgen zur Entwicklungsweise verwandter Arten // Zool. Jahrb. Syst. 1965. H. 92. S. 523–624.
88. Odening K. Die lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Zool. Jahrb. Syst. 1967. H. 94. S. 1–67.

CHARACTERISTIC OF LIFE CYCLES OF TREMATODES (TREMATODA) OF LAND VERTEBRATES FROM THE MIDDLE VOLGA REGION

© 2012 I.V. Chikhlyayev, N.Yu. Kirillova, A.A. Kirillov

Institute of Ecology of the Volga River Basin of RAS, Togliatti

199 trematodes species are registered at amphibians, reptiles, birds and mammal of the Middle Volga region for more than 100-years period of helminthological researches. It is established that development of 165 species of trematodes with the investigated and most probable life cycles in the region proceeds on 24 types and 11 subtypes from 3 groups of life cycles. Their greatest part circulates on complex – trixenic (125 species) and tetraxenic (6) - cycles; a smaller one – on dixenic cycles (34 species). Cycles of development are not established or completely investigated for 34 trematodes species of land vertebrates of the Middle Volga region.

Amphibians participate as final hosts in circulation of 25 trematodes species; as additional and/or reservoir ones - of 8 species of helminths of reptiles, 15 species - of birds and 4 – of mammals. Reptiles as final hosts participate in circulation of 14 trematodes species; as additional and/or reservoir ones – of 5 species of helminths of birds and 2 – of mammals. Birds as final hosts participate in circulation of 105 trematodes species. Mammals are final hosts for 61 trematodes species and micromammals serve as reservoir ones for *Alaria alata*.

Trematodes of birds are characterized by the greatest variety of types of life cycles (9 types and 7 subtypes); in a lesser degree – amphibians (6 types and 2 subtypes), mammals (7 types and 5 subtypes) and reptiles (3 types and 4 subtypes).

Key words: trematodes, types of life cycles, land vertebrates, Middle Volga region.