

УДК 576.8  
ББК 28.083  
Т 65

Ответственный редактор  
доктор биологических наук *С.А. Беэр*

Составитель  
*С.В. Зиновьева*

Редколлегия:  
д.б.н. *С.А. Беэр*, д.б.н. *С.В. Зиновьева* (зам. ред.), д.б.н. *А.Н. Пельгунов*,  
д.б.н. *С.О. Мовсесян*, д.б.н. *С.Э. Спиридонов*, *Т.А. Малютина* (отв. секретарь)

Рецензенты:  
доктор биологических наук *В.В. Горохов*  
академик РАН *В.П. Сергиев*

**Труды Центра паразитологии / Центр паразитологии Ин-та проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – М.: Наука, 1948.–. – ISSN 0568-5524.**

**Т. XLVI: Биоразнообразие и экология паразитов / [отв. ред.: С.А. Беэр]. – 2010. – с.: ил.– ISBN ....**

В 46-м томе трудов Центра паразитологии ИПЭЭ РАН, рассматриваются современные аспекты биоразнообразия, экологии, систематики, биологии, морфологии и прикладной роли паразитических (зоо- и фито-) организмов. Представлены публикации известных специалистов по паразитофауне различных филогенетических и экологических групп промежуточных и окончательных хозяев паразитов, статьи по видовой и популяционной дифференциации гельминтов, биологии и систематике паразитов. В ряде публикаций дается анализ структур паразитарных систем, моделируются процессы интродукции отдельных видов гельминтов в агробиоценозы, затрагиваются теоретические аспекты паразитологии.

Для паразитологов, фито- и энтомопатологов, агробиологов.

Editor-in-Chief  
Doctor of Biological Sciences *S.A. Be`er*

Assistant editor  
*S.V. Zinovieva*

Editorial Board:  
*S.A. Be`er*, *D.B.S.*, *S.V. Zinovieva*, *D.B.S.* (assistant editor), *A.N. Pelgunov*,  
*D.B.S.*, *S.O. Movsesyan*, *D.B.S.*, *S.E. Spiridonov*, *D.B.S.*, *T.A. Malyutina* (secretary)

Reviewers:  
Doctor of Biological Sciences *V.V. Gorokhov*  
Member of RAMS *V.P. Sergiev*

**Transactions of Center for Parasitology / Center for Parasitology of Severtsov's Institute of Ecology and Evolution RAS – М.: Nauka, 1948.–. – ISSN 0568-5524.**

**Т. XLVI: Biodiversity and Ecology of Parasites / [Editor-in-Chief : S.A. Be`er, ]. – 2010. – p.: il.– ISBN ....**

The 46<sup>th</sup> volume of Transactions of Center for Parasitology of Severtsov's Institute of Ecology and Evolution RAS comprises works on modern aspects of biodiversity, ecology, systematics, biology, morphology and role of parasitic (zoo- and phyto-) organisms in practice. Includes publications of well-known experts on parasite fauna of various phylogenetic and ecological groups of parasites' intermediate and definitive hosts, articles on species and populational differentiation of helminthes, biology and systematics of parasites. Some publications give an analysis of structure of parasite systems, models of processes of introduction of some helminthes species into agrobiocenosis, or deal with theoretical aspects of parasitology.

For parasitologists, phyto- and entomonematologists and agrobiologists.

# ХАРАКТЕРИСТИКА ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ГЕЛЬМИНТОВ ЗЕМНОВОДНЫХ (AMPHIBIA) СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

И.В. ЧИХЛЯЕВ

Земноводные занимают определенную нишу на стыке водной и наземной сред обитания и служат важным компонентом биоценозов, принимая широкое участие как хищники второго порядка, в регуляции численности популяций беспозвоночных или являясь ценным пищевым объектом для позвоночных. В то же время они исполняют роль дополнительных, вставочных, резервуарных и окончательных хозяев в циркуляции ряда видов паразитов и обеспечивают их передачу от моллюсков, ракообразных и насекомых по трофическим связям далее – рептилиям, птицам и млекопитающим.

В настоящей работе предпринята попытка охарактеризовать жизненные циклы гельминтов амфибий, а также степень участия последних в циркуляции паразитов в биоценозах Среднего Поволжья.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для изучения послужили результаты гельминтологических вскрытий земноводных, выполненных автором в период 1997–2002 и 2004–2008 гг. на территории девяти районов Самарской области. Всего исследовано 1874 экз. животных, относящихся к 2 отрядам, 5 семействам, 5 родам и 7 видам. В их числе: озерная *Rana ridibunda* Pallas, 1771, прудовая *Rana lessonae* Camerano, 1882 и остромордая *Rana arvalis* Nilsson, 1842 лягушки, зеленая жаба *Bufo viridis* Laurenti, 1768, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina* Linnaeus, 1761, обыкновенные чесночница *Pelobates fuscus* Laurenti, 1768 и тритон *Lissotriton vulgaris* Linnaeus, 1758 (табл. 1).

При сборе, фиксации и обработке гельминтологического материала использованы традиционные методики (Скрябин, 1928). Моногенеи, цестоды, трематоды и скребни фиксировались 70°-ным этанолом, окрашивались квасцовым или уксуснокислым (плероцеркоиды цестод, мезо- и метацеркарии трематод) кармином, проводились через батарею спиртов возрастающей крепости и после просветления в диметилфталате (Судариков, 1965) заключались в бальзам. Нематод фиксировали жидкостью Барбагалло, просветляли в молочной кислоте и просматривали на тотальных препаратах в глицерин-желатине. Пиявки фиксировались 2%-ным раствором формалина, после чего готовились препараты с просветлением в глицерине.

Таблица 1.

**Состав гельминтов земноводных (Amphibia) Самарской области**

Вид амфибий	Вскрыто	Monogenea	Cestoda	Trematoda	Nematoda	Acanthocephala	Hirudinea	Итого
Озерная лягушка	1142	–	1	28	12	1	–	42
Прудовая лягушка	143	–	–	21	3	–	–	24
Остромордая лягушка	134	–	–	18	5	–	–	23
Обыкновенная чесночница	97	–	–	10	7	–	–	17
Зеленая жаба	115	1	1	6	5	1	–	14
Краснобрюхая жерлянка	203	–	–	10	3	–	1	14
Обыкновенный тритон	40	–	–	4	3	–	–	7

Определение гельминтов выполнено по материалам К.М. Рыжикова с соавт. (1980), В.Е. Сударикова с соавт. (2002) и «Определителя паразитов пресноводных рыб фауны СССР» (Т. 3, 1987). Дополнительно использованы данные о хозяевах гельминтов, полученные при изучении их жизненных циклов в других регионах.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

Всего у амфибий Самарской области установлено 52 вида гельминтов, относящихся к 6 классам, 24 семействам и 42 родам: *Monogenea* – 1, *Cestoda* – 2 (1 вид на стадии плероцеркоида), *Trematoda* – 32 (1 вид на стадии мезо- и 12 – метацеркарий), *Nematoda* – 15 (5 видов на личиночной стадии), *Acanthocephala* – 1 и *Hirudinea* – 1 (см. табл. 1). Из них 49 – определено до вида. Обнаружено 6 новых видов гельминтов для земноводных фауны России, 7 – для Волжского бассейна и 38 – для Самарской области. У 10 видов паразитов отмечены новые хозяева.

Из общего числа гельминтов 30 видов являются широко специфичными паразитами амфибий, 13 – специфичными для семейства *Ranidae* и 2 – узко специфичными для представителей родов *Bufo* (*Cosmocerca commutata* Diesing, 1851), *Lissotriton* и *Triturus* (*Chabaudgolvania terdentatum* Linstow, 1890). Еще два вида нематод (*Thelandros tba* (Dinnik, 1930) Volgar, 1959 и *Aplectana acuminata* Schrank, 1788) принадлежат к категории специфичных паразитов головастиков земноводных.

Для 26 видов гельминтов амфибии служат окончательными хозяевами; для 19 – дополнительными, вставочными и (или) резервуарными. Еще четыре вида гельминтов совмещают обе функции и являются амфиксеническими хозяевами. В роли случайных хозяев земноводные указываются для четырех видов гельминтов. В их числе разовые находки трематод *Phyllodistomum*

*angulatum* Linstow, 1907 и *Diplostomum spathaceum* (Rudolphi, 1819), larvae, нематоды *Camallanus truncatus* (Rudolphi, 1814) и пиявки *Helobdella stagnalis* Linnaeus, 1758.

Для выяснения путей циркуляции гельминтов земноводных на Среднем Поволжье 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. 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 этот принцип был использован в работах Н.Н. Шевченко (1965) о путях циркуляции гельминтов в биоценозе Северского Донца, Г.Р. Юмагуловой (2000) по гельминтам амфибий Южного Урала и других авторов.

Ниже приводится описание групп и типов циклов развития гельминтов земноводных, отмеченных на территории Самарской области, за исключением тех видов, находка которых носит случайный (единичный) характер.

## ГРУППА 1. МОНОКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

### Тип 1.1. Амфибии – внешняя среда.

**Подтип 1.1а. Амфибии – водная среда.** Специфичный путь циркуляции паразита мочевого пузыря зеленой жабы – моногенеи *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798). Вылупившиеся из яиц личинки паразита, поселяясь на жабрах молодых головастиков, превращаются в гиродактилоидную или «жаберную» форму, продуцирующую яйца. Выходящие из них неотенические личинки, в связи с зарастанием жаберной щели у взрослых головастиков, мигрируют через клоаку к месту локализации для завершения метаморфоза (Быховский, 1957). Подобным же путем развиваются отдельные виды кишечных геогельминтов – нематод, заражающих амфибий перорально при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками в воде. В их числе *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Strongyloides spiralis* Grabda-Kazubaska, 1978, *Thelandrostba* (Dinnik, 1930) Volgar, 1959 и *Aplectana acuminata* (Schrank, 1788). Все они обычные паразиты водных амфибий (Grabda-Kazubaska, 1978), причем последние два вида нематод встречаются исключительно у головастиков.

**Подтип 1.1б. Амфибии – наземная среда.** Более распространенный путь развития геонематод земноводных. К таковым принадлежат *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788), *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Cosmocerca commutata* (Diesing, 1851), *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) и *Chabaudgolvania terdentatum* (Linstow, 1890). Первая из них паразитирует в легких бесхвостых амфибий, куда попадает в результате перкутанного проникновения из почвы инвазионных личинок и последующей их миграции с лимфо- и кровотоком (Hartwich, 1975), либо через резервуарных хозяев – моллюсков, олигохет. Остальные виды нематод – паразиты кишечника и заражают земноводных путем перорального переноса при случайном контакте хозяина с инвазионными личинками на суше. Из них *O. filiformis* встречается в основном у наземных



амфибий; *N. brevicaudatum* обнаружен только у обыкновенной чесночницы и озерной лягушки; *C. commutata* и *Ch. terdentatum* – строго специфичны для зеленой жабы и обыкновенного тритона, соответственно.

## ГРУППА 2. ДИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

**Тип 2.1. Амфибии – гастроподы – водная среда.** Этим путем происходит циркуляция типового вида трематод семейства Diplodiscidae – *Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) – паразита прямой кишки головастика и взрослых особей озерной, прудовой и остромордой лягушек, краснобрюхой жерлянки, обыкновенных чесночницы и тритона. Амфибии являются окончательными хозяевами и заражаются паразитом, проглатывая с водой, илом, пищей или с каким-либо субстратом инцистированные адолескарии. В роли промежуточных хозяев выступают моллюски рода *Planorbis*, реже – *Anisus* (Калабеков, 1976).

**Тип 2.2. Амфибии – наземная среда – изоподы.** Данный цикл развития известен для скребня *Acanthocephalus falcatus* (Fröhlich, 1788), встречающегося в кишечнике зеленой жабы и редко – озерной лягушки. Заражение им амфибий происходит при поедании промежуточных хозяев – мокриц *Ligidium hypnorum* (Вакаренко, Лисицына, 2001).

## ГРУППА 3. ТРИКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

**Тип 3.1. Амфибии – бивальвии – насекомые.** Типичный путь развития трематод семейства Gorgoderidae – *Gorgodera pagenstecheri* Ssinitzin, 1905, *G. asiatica* Ssinitzin, 1905 и *G. varsoviensis* Ssinitzin, 1905 – паразитов мочевого пузыря бесхвостых амфибий. Окончательными хозяевами являются озерная, прудовая, редко – остромордая лягушки, которые заражаются при потреблении дополнительных хозяев паразита – личинок и имаго стрекоз родов *Coenagrion*, *Lestes*, *Agrion*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Erythromma*, *Aeschna*, *Epitheca*, *Cordulia*, *Libellula*, *Sympetrum* и *Leucorrhinia*; ручейников рода *Limnophilus*. В числе промежуточных хозяев – моллюски родов *Sphaerium* и *Pisidium* (Пигулевский, 1952).

**Тип 3.2. Амфибии – бивальвии – амфибии.** Специфичный путь развития трематоды *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876) из мочевого пузыря озерной лягушки и краснобрюхой жерлянки. В данном случае маритогония возможна исключительно у амфибий, склонных к каннибализму, а инвазия происходит через головастика или позднее – сеголетков, зараженных метацеркариями. Последние локализуются обычно в стенках пищевода и желудка, легких и брыжейках. Головастики в свою очередь заражаются, проглатывая крупных макроцеркных церкарий паразита. Таким образом, земноводные играют роль амфиксенического хозяина паразита, отдельные стадии которого используют в качестве дополнительного и окончательного хозяев животных разного возраста одного или родственных видов. Промежуточными хозяевами служат моллюски родов *Sphaerium* и *Pisidium* (Калабеков, 1976).

**Тип 3.3. Амфибии – гастроподы – насекомые.** Данный цикл развития – один из самых распространенных среди гельминтов земноводных и присущ

трематодам семейства Plagiorchidae. Они представлены паразитами легких – *Pneumonoeces variegatus* (Rudolphi, 1819), *P. asper* (Looss, 1899), *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899), *S. breviansa* Sudarikov, 1950. Окончательными хозяевами их служат озерная, прудовая и остромордая лягушки; реже – краснобрюхая жерлянка (*P. asper*), обыкновенная чесночница и зеленая жаба (*P. variegatus*). Заражение амфибий в данном случае связано с потреблением 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 *P. variegatus* также двукрылые *Anopheles maculipennis*, *Culex pipiens* и *C. territans* (Скрябин, Антипин, 1962). Из промежуточных хозяев известны моллюски родов *Planorbis*, *Anisus* и *Coretus*.

**Подтип 3.3а.** Амфибии – гастроподы – насекомые (ракообразные). Эта разновидность типа является основным путем циркуляции трематод семейства Pleurogenidae: *Pleurogenoides medians* Olsson, 1876, *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) и *P. intermedius* Issaitchikow, 1926. Первые три вида из них – обычные паразиты кишечника озерной, прудовой и остромордой лягушек, редко – зеленой жабы; последний встречается только у остромордой лягушки. Поступление их в организм амфибий происходит также по трофическим связям через дополнительных хозяев. В их числе: личинки и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Enallagma*, *Coenagrion*, *Aeschna*, *Erythromma*, *Epitheca*, *Cordulia*, *Orthetrum*, *Libellula*, *Leucorrhinia* и *Sympetrum*; ручейников родов *Limnophilus*, *Phryganea*; поденок родов *Ephemera*, *Ordella*; жуков *Hydrous piceus*, *Cybister laterimarginalis*, родов *Acilius*, *Dytiscus*, *Rhantus*, *Hidrophilus*, *Ilybius*; вислокрылки рода *Sialis*. Кроме водных насекомых эту функцию выполняют ракообразные *Asellus aquaticus*, *Gammarus lacustris*, *G. pulex*, *Pontogammarus robustoides* (Шевченко, Вергун, 1961; Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubaska, 1971). Промежуточные хозяева – моллюски *Bithynia leachi* и *B. tentaculata*.

**Тип 3.4.** Амфибии – гастроподы – амфибии. Менее распространенный цикл развития трематод семейства Plagiorchidae, характерный для *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) и *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876) – достаточно редких паразитов легких и кишечника остромордой лягушки, соответственно. Земноводные играют одновременно роль окончательного (взрослые особи) и дополнительного (головастики, сеголетки) хозяина трематод, являясь, таким образом, их амфиксеническими хозяевами (Добровольский, Райхель, 1973; Grabda-Kazubaska, 1968, 1970). Заражение начинается на стадии головастиков путем перкутанного, реже – перорального или назального проникновений стилетных церкарий паразитов. Последние, в зависимости от места инвазии, либо инцистируются в печени, брыжейках, жабрах и продолжают развитие только в случае каннибализма; либо, минуя стадию метацеркарий, мигрируют к месту локализации с последующей маритогонией (Калабеков, 1976). К числу промежуточных хозяев принадлежат моллюски рода *Lymnaea*.

**Подтип 3.4а.** Амфибии – гастроподы – амфибии (гастроподы). Данная разновидность типа специфична для трематоды *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) – распространенного паразита кишечника бесхвостых амфибий. В роли его окончательных хозяев зарегистрированы озерная, прудовая и остромордая лягушки, краснобрюхая жерлянка, обыкновенная чесночница и зеленая

жаба. Одновременно с маритами у тех же земноводных, за исключением последнего вида, в мускулатуре, брыжейках, стенках желудка и кишечника встречаются также метацеркарии, образующиеся вследствие перкутанного проникновения стилетных церкарий паразита. Таким образом, взрослые амфибии служат его амфиксеническими хозяевами и заражаются через головастики и сеголетков в случае каннибализма, либо через других дополнительных хозяев – моллюсков семейства *Lymnaeidae*. Промежуточными хозяевами являются моллюски родов *Lymnaea* и *Anisus*, редко – *Planorbis*, *Planorbarius* и *Physa* (Добровольский, 1965b; Grabda-Kazubska, 1968).

**Тип 3.5. Рептилии – гастроподы – амфибии.** Этим путем циркулируют трематоды семейства *Plagiorchidae* – *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909), *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 и *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819) из семейства *Encyclometridae*, паразитирующие в кишечнике ужей, редко – гадюк. Метацеркарии паразитов локализируются в полости тела, внутренних органах, мускулатуре и брыжейках амфибий – их дополнительных хозяев. Заражение обусловлено перкутанным проникновением стилетных церкарий паразитов. Трематода *P. cloacicola* встречается у всех исследованных видов земноводных; остальные – у озерной и остромордой лягушек, обыкновенной чесночницы и краснобрюхой жерлянки. Для первого вида промежуточным хозяином является моллюск *Planorbis planorbis* (Добровольский, 1969); для второго – *Bithynia leachi* (Шевченко, Вергун, 1960).

**Тип 3.6. Рептилии – копеоды – амфибии (моллюски, насекомые, рыбы, рептилии).** Данный цикл развития известен для нематоды *Spiroxys contortus* (Rudolphi, 1819) – в половозрелой форме паразита желудка болотной черепахи. Личиночные стадии встречаются в стенках желудка и кишечника у озерной лягушки, которая относится к числу резервуарных хозяев паразита. Заражение амфибий происходит через других резервуарных хозяев – моллюсков, нимф стрекоз, мальков рыб, головастиков; либо через промежуточных – циклопов *Mesocyclops leuckarti*, *Macrocyclus albidus* и *Eucyclops serrulatus* (Hedrick, 1935).

**Тип 3.7. Птицы – олигохеты – рыбы (амфибии, рептилии).** Жизненный цикл редкой для земноводных нематоды *Eustrongylides excisus* Jägerskiöld, 1909, зарегистрированной на личиночной стадии в стенках желудка озерной лягушки. Амфибии относятся к числу резервуарных хозяев паразита и заражаются им, употребляя в пищу дополнительных хозяев – бычков или других резервуарных хозяев – мелких окуневых и карповых. Промежуточными хозяевами служат олигохеты *Tubifex tubifex*, *Lumbriculus variegatus* и *Limnodrilus* sp. (Карманова, 1968); окончательными – бакланы (Дубинин, 1952).

**Тип 3.8. Птицы – гастроподы – амфибии.** Этот путь развития обычен для трематод семейства *Diplostomatidae* – *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) и *Neodiplostomum spathoides* Dubois, 1937, паразитирующих в организме амфибий – их дополнительных хозяев – на стадии метацеркарий. Первый встречается в спинномозговом канале у краснобрюхой жерлянки и озерной лягушки; второй – в мускулатуре обыкновенной чесночницы, озерной, прудовой и остромордой лягушек. Заражение земноводных осуществляется посредством перкутанного проникновения фуркоцеркарий. Промежуточные хозяева – моллюски *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus* и *Coretus*



*corneus*. В качестве окончательных хозяев известны голенастые (цапли, выпь) и хищные птицы, соответственно (Судариков, 1960a; Odening, 1965). Для *N. spathoides* цикл развития может быть усложнен включением резервуарных хозяев, прежде всего, рептилий.

**Тип 3.9. Птицы – амфиподы – рыбы (амфибии).** Цикл развития нематоды *Desmidocercella numidica* Seurat, 1920, обнаруженной на личиночной стадии в стекловидном теле глаз и головном мозге озерной, остромордой лягушек и обыкновенной чесночницы. Земноводные, вероятно, являются резервуарными хозяевами паразита, наряду с обычными для этой роли карповыми и окуневыми рыбами. Промежуточными хозяевами служат бокоплавцы. Во взрослой стадии паразитирует в воздухоносных мешках цапель, выпей и бакланов (Дубинин, 1952).

**Тип 3.10. Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии).** Путь развития трематоды семейства Alariidae – *Pharyngostomum cordatum* (Diesing, 1850) – паразита мускулатуры, полости тела, серозных покровов внутренних органов и брыжеек озерной, прудовой, остромордой лягушек и обыкновенного тритона. Амфибии относятся к дополнительным или резервуарным хозяевам паразита, поступление которого происходит при перкутанном проникновении фуркоцеркарий, либо в результате потребления зараженных головастика и сеголетков земноводных, соответственно. Промежуточным хозяином является моллюск *Planorbis planorbis*; половозрелые стадии встречаются в кишечнике псовых (Судариков и др., 1991).

**Тип 3.11. Млекопитающие – копеподы – амфибии (рептилии).** По этому циклу развивается только цестода *Spirometra erinaceieuropaei* (Rudolphi, 1819), паразитирующая на стадии плероцеркоидов в бедренной мускулатуре озерной лягушки. Амфибии служат дополнительными хозяевами паразита и заражаются его личинками через промежуточных хозяев – циклопов *Acanthocyclops viridis* и *Mesocyclops leuckarti* (Дубинина, 1951). Половозрелые формы паразитируют в кишечнике псовых и кошек.

#### ГРУППА 4. ТЕТРАКСЕННЫЕ ЦИКЛЫ

**Тип 4.1. Амфибии – гастроподы – копеподы – насекомые.** Типичный цикл развития трематод семейства Halipegidae, в частности *Halipegus ovocaudatus* Vulpian, 1859 – паразита ротовой полости и евстахиевых труб бесхвостых амфибий. В качестве окончательных хозяев известны краснобрюхая жерлянка, прудовая и озерная лягушки, которые заражаются при употреблении в пищу вторых дополнительных хозяев – личинок и имаго стрекоз родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Coenagrion*, *Libellula* и *Sympetrum*. Функцию промежуточного хозяина выполняют моллюски *Planorbis planorbis*; первого дополнительного – циклопы рода *Macrocyclops* (Кечемир, 1976).

**Тип 4.2. Птицы – гастроподы – амфибии – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие).** По этому пути циркулируют трематоды семейства Strigeidae – *Strigea strigis* (Schrank, 1788), *S. sphaerula* (Rudolphi, 1803), *S. falconis* Szidat, 1928 и *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – во взрослой форме паразиты кишечника сов, врановых, дневных хищных птиц и выпей (Судариков, 1960б; Niewiadomska, 1964; Odening, 1967), соответ-



ственно. Земноводные служат для них дополнительными и резервуарными хозяевами, у которых в полости тела, внутренних органах, брыжейках и мускулатуре встречаются метацеркарии. Из них первые два вида отмечены у всех бесхвостых амфибий; остальные – исключительно у зеленых лягушек. Инвазия осуществляется фуркоцеркариями паразита, проникающими перкутанно, либо через головастиков и сеголетков земноводных. Для рода *Strigea* промежуточным хозяином являются моллюски *Planorbis planorbis*, *Anisus vortex* и *A. leucostomus*; для рода *Codonocephalus* – *Lymnaea palustris* и *L. stagnalis*.

**Тип 4.3. Млекопитающие – гастроподы – амфибии (рептилии, птицы, млекопитающие) – млекопитающие.** Этот тип цикла развития характерен для типового представителя семейства Alariidae – трематоды *Alaria alata* (Goeze, 1782), паразитирующей на стадии мезоцеркарий в подъязычной мускулатуре, жировых телах и внутренних органах у обыкновенной чесночницы, прудовой и остромордой лягушек. Земноводные играют роль вставочных (интеркалярных) или резервуарных хозяев паразита и заражаются им вследствие перкутанного проникновения фуркоцеркарий, либо при употреблении в пищу головастиков и сеголетков, соответственно. В дальнейшем паразит передается по трофическим связям резервуарным хозяевам I (батрахофаги), затем II (миофаги) порядка и заканчивает развитие в организме псовых. Промежуточными хозяевами служат моллюски родов *Planorbis* и *Anisus* (Судариков, 1959).

#### ГРУППА 5. ВИДЫ С НЕВЫЯСНЕННЫМИ ЦИКЛАМИ РАЗВИТИЯ

К группе паразитов с невыясненными циклами развития принадлежат пять видов гельминтов. В их числе паразитирующая в кишечнике зеленой жабы цестода *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) и трематода из двенадцатиперстной кишки озерной и прудовой лягушек – *Brandesia turgida* (Brandes, 1888). Среди гельминтов, не определенных до вида: трематода *Strigea* sp., larvae – паразит мускулатуры озерной, прудовой лягушек и обыкновенного тритона; нематоды *Agamospirura* sp., larvae и *Nematoda* sp., larvae из стенок желудка, кишечника и печени озерной лягушки и обыкновенного тритона, соответственно.

\* \* \*

Развитие гельминтов земноводных на территории Среднего Поволжья протекает по 17 типам из четырех групп жизненных циклов. Наибольшая их часть циркулирует по сложным – триксенным (25 видов) и тетраксенным (6) циклам; часть (10) – по моноксенным и наименьшая (2) – по диксенным циклам. Неизвестны циклы развития пяти видов гельминтов. Большинство видов паразитов развиваются с участием брюхоногих (24 вида) и двустворчатых (4) моллюсков в качестве промежуточных хозяев; насекомых (12), ракообразных (7), молоди земноводных (4) и олигохет (1) – в роли дополнительных хозяев. Амфибии как окончательные хозяева участвуют в циркуляции 30 видов гельминтов; как дополнительные и/или резервуарные – 4 видов гельминтов

рептилий, 8 – птиц и 3 – млекопитающих. Наибольшим разнообразием типов жизненных циклов (12) характеризуются трематоды; в меньшей степени – нематоды (4), моногенеи (1), цестоды (1) и скребни (1).

## Литература

- Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.
- Вакаренко Е.Г., Лисицына О.И. Цистакант *Acanthocephalus falcatus* (Acanthocephala, Echinorhynchidae) из нового промежуточного хозяина – мокрицы *Ligidium hypnorum* (Isopoda, Ligiidae) // Вестн. зоологии. 2001. Т. 35, № 6. С. 67–69.
- Добровольский А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecinae) // Материалы науч. конф. ВОГ. М.: Изд-во АН СССР, 1965а. Ч. 4. С. 59–64.
- Добровольский А.А. Некоторые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Plagiorchiidae) // Helminthologia, 1965b. Vol. 3. P. 205–221.
- Добровольский А.А. Жизненный цикл *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Вестн. ЛГУ. 1969. № 21. С. 28–38.
- Добровольский А.А., Райхель А.С. Жизненный цикл *Haplometra cylindracea* Zeder, 1800 (Trematoda, Plagiorchiidae) // Там же. 1973. № 3. С. 5–13.
- Дубинин В.Б. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги // Паразитол. сб. / ЗИН АН СССР. 1952. Т. 14. С. 213–262.
- Дубинина М.Н. О биологии и распространении *Diphyllbothrium erinacei-europaei* (Rud., 1819) Iwata, 1933 // Зоол. журн. 1951. Т. 30, № 5. С. 421–429.
- Калабеков А.Л. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macropsnemis* Boul.) // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1976. С. 3–42.
- Карманова Е.М. Диктофимидеи животных и человека и вызываемые ими заболевания. М.: Наука, 1968. 261 с. (Основы нематодологии; Т. 20).
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Пигулевский С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1952. Т. 7, ч. 1.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Скрыбин К.И. Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека. М.: Изд-во МГУ, 1928. 45 с.
- Скрыбин К.И., Антипин Д.Н. Надсемейство Plagiorchioidea Dollfus, 1930 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Т. 14. С. 75–669.
- Судариков В.Е. Биологические особенности трематод рода *Alaria* // Тр. ГЕЛАН. 1959. Т. 11. С. 326–332.
- Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Ч. 2. Надсемейство Diplostomatoidea Nicoll., 1937 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР, 1960а. Т. 17. С. 157–533.
- Судариков В.Е. К биологии трематод *Strigea strigis* (Schr., 1788) и *S. sphaerula* (Rud., 1803) // Тр. ГЕЛАН. 1960б. Т. 10. С. 217–226.
- Судариков В.Е. Некоторые особенности биологии и онтогенеза трематод отряда Strigeidida // Экспериментальная и экологическая гельминтология: М., 1964. С. 201–220. (Тр. ГЕЛАН; Т. 14).
- Судариков В.Е. Новая среда для просветления препаратов // Вопросы биологии гельминтов и их взаимоотношений с хозяевами. М., 1965. Т. 15. С. 156–157. (Тр. ГЕЛАН; Т. 15).
- 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. М., 1991. С. 142–147. (Тр. ГЕЛАН; 1991. Т. 38).
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В., Ломакин В.В., Стенько Р.П., Юрлова Н.И. Метатеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России // Метатеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. М.: Наука, 2002. Т. 1.

- Хотеновский И.А. Семейство Pleurogenidae Looss, 1899 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. М.: Наука, 1970. Т. 23. С. 139–306.
- Шевченко Н.Н. Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Харьков, 1965. 45 с.
- Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 // Докл. АН СССР. 1960. Т. 130, № 4. С. 949–952.
- Шевченко Н.Н., Вергун Г.И. О жизненном цикле трематоды амфибий *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) Looss, 1899 // Helminthologia. 1961. Vol. 3, N 1/4. С. 294–298.
- Юмагулова Г.Р. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 19 с.
- Grabda B. Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae) // Acta parasitol. pol. 1960. Vol. 8, N 23. P. 357–366.
- Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. 1968. Vol. 16. P. 20–27.
- Grabda-Kazubska B. Studies on the life-cycle of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. 1970. Vol. 18. P. 497–512.
- Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Ibid. 1971. Vol. 19. P. 337–348.
- Grabda-Kazubska B. *Strongyloides spiralis* sp.n. (Nematoda, Strongyloididae), a parasite of *Rana esculenta* s.l. in Poland // Ibid. 1978. Vol. 25. P. 235–242.
- Hartwich G. Die Tierwelt Deutschlands. I. Rhabditida und Ascaridida. B., 1975. 256 S. (Mitt. Zool. Mus. Berlin; Bd. 62).
- Hedrick L. The life history and morphology of *Spiroxys contortus* (Rudolphi) (Nematoda, Spirurata) // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1935. Vol. 44, N 4. P. 307–335.
- Kechemir N. Cycle a quatre hotes obligatoires du trematode hemiuride *Halipegus ovocaudatus* // Bull. Soc. Zool. France. 1976. Vol. 101, N 5. P. 1061–1062.
- Niewiadomska K. The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) – Strigeidae // Acta parasitol. pol. 1964. Vol. 12. P. 283–296.
- 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.
- Odening K. Die Lebenszyklen von *Strigea falconispalumbi* (Viborg), *S. strigis* (Schrank) und *S. sphaerula* (Rudolphi) (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin // Ibid. 1967. H. 94. S. 1–67.