

УДК 595.1-69-785.1(470.5)

АНАЛИЗ ПАРАЗИТОФАУНЫ ОЗЁРНОЙ ЛЯГУШКИ, *PELOPHYLAX RIDIBUNDUS* (ANURA, RANIDAE) НАТИВНЫХ И ИНВАЗИВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ УРАЛА

А.В. Буракова¹, В.Л. Вершинин^{1,2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН,
Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, 620144 Россия
E-mail: annabios@list.ru

²Уральский Федеральный университет, кафедра зоологии,
Екатеринбург, ул. Мира, 19, 620002 Россия
E-mail: wow@ipae.uran.ru

Анализ паразитофауны озерной лягушки, *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) нативных и инвазивных популяций Урала. Буракова А. В., Вершинин В. Л. — Паразитофауна озерной лягушки в исследуемых популяциях Урала представлена кишечными и лёгочными видами, относящимися к 3 систематическим группам: Trematoda, Nematoda и Protozoa. Инвазивные популяции *P. ridibundus* Южного и Среднего Урала характеризуются высокой долей зараженности трематодами и простейшими. Нативная популяция *P. ridibundus* характеризуется высоким видовым разнообразием паразитов в сравнении с инвазивной. Выявлены возрастные различия по показателям зараженности у амфибий Южного и Среднего Урала, которые выражаются в увеличении экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия у сеголеток, неполовозрелых и половозрелых животных. С возрастом у озёрных лягушек расширяется таксономический спектр паразитов и увеличивается количество видов, что в наибольшей степени выражено в популяциях амфибий Южного Урала.

Ключевые слова: *Pelophylax ridibundus*, паразитофауна, вид-вселенец, Урал.

Analysis of the parasites in marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Anura, Ranidae) native and an invasive populations of the Urals. Burakova A. V., Vershinin V. L. — Parasitofauna the lake frog presented by intestinal and pulmonary species belonging to the 3rd taxonomic groups: Trematoda, Nematoda and Protozoa. Invasive populations of *P. ridibundus* South and Middle Urals are characterized by a high share of trematode and protozoa infection. The native population of *P. ridibundus* characterized by high species diversity of parasites compare with invasive one. The age differences in terms of parasitic in amphibians of the Southern and Middle Urals, which are expressed in increasing the extensiveness and intensity of infection, as well as an index of abundance in juvenile, immature and mature animals. With age, marsh frogs extended taxonomic range of parasites and increases the number of species that are better expressed in populations of the Southern Urals.

Key words: *Pelophylax ridibundus*, parasitofauna, invasive species, Urals.

Введение

Проблема биологических инвазий чужеродных видов, как в случаях естественного расширения ареала, так и связанных с деятельностью человека, является одним из важных аспектов преобразования биоценозов (Алимов и др., 2000; Дгебуадзе, 2000; Вершинин, Ильина, 2003). В ходе антропогенной трансформации среды сокращается биологическое разнообразие сообществ, упрощается их структура,

идёт освобождение или разрушение ряда экологических ниш, вместе с тем нередко появляются виды-вселенцы, несущие с собой сложившиеся паразитарные комплексы, нехарактерные для данных экосистем. Расселение видов за пределы их естественного ареала может приводить к преобразованию биоценологических связей, в том числе в коадаптивной системе «паразит-хозяин» (Ройтман, Беэр, 2008; Кириллов и др., 2012). Появление видов-вселенцев может создавать потенциальные риски, связанные с привносимыми этими видами новыми паразитарными комплексами и преобразованием старых (Freeman et al., 1976; Fernandes et al., 1976), и в ряде случаев участвовать в формировании паразитарных зоонозов (Euzeby, 1984). В изменённых биоценозах человек, как и другие животные, может становиться неспецифическим, абортивным хозяином паразитов (Беэр, Воронин, 2007), т. е. трансформация паразитарных комплексов в ходе антропогенных преобразований среды может приводить к снижению показателей здоровья среды. Одним из важных моментов мониторинга последствий антропогенного преобразования сообществ является контроль структуры и состава паразитарных систем инвазивных видов.

Объект данного исследования — паразитофауна уральских популяций озёрной лягушки (*Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771)), экспансия которой за пределы естественного ареала отмечается в исследуемом регионе со второй половины 20 века (Vershinin, Kamkina, 1999). Распространение озёрной лягушки на северо-восток стало возможным в результате непреднамеренной интродукции и наличия теплового загрязнения. К настоящему времени Южный Урал заселён нативной формой озёрной лягушки, в то время как восточный склон Среднего Урала представлен инвазивными популяциями формы озерной лягушки (гаплотип по гену ND3), характерной для Киевской, Херсонской и Одесской областей Украины (Вершинин, 2007).

Цель настоящей работы — сравнительный анализ видового состава и структуры сообществ паразитов в популяциях вида-вселенца *P. ridibundus* естественных и трансформированных экосистем Урала.

Материал и методы

Сбор материала проводили с мая по октябрь 2010–2012 гг. на территориях Свердловской (Средний Урал) и Челябинской областей (Южный Урал). Методом гельминтологического вскрытия (Ивашкин и др., 1971) исследовано 406 особей *P. ridibundus*. Видовую принадлежность гельминтов устанавливали по определителю К.М. Рыжикова с соавторами (1980). В качестве основных характеристик инвазированности использовались следующие показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия паразитов.

Оценку доминирования паразитов проводили на основании доли, которую составляет каждый из видов в соответствии со следующей шкалой: доминанты — виды, составляющие 70 % и более от общего числа животных; субдоминанты — 50–70 %; обычные — 30–50 %; редкие — 10–30 %; единичные — меньше 10 % (Резванцева и др., 2010). Статистическую обработку данных проводили в программном пакете Statistica for Windows 6.0.

Результаты

В целом у *P. ridibundus*, отловленных на Среднем и Южном Урале, обнаружено 13 видов паразитов, относящихся к 3 систематическим группам: Trematoda — 9, Nematoda — 2, Protozoa — 2.

Nematoda: *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Rhabdias bufonis* (Schrank, 1788).

Trematoda: *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876), *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791), *Pleurogenes claviger* (Rud., 1819), *Pleurogenes intermedius* (Issaitchikow, 1926), *Prosotocus confusus* (Looss, 1894), *Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876), *Pleurogenoides stromi* (Travasson, 1930), *Pneumonoeces variegatus* (Rud., 1819), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800).

Mastigophora (Тип Protozoa) представлен 2 видами кишечных паразитических простейших: *Opalina ranarum* (Dujardin, 1841), *Cepedea dimidiata* ((Stein, 1860) Metcalf, 1923).

Анализ заражённости животных выявил значимые различия по всем показателям паразитарной инвазии. Экстенсивность инвазии составляет 82 % у животных с Южного Урала, что достоверно выше ($t = 7,72$, $p < 0,001$) в сравнении со Средним Уралом. Индекс обилия и интенсивность инвазии напротив, значимо больше ($t = 2,01$, $p < 0,05$ и $t = 4,03$, $p < 0,001$ соответственно) у животных со Среднего Урала и составляют 109 экз. паразитов, в одной особи может находиться в среднем до 1534 экз. червей (табл. 1).

У животных из разных местообитаний отмечено изменение соотношения разных классов паразитов: Trematoda, Nematoda и Protozoa. Паразитами, относящимися к классу трематод и протозоа, заражены озёрные лягушки как на Среднем, так и на Южном Урале. Паразиты класса нематод, отмечены у животных с Южного Урала (рис. 1).

На Южном Урале, зараженность животных паразитами класса трематод по сравнению с классом нематод больше в 11,9 раз, по сравнению с классом протозоа в 1,4 раза. Паразитические простейшие в сравнении с нематодами заражают озёрных лягушек в 8 раз чаще. На Среднем Урале отмечено превышение преобладания трематод над нематодами в 50 раз и превышение преобладания протозоа над нематодами и трематодами в 114 и 2,2 раза соответственно.

При сравнении паразитов разных классов между животными из разных местообитаний показано преобладание нематод и трематод на Южном Урале в 10,3 и 2,4 раза соответственно, а простейших паразитов в 1,3 раза на Среднем Урале.

Видовой состав и соотношение видов паразитов также меняются в зависимости от местообитания хозяина. Так, максимальное количество видов паразитов

Таблица 1. Показатели паразитарной инвазии *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.

Table 1. Parameters of parasitic infestation *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

Регион/показатель паразитарной инвазии	Средний Урал n = 205	Южный Урал n = 201
Экстенсивность инвазии, %	57,56 ± 2,44	81,59 ± 1,93 ^{1■}
Интенсивность инвазии/Lim (min-max), экз.	(10 — 1534)188,56 ± 22,01 ^{2■}	(1-563)93,60 ± 8,38
Индекс обилия, экз.	108,54 ± 14,23 ^{2*}	76,37 ± 7,29

Примечание. ¹ — значимо выше в сравнении со Средним Уралом; ² — значимо выше в сравнении с Южным Уралом; ■ — $p < 0,001$; * — $p < 0,05$; n — объём выборки.

Note: ¹ — significantly higher in comparison with the Middle Urals; ² — was significantly higher in comparison with the Southern Urals; ■ — $p < 0,001$; * — $p < 0,05$; n — sample size.

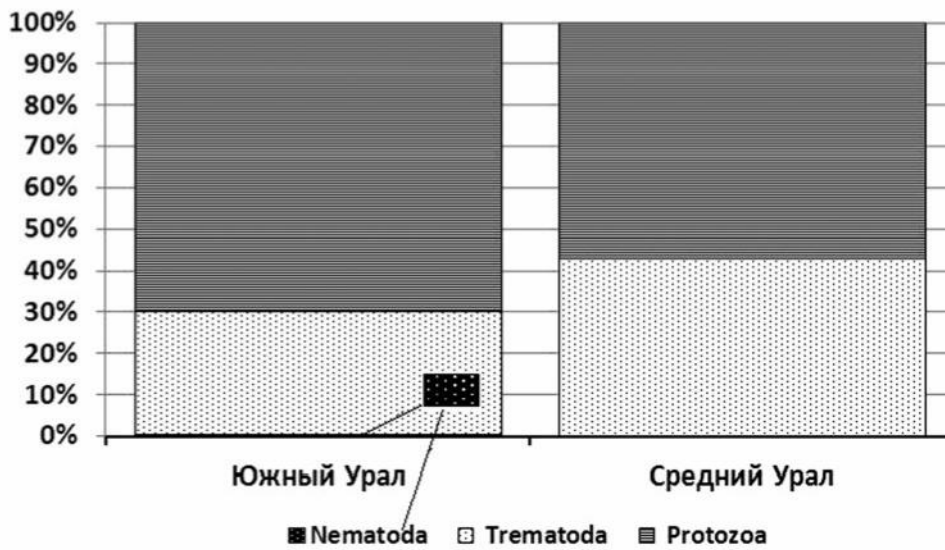


Рис. 1. Соотношение разных классов паразитов *P. ridibundus*.

Fig. 1. The ratio of the different classes of parasites *P. ridibundus*.

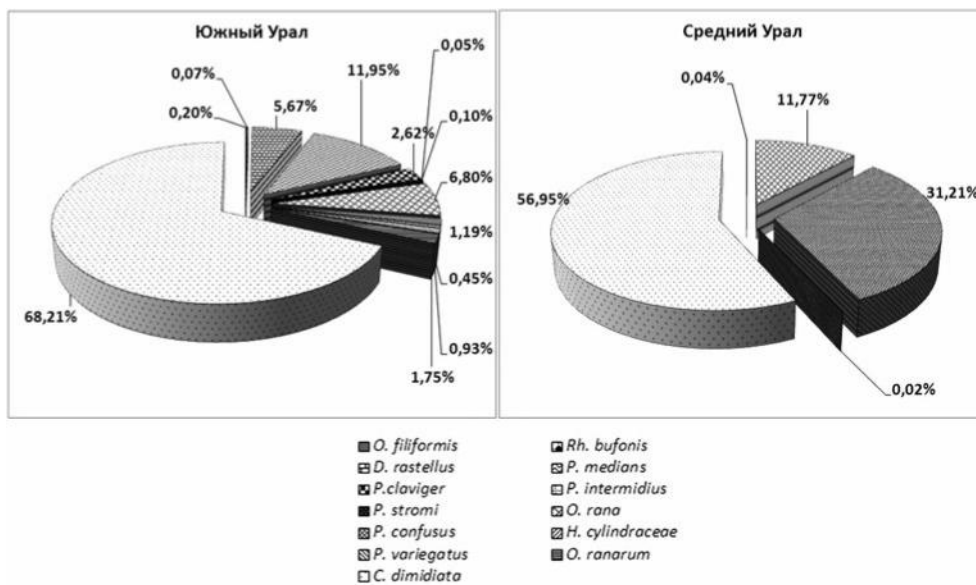


Рис. 2. Соотношение видов паразитов *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала, %.

Fig. 2. The ratio of parasite species *P. ridibundus* from the Middle and South Urals, %.

отмечено для популяций озёрных лягушек на Южном Урале — 13, на Среднем Урале паразитофауна *P. ridibundus* представлена 6 видами (рис. 2).

На Южном Урале у озёрных лягушек обнаружены: *O. filiformis*, *Rh. bufonis*, *D. rastellus*, *P. medians*, *P. claviger*, *P. intermidius*, *P. stromi*, *O. rana*, *P. confusus*, *H. cylindraceae*, *P. variegatus*, *O. ranarum*, *C. dimidiata*. На Среднем Урале у *P. ridibundus* отмечены: *O. filiformis*, *P. medians*, *O. rana*, *P. confusus*, *H. cylindraceae*, *C. dimidiata*.

Структура доминирования паразитов у *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала различна. На Южном Урале, где озёрная лягушка представлена нативной популяцией, ядро паразитоценоза представлено паразитическими простейшими — *C. dimidiata*, которые являются в данном случае субдоминантным видом. Кишечная трематода *P. medians* выступает в качестве редко встречающегося вида, остальные паразиты являются единичными видами (рис. 2).

На восточном склоне Среднего Урала, где *P. ridibundus* инвазивный вид, структура паразитоценоза претерпевает изменения. Как и на Южном Урале, ядро паразитофауны озёрных лягушек Среднего Урала представлено *C. dimidiata*, кишечная трематода *O. rana* является паразитом редко встречающимся, а *P. confusus* выступает как обычный вид для данного вида хозяина. Остальные 3 вида паразита (*O. filiformis*, *P. medians*, *H. cylindraceae*) — единичные (рис. 2).

Таким образом, паразитоценозы озёрных лягушек из разных местообитаний меняются как по видовому составу, так и по структуре доминирования. Причём

Таблица 2. Показатели паразитарной инвазии *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.

Table 2. Parameters of parasitic infestation *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

Возраст /показатель паразитарной инвазии	Сеголетки n = 12 / n ₁ = 164	Неполовозрелые животные n = 82 / n ₁ = 11	Половозрелые животные n = 107 / n ₁ = 30
Южный Урал			
Экстенсивность инвазии, %	91,67 ± 5,64 ^{1■3*}	76,83 ± 3,29	84,11 ± 2,50
Интенсивность инвазии / Lim(min-max), экз.	63,82 ± 17,51 ^{1*} (3–168)	86,48 ± 14,01 ^{1*} (1–443)	102,22 ± 11,48 ^{1■} (1–563)
Индекс обилия, экз.	58,50 ± 16,85	66,44 ± 11,49	85,98 ± 10,31
Средний Урал			
Экстенсивность инвазии, %	51,22 ± 2,76	81,82 ± 8,22 ^{4■}	83,33 ± 4,81 ^{4■}
Интенсивность инвазии / Lim(min-max), экз.	119,01 ± 12,07 (10–586)	241,00 ± 63,18 ^{2*} (32–502)	403,36 ± 79,62 ^{2■4■} (10 — 1534)
Индекс обилия, экз.	60,96 ± 7,73	197,18 ± 58,96 ^{4*}	336,13 ± 71,77 ^{4■}

Примечание: n — объём выборки на Южном Урале; n₁ — объём выборки на Среднем Урале; **1** — значимо выше в сравнении со Средним Уралом; **2** — значимо выше в сравнении с Южным Уралом; **3** — значимо выше в сравнении с неполовозрелыми животными; **4** — значимо выше в сравнении с сеголетками; ■ — p < 0,001; * — p < 0,05.

Note: n — the sample size in the southern Urals; n₁ — the sample size in the Middle Urals; **1** — significantly higher in comparison with the Middle Urals; **2** — was significantly higher in comparison with the Southern Urals; **3** — was significantly higher in comparison with immature abdominal; **4** — was significantly higher in comparison with fingerlings; ■ — p < 0,001; * — p < 0,05

ядро паразитофауны как у нативной, так и у инвазивной популяции *P. ridibundus* представлено кишечными видами.

Анализ возрастных различий показал, что зараженность животных растёт от сеголеток к половозрелым животным (табл. 2).

Между животными разного возраста внутри каждого региона выявлены значимые различия по показателям инвазированности. На Южном Урале экстенсивность инвазии у сеголеток составляет 92 %, что значимо выше ($t = 2,27$, $p < 0,05$) в сравнении с неполовозрелыми животными. На Среднем Урале экстенсивность инвазии и индекс обилия у неполовозрелых и взрослых животных значимо выше ($t = 3,53$, $p < 0,001$; $t = 5,79$, $p < 0,001$ и $t = 2,29$, $p < 0,05$; $t = 3,81$, $p < 0,001$ соответственно) в сравнении с сеголетками. Интенсивность инвазии у взрослых животных со Среднего Урала составляет 403 экз. паразита на особь хозяина, в одной особи может находиться до 1534 гельминтов, что по сравнению с сеголетками достоверно выше ($t = 3,53$, $p < 0,001$) (табл. 2).

Сравнивая показатели заражённости разных возрастных групп *P. ridibundus* между Южным и Средним Уралом выявили, что экстенсивность и интенсивность инвазии сеголеток на Южном Урале значимо выше ($t = 6,44$, $p < 0,001$ и $t = 2,59$, $p < 0,05$ соответственно). Интенсивность инвазии неполовозрелых и взрослых животных с Южного Урала составляет 86,48 экз. и 102,22 экз. паразита соответственно, что также достоверно больше ($t = 2,39$, $p < 0,05$ и $t = 3,74$, $p < 0,001$ соответственно) в сравнении с животными со Среднего Урала (табл. 2).

Видовой состав паразитов у животных разного возраста меняется от сеголеток к половозрелым животным. Паразитофауна сеголеток *P. ridibundus*, отловленных на Южном Урале, представлена: по одному виду паразита от класса нематод (*O. filiformis*), протозоа (*C. dimidiata*) и 2 видами трематод (*O. rana*, *H. cylindraceae*). У неполовозрелых животных расширяется спектр паразитов как лёгочной, так и кишечной локализации (табл. 3). У взрослых озерных лягушек с Южного Урала отмечена кишечная трематода *P. intermedius*, относящаяся к семейству Pleurogenidae, достаточно редко встречающийся вид паразита (Тарасовская, 2009) со сложным жизненным циклом и чередованием двух жизненных форм паразита в зависимости от стадии развития амфибии (Быховский, 1957). По нашим данным этим паразитом были заражены 2 взрослые особи озёрной лягушки в 2010 и 2012 гг., со средним индексом обилия 0,15 экз., в одной особи может находиться до 10 экз. паразита.

Паразитоценоз сеголеток со Среднего Урала характеризуется отсутствием паразитов класса нематод. Видовой состав паразитов у неполовозрелых животных *P. ridibundus* со Среднего Урала сходен с таковым с сеголетками этого же региона. У половозрелых животных отмечены кишечные нематоды (*O. filiformis*) и простейшие паразиты (*C. dimidiata*), кишечные (*P. medians*, *O. rana*, *P. confusus*) и лёгочные трематоды (*H. cylindraceae*) (табл. 3).

Таким образом, с возрастом расширяется таксономический спектр паразитов.

Обсуждение

P. ridibundus — вид амфибий, характеризующийся наибольшим разнообразием видового состава паразитов. Отличительной особенностью озёрной лягушки является преобладание паразитов класса трематод и протозоа над классом нематод. Такое соотношение разных классов паразитов как внутри региона, так и между ними обусловлено длительностью пребывания озёрных лягушек в воде, так как в ней происходит развитие промежуточных хозяев — различных беспозвоночных, в частности моллюсков. Необходимо учитывать, что заражение хозяина

Таблица 3. Видовой состав паразитов у разных возрастных групп *P. ridibundus* со Среднего и Южного Урала.Table 3. The species composition of parasites in different age groups *P. ridibundus* from the Middle and South Urals.

Виды паразитов	Южный Урал			Средний Урал		
	Juv	Sub	Ad	Juv	Sub	Ad
<i>O. filiformis</i>	+	+	+	–	–	+
<i>Rh. bufonis</i>	–	+	–	–	–	–
<i>D. rastellus</i>	–	+	+	–	–	–
<i>P. medians</i>	–	+	+	–	–	+
<i>P. claviger</i>	–	+	+	–	–	–
<i>P. intermedius</i>	–	–	+	–	–	–
<i>P. stromi</i>	–	–	+	–	–	–
<i>O. rana</i>	+	+	+	+	+	+
<i>P. confusus</i>	–	+	+	+	+	+
<i>H. cylindraceae</i>	+	+	+	–	–	+
<i>P. variegatus</i>	–	+	+	–	–	–
<i>C. dimidiata</i>	+	+	+	+	+	+
<i>O. ranarum</i>	–	+	+	–	–	–
Итого видов паразитов	4	11	12	3	3	6

Примечание: Juv — сеголетки; Sub — неполовозрелые животные; Ad — половозрелые животные.

Note: Juv — yearlings; Sub — immature animals; Ad — sexually mature animals.

определённым классом паразита определяется не только возможностью его проникновения в организм последнего, но и возможностью завершения жизненного цикла. Максимальная связь озёрных лягушек с водной средой, где обитают промежуточные хозяева трематод, безусловно, создает оптимальные условия для заражения ими амфибий. Кроме того, жизненный цикл некоторых паразитов (*C. dimidiata* и *O. ranarum*) полностью привязан к жизненному циклу хозяина, что в большинстве случаев может приводить к преобладанию того или иного класса.

Озёрная лягушка является одним из видов амфибий, отличающегося не только разнообразием паразитов разных классов, но и наибольшим разнообразием видового состава трематод. Причём в наибольшей степени это выражено в нативных популяциях *P. ridibundus*. Озёрные лягушки были отловлены в стоячих, непроточных водоемах с богатой фауной беспозвоночных, что объясняет разнообразие трематодофауны. Изменение пищевого спектра хозяина, вызванное условиями его обитания, также в значительной степени определяют состав паразитоценоза в различных экологических условиях.

В целом зараженность озёрных лягушек паразитами в исследуемых регионах высока, максимальное значение отмечено для популяции с Южного Урала. Показатели заражённости на 1 исследованную особь хозяина, напротив, выше в популяциях озёрной лягушки Среднего Урала. Высокие значения таких показателей как интенсивность инвазии и индекс обилия у инвазивных популяций *P. ridibundus* обусловлены вкладом кишечных паразитических простейших *C. dimidiata*

и кишечной трематоды *P. confusus*. Индекс обилия этих видов паразитов составляет 61,81 экз. и 33,87 экз. соответственно, в одной особи может находиться до 943 экз. *C. dimidiata* и до 940 экз. *P. confusus*.

Паразитофауна озёрной лягушки в исследуемых регионах Урала характеризуется упрощённой структурой: отличается отсутствием доминантных видов и представлена в основном обычными, редкими и единичными видами паразитов. В наибольшей степени упрощение структуры паразитарных сообществ выражено в инвазивных популяциях *P. ridibundus*. Вероятно, причиной является комплексное преобразование экосистем в результате фрагментации местообитаний, рекреационной нагрузки и действия поллютантов, что ведёт к нарушению реализации нормального жизненного цикла паразитов (Лебединский, 1983; Зарипова, 2010; Буракова, 2012), результат — снижение видового разнообразия и упрощение структуры сообществ паразитов.

Исследованиями И. В. Чихляева на примере озёрной лягушки — одного из фоновых видов батрахофауны г. Тольятти, отловленной в отстойнике ливневой канализации, показало, что общая заражённость животных не превышает 10 %, а показатели инвазированности на 1 особь хозяина не превышают 1 экземпляра. При этом было зафиксировано отсутствие доминантных и субдоминантных видов паразитов, а также нехарактерное увеличение экстенсивности инвазии для ряда трематод: *P. medians*, *P. confusus*, *P. claviger* (Чихляев, 2010). По мнению автора, причиной может служить химическое загрязнение воды, отрицательно влияющее на развитие паразитов, промежуточных и дополнительных хозяев, что приводит к разрыву ранее установившихся биоценологических связей.

Важным фактором, влияющим на состав паразитофауны животного, является возраст хозяина. Установлено, что с возрастом происходит расширение таксономического спектра паразитов (Куранова, 1988; Volek, Coggins, 2003). Наши данные свидетельствуют в пользу этого утверждения. Причиной обеднения видового состава паразитов у сеголеток являются, прежде всего, малые размеры животного, которые в силу этого не могут поедать крупных беспозвоночных, являющихся промежуточными хозяевами трематод. Обогащению паразитофауны озёрных лягушек старших возрастов способствует увеличение с возрастом количества потребляемой пищи и расширение спектра питания, увеличивая тем самым возможность заражения (Дубинина, 1950; Резванцева, 2009; Гусейнов, 2011). Продолжительность жизни и спячку также можно отнести к возможным причинам расширения таксономического спектра паразитов. К примеру, зимовка способствует снижению показателей заражённости, однако ряд трематод (*P. medians*, *P. claviger*) не погибают, а погружаются вместе с хозяином в состояние покоя, а паразитические простейшие (паразиты рода *Opalina*) остаются в активном состоянии. Кроме того, в течение жизни у животных происходит накопление паразитических организмов. В связи с этим, чем старше животное, тем с большей долей вероятности в организме хозяина могут присутствовать ранние паразитарные инвазии. Таким образом, паразитофауна озёрной лягушки изменяется в зависимости от образа жизни и местообитания. На состав паразитоценоза уральских популяций *P. ridibundus* существенное влияние оказывают возрастные особенности хозяина, так как с изменением возраста в организме большинства животных происходят сложные биохимические, физиологические и анатомические перестройки. В связи с этим, уменьшается доля одних паразитов и увеличивается доля других.

Выводы

В целом паразитофауна озёрной лягушки на Урале представлена кишечными и

легочными видами, относящимися к 3 систематическим группам.

Характерной особенностью паразитоценозов уральских популяций *P. ridibundus* является высокая доля заражённости их трематодами.

Структура паразитофауны исследуемых животных Урала упрощена и характеризуется отсутствием видов-доминантов.

Инвазивная популяция *P. ridibundus* обладает сравнительно низким видовым разнообразием паразитов (6 видов).

Возрастные изменения показателей инвазированности у амфибий Южного и Среднего Урала выражаются в увеличении экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия и таксономического спектра паразитов от сеголеток к половозрелым животным.

Работа выполнена при поддержке проекта № 13-4-НП-408.

Авторы выражают благодарность коллегам из Института экологии растений и животных УрО РАН: к.б.н. С. Д. Вершининой, к.б.н. Е. А. Байтимировой, В. В. Сапронову и н.с. М. Е. Гребенникову за помощь в сборе материала.

Алимов А. Ф., Орлова М. И., Панов В. Е. Последствия интродукций чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды-вселенцы в европейских морях России: Сбор. научн. трудов. Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 2000. — С. 12–23.

Бэр С. А., Воронин М. В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. — М.: Наука, 2007. — 240 с.

Буракова А. В. Экологический анализ гельминтофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) в градиенте урбанизации : Автореф. дис. ...канд. биол. наук. — Пермь, 2012. — 24 с.

Быховский Б. Е. Моногенетические сосальщики их система и филогения // Тр. Акад. наук СССР. — 1957. — 509 с.

Вершинин В. Л., Ильина О. В. Взаимоотношения озёрной лягушки (*Rana ridibunda* L.) с автохтонными видами — *R. arvalis* Nilss. и *R. temporaria* L.) на территории городской агломерации // Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах. — Днепропетровск, 2003. — С. 193–194.

Вершинин В. Л. Амфибии и рептилии Урала. — Екатеринбург: УрО РАН, 2007. — 172 с.

Гусейнов М. А. Возрастные изменения заражённости озёрной лягушки *Pelophylax ridibundus* (Pallas) Малого Гьзылагачского залива Каспийского моря паразитами крови // Вісн. Харк. нац. уні-ту ім. В. Н. Каразіна. Серія: біологія. — 2011. — Вып 13, № 947. — С. 147–151.

Дгебуадзе Ю. Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. — Апатиты : Изд-во КНЦ РАН, 2000. — С. 35–50.

Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озёрной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник — Л : ЗИН АН СССР. 1950. — 12. — С. 300–351.

Зарипова Ф. Ф. Связь инвазии гельминтами озёрной лягушки *Rana ridibunda* Pallas, 1771 с уровнем антропопрессии Биология будущего: традиции и инновации : материалы всерос. междунар. конф. с участием молодых ученых, посвящ. 90-летию Урал. гос. ун-та им. А.М. Горького. — Екатеринбург, 2010. — С. 31–32.

Ивашкин В. М., Контримавичус В. М., Назарова Н. С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. — М. : Наука, 1971. — 123 с.

Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И. В. Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. — Тольятти : Кассандра, 2012. — 329 с.

Куранова В. Н. Гельминтофауна бесхвостых амфибий поймы Средней Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экологии беспозвоночных. — Томск, 1988. — С. 134–154.

Лебединский А.А. Некоторые особенности гельминтофауны травяной лягушки в связи с ее местообитанием на урбанизированной территории // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. — Горький, 1983. — С. 30–36.

Резванцева М. В. Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озёрной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестн. Тамбов. гос. ун-та. — 2009. — 14, вып. 2. — С. 389–393.

- Резванцева М. В., Лада Г. А., Кулакова Е. Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на Востоке Центрального Черноземья. — Вестн. Тамбовского гос. ун-та. — 2010. — **15**, вып. 2. — С. 646–659.
- Ройтман В.А., Беэр С.А. Паразитизм, как форма симбиотических отношений. — М. : КМК, 2008. — 310 с.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. — М. : Наука, 1980. — 275 с.
- Тарасовская Н. Е. Значение бесхвостых амфибий в оздоровлении пастбищных и околородных биотопов от гельминтов // Вест. Алтайск. Гос. Аграрн. Ун-та. — 2009. — **60**, № 10 — С.76–79.
- Чихляев И. В. Гельминтофауна озерной лягушки *Rana ridibunda* (Amphibia, Anura) из отстойника ливневой канализации г. Тольятти // Проблемы изучения и сохранения позвоночных животных антропогенных водоемов: материалы Всерос. науч. конф с междунар. участием. — Саранск, 2010. — С. 184–187.
- Bolek M. G., Coggins J. R. Helminth community of sympatric Eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, Northern leopard frogs, *Rana pipiens*, and blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from southeastern Wisconsin // J. Parasitol. — 2003. — **4**, N 89. — P. 673–680.
- Euzeby J. Les zoonoses parasitaires d'origine amphibienne et ophidienne // Sci. Vet. Med. Cotr., —1984. — **3**, N 86. — P. 71–75.
- Fernandes B. J., Cooper J. D., Cullen J. B. Systemic infection with *Alaria americana* (Trematoda) // Canad. Med. Assoc. J. — 1976. — **11**, N 115. — P. 1111.
- Freeman R. S., Stuart P. F., Cullen J. B. Fatal human infection with mesocercariae of the trematode *Alaria americana* // Amer. J. Trop. Med. and Hyg. — 1976. — **6**, N 25. — P. 803–807.
- Vershinin V. L., Kamkina I. N. Expansion of *Rana ridibunda* in the Urals — a danger for native amphibian? // Froglog. — 1999. — **34**. — P. 3.