

**Министерство сельского хозяйства
Российской Федерации**

ФГБОУ ВО «Ульяновская ГСХА»

Е.М. Романова,
Д.С. Игнаткин,
В.В. Романов,
Л.А. Шадыева,
Т.М. Шленкина

**БИОЛОГИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ
ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В ЗОНАХ
ПОВЫШЕННОЙ АНТРОПОГЕННОЙ
НАГРУЗКИ**

(коллективная монография)

Ульяновск 2015

УДК 502:576.8

Романова Е.М. Биологический контроль окружающей среды в зонах повышенной антропогенной нагрузки / Е.М. Романова, Д.С. Игнаткин, В.В. Романов, Л.А. Шадыева, Т.М. Шленкина. – Ульяновск: УГСХА, 2015. - 240 с.

Рецензенты:

Горбачев Владимир Николаевич, доктор биологических наук, профессор кафедры биологии, экологии и природопользования экологического факультета ИМЭиФК ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет»

Шроль Ольга Юрьевна, кандидат биологических наук, заместитель директора по учебной работе ИМЭиФК, декан экологического факультета ФГБОУ ВПО «Ульяновский государственный университет»

В коллективной монографии представлены результаты многолетних исследований (1996-2014 гг.) кафедры биологии, ветеринарной генетики, паразитологии и экологии Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии в рамках темы «Экологический мониторинг и оценка биобезопасности окружающей среды в аграрных районах Ульяновской области» № государственной регистрации 01201157949.

Монография представляет интерес для практических ветеринарных врачей, студентов биологических и ветеринарных направлений и специальностей, аспирантов и научных сотрудников.

Рекомендовано к печати научно-техническим советом
ФГБОУ ВО «Ульяновской ГСХА»

Протокол № 5 от 22.10.2015 г.

© Е.М. Романова, Д.С. Игнаткин, В.В. Романов, Л.А. Шадыева,
Т.М. Шленкина, 2015

© ФГБОУ ВО «Ульяновская ГСХА», 2015

Оглавление

Введение	4
ГЛАВА 1. МАЛАКОФАУНА В БИОИНДИКАЦИИ КАЧЕСТВА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ	9
ГЛАВА 2. ИНФОРМАТИВНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МАЛАКОФАУНЫ В БИОИНДИКАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ	25
2.1. Физические факторы загрязнения	25
2.2. Химические загрязнители	33
2.3. Влияние поллютантов на видовое разнообразие сообществ малакофауны и возрастную структуру популяций	63
2.4. Аккумуляция тяжелых металлов в тканях моллюсков	67
ГЛАВА 3. ГЕЛЬМИНТЫ МАЛАКОФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	79
3.1. Видовое разнообразие паразитофауны моллюсков	79
3.2. Пространственное распределение гельминтоинвазий малакофауны	93
ГЛАВА 4. ПАЗАРИТОФАУНА АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	101
4.1. Гельминтофауна бесхвостых амфибий	101
4.2. Динамика инвазированности в зависимости от размера и возрастной структуры популяции	131
4.3. Пространственная динамика паразитоценозов	143
ГЛАВА 5. СООТНОШЕНИЕ БИО/ГЕОГЕЛЬМИНТОВ В ЗООЦЕНОЗАХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	163
ГЛАВА 6. ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ	170
ГЛАВА 7. БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ПАРАЗИТОЦЕНОЗАХ	182
Библиографический список	206

ВВЕДЕНИЕ

Оценки устойчивости экосистем, основанная на видовом биоразнообразии и функциональной разноплановости составляющих ее компонентов, интегрированных в природные системы и комплексы более высокого уровня сложности имеет важную прогностическую значимость. Паразитарная составляющая естественных и антропогенно- трансформированных экосистем в таких оценках остается без должного внимания. В экологическом плане паразитарные системы малоизучены, их развитие трудно прогнозируемо, поведение непредсказуемо, а методология системного мониторинга не разработана.

Развитие эколого-паразитарного мониторинга природных и искусственно созданных экосистем и ценозов, качество продукции и и сохранность животных в которых зависит от видового состава и интенсивности зараженности гельминтофауной, имеет важное значение на региональном, государственном и на международном уровнях.

На фоне антропопрессии создаются предпосылки для вовлечения в число хозяев паразитов новых для конкретных территорий видов-вселенцев, не адаптированных к традиционным условиям циркуляции паразитов. При этом патогенность, вирулентность, инвазионность паразитов становятся трудно прогнозируемыми. (Безр С.А., 2005), все это усугубляет проблему биологического загрязнения окружающей среды.

В Поволжском регионе существует несколько научных школ работающих в области экологической паразитологии, они занимаются паразитофауной естественных наземных и водных экосистем. Исследования нашей научной школы посвящены разработке проблемы видового разнообразия, пространственного распространения и специфике циркуляции гельминтоинвазий в зооценозах Ульяновской области. Решение проблемы распространения паразитарных инвазий в регионах с развитым животноводством имеет важное региональное значение и практическую значимость. Особенности распространения, характер развития, наличие стабильных очагов, подверженность животных разных видов и пород гельминтоинвазиям в условиях разных

агроклиматических зон региона, изучены недостаточно.

Проблема эколого-фаунистических исследований гельминтофауны Ульяновской области, так и других областей региона, актуальна в связи с необходимостью оценки современного состояния и тенденций изменений паразитофауны для охраны здоровья населения, рационального природопользования, охраны животных ресурсов и разработки системы противопаразитарных мероприятий.

В наших исследованиях проблема эколого-паразитарного мониторинга решается через оценку состояний «индикаторных сообществ», являющихся совокупностью взаимосвязанных паразитарных систем беспозвоночных и позвоночных животных в пределах их жизненного пространства, ограниченного агроклиматическими зонами Ульяновской области.

Цель работы - мониторинг видового разнообразия паразитофауны в зооценозах антропогенно трансформированных экосистем, характеристика очагов инвазии и расшифровка механизмов циркуляции гельминтофауны животных на территории Ульяновской области.

Задачи исследования:

Охарактеризовать видовое разнообразие малакофауны и оценить ее биоиндикационные возможности.

Охарактеризовать гельминтофауну пресноводных моллюсков и амфибий.

Исследовать пространственные характеристики очагов инвазий и пути их циркуляции.

Выявить тенденцию изменения соотношения био/геогельминтов в паразитоценозах животных.

Исследовать трофическую структуру паразитоценозов.

Охарактеризовать специфику биотических взаимоотношений в паразитоценозах.

В монографии приведены результаты исследований, обобщений, критического анализа фауны, экологии, ареологии паразитических червей сельскохозяйственных животных и животных естественных экосистем (беспозвоночных и позвоночных) на территории Ульяновской области. Расширены

современные представления о структуре сообществ хозяев и связанных с ними гельминтов, в частности показано изменение видового состава паразитофауны хозяина на разных стадиях онтогенеза, сопровождающегося динамикой видовой структуры гельминтов.

Расширены современные представления о структуре сообществ хозяев и связанных с ними гельминтов, в частности показано изменение видового состава паразитофауны на разных стадиях онтогенеза хозяина, сопровождающегося снижением видового разнообразия гельминтов.

На основе полученных данных уточнена пространственная структура популяций гельминтов в агроклиматических зонах Ульяновской области. Так, показано, что неоднозначность распределения таксономического и биоэкологического состава гельминтов в разных агроклиматических зонах определяется наличием и численным составом их хозяев, природно-ландшафтной и биотопической приуроченностью.

Проведенный впервые сравнительный анализ биоэкологической структуры гельминтов в фауне естественных экосистем и агроценозов выявил снижение доли гельминтов со сложным жизненным циклом в условиях антропогенного пресса и увеличение доли гельминтов с широкой экологической валентностью, использующих в качестве хозяина человека.

Проанализированы пути циркуляции паразитических червей беспозвоночных и позвоночных животных региона. Установлено, что преобладают виды паразитических червей со сложными циклами развития.

Научно-практическая значимость. Полученные результаты вносят вклад в развитие фундаментальной проблемы биоразнообразия, пополняя ее новыми сведениями о региональных особенностях гельминтофауны Ульяновской области. В ходе многолетнего регионального экологического мониторинга проведена инвентаризация паразитофауны естественных экосистем и агроценозов Ульяновской области и установлено, что на территории региона у исследованных видов-хозяев реализуются жизненные циклы не менее 140 видов паразитических червей.

Полученные результаты позволяют расшифровать

закономерности формирования гельминтофаунистических комплексов разных агроэкологических зон. Установлено, что формирование паразитофауны низших позвоночных происходит под влиянием экологических факторов, из которых важное значение имеют характер трофико-топических связей, возрастной состав, биотопическое распределение хозяев.

Соотношение гельминтов с разной биоэкологической характеристикой в естественных и антропогенно преобразованных экосистемах отражает адаптивные, межпопуляционные, функциональные взаимоотношения разных групп гельминтов, а также их взаимосвязь с другими компонентами экосистемы. Закономерности распределения гельминтов, формирования гельминтофауны во времени, помогут глубже понять экогенез паразитических червей.

Прикладное значение результатов исследования заключается в том, что они могут служить основой планирования для проведения профилактических противогельминтозных мероприятий, а также для охраны и рационального использования животных ресурсов. В Ульяновской области обнаружено 25 видов паразитических червей, представляющих потенциальную угрозу для человека, выявлены районы их распространения и круг хозяев в ряду опасных зооантропонозов.

Результаты работы могут быть использованы в следующих областях практической деятельности:

- для разработки природоохранных нормативов и систем мероприятий;
- для оценки эколого-паразитарного состояния социальных объектов различного типа и разработки мер, направленных на предотвращение их паразитологического загрязнения;
- при планировании мероприятий по обеспечению паразитологической безопасности природных и агроэкосистем.

В структуре видового разнообразия паразитофауны сельскохозяйственных животных на территории Ульяновской области преобладают нематоды - 36 видов, трематод - 6 видов, цестод – 14 видов, акантоцефал – 1 вид, в паразитофауне амфибий преобладали трематоды - 20 видов, нематод – 13 видов, цестод – 1 вид, паразитофауна пресноводных моллюсков была представлена

гельминтами класса Trematoda - 58 видов.

По результатам наших исследований при участии сельскохозяйственных животных, амфибий, пресноводной малакофауны на территории Ульяновской области реализуются 30 трофических цепей, включающих паразитических червей: 17 – трематод, 6 – цестод и 7 – нематод.

За период наших исследований для сельскохозяйственных животных Ульяновской области было характерно снижение общей инвазированности биогельминтами за счет возрастания доли животных, инвазированных геогельминтами.

Структура и распространение гельминтофауны во всех агроклиматических зонах Ульяновской области была неоднородной. Заболеваемость по эпидемиологическим показателям также была неоднородной и включала 25 нозологических форм.

Исследования выполнялась на кафедре биологии, паразитологии и экологии Ульяновской сельскохозяйственной академии в период с 2001 по 2015 гг. в соответствии с планом научно-исследовательской работы «Система экологического мониторинга и санитарного прогнозирования (№ 01.200.203527) при поддержке гранта РФФИ № 08-04-97077.

ГЛАВА 1. МАЛАКОФАУНА В БИОИНДИКАЦИИ КАЧЕСТВА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ

Развитие современного технократического общества сопровождается мощным антропогенным воздействием на природную среду. В этих условиях на повестке дня остро стоит вопрос о необходимости поиска эффективных методов оценки качества среды обитания животных и человека. Необходимо найти надежные методы, позволяющих установить характер, масштаб и последствия антропогенных воздействий на природную среду. Для оценки качества среды используют физические, химические и биологические методы.

Физические и химические методы трудоемкие, дорогостоящие, требующие специального оборудования. Они ориентированы на выявление состава поллютантов и их содержания в природной среде. При этом и физические, и химические методы не отражают истинной картины экологического состояния экосистем, а только позволяют сравнить содержание загрязнителей с ПДК.

Нормы ПДК ориентированы, в основном, на человека и не могут служить высокоинформативным критерием качества среды обитания в целом, поскольку разные виды живых организмов отличаются экологической валентностью, имеют разную адаптационную пластичность в отношении факторов среды (Булгаков, 1993).

В последние годы для оценки экологического состояния экосистем стали использовать методы биоиндикации и биомониторинга. Они позволяют оценить непосредственные реакции организмов и их сообществ на антропогенные воздействия.

Как известно, биота чувствительно реагирует на любые изменения условий среды обитания (Баканов, 2000; Неверова, Еремеева, 2006).

Применение биологических методов в оценке природных сред основано на использовании видов-биоиндикаторов, способных чутко реагировать на изменения факторов среды под влиянием антропопрессии. Биоиндикация, согласно общепринятой

формулировке, — оценка качества природной среды по состоянию её биоты. В качестве биоиндикаторов могут быть использованы организмы или их сообщества присутствие, количество, биохимические и физиологические процессы, особенности развития которых являются информативными показателями процессов, происходящих в жизненных средах.

По реакциям организмов-биоиндикаторов можно судить о наличии в среде обитания поллютантов, экотоксикантов; можно оценить скорость происходящих в окружающей среде изменений, сформировать текущий и долгосрочный прогноз развития экологической ситуации.

Биоиндикаторы позволяют получить комплексную оценку степени опасности загрязняющих экосистему веществ для живых организмов, обитающих в ней. Биоиндикаторы имеют ряд преимуществ перед химическими методами оценки состояния окружающей среды, широко применяемыми в настоящее время:

- они накапливают информацию об изменении окружающей среды и в интегральной форме отражают ее состояние;

- в силу аккумулярующей способности реагируют и на очень слабые воздействия средовых факторов химической природы,

- существенно удешевляют стоимость оценки экологического состояния экосистем;

- постоянно присутствуя в окружающей среде, они реагируют и на разовые выбросы токсикантов, эти реакции можно постоянно или периодически регистрировать;

- фиксируют скорость происходящих в окружающей среде изменений;

- информируют о местонахождении поллютантов в экосистемах и их миграции по трофической цепи;

- формируют обобщающий прогноз степени опасности для живых организмов новых синтезированных веществ и демонстрируют результат их влияния на биосистемы;

- помогают нормировать допустимую нагрузку на экосистемы, различающиеся по своей устойчивости к антропогенному воздействию, так как одинаковый состав и объем

загрязнений может привести к различным реакциям природных систем в разных географических зонах.

Наконец, биоиндикаторы вскрывают тенденции развития окружающей среды.

Биологический подход развивается в рамках направления, которое получило название биоиндикация и биомониторинг. Метод оценки абиотических и биотических факторов местообитания при помощи биологических систем называется биоиндикацией. Биоиндикация предусматривает выявление уже состоявшегося или происходящего загрязнения водоема по функциональным характеристикам его обитателей и экологическим характеристикам сообществ организмов. Поскольку изменения биологических систем довольно часто могут быть обусловлены антропогенными факторами, то само понятие «биоиндикация» можно сформулировать следующим образом: «Биоиндикация – это обнаружение и определение биологически и экологически значимых антропогенных нагрузок на основе реакций на них живых организмов и их сообществ» (Криволуцкий и др., 1987). Биоиндикация загрязнения водоемов - система оценки степени загрязнения водоемов, основанная:

- на учете состояния водных биоценозов, присутствии индикаторных организмов; или
- на анализе видовой структуры биоценозов; или
- на функциональных характеристиках биоценозов и др.

Биоиндикация позволяет получить интегральную характеристику качества среды, находящейся под воздействием всего многообразия физических, химических и других факторов, т.к. именно живые организмы несут наибольшее количество информации об окружающей их среде обитания.

Биологические показатели позволяют определить экологическое состояние и трофический статус водных объектов; оценить качество поверхностных вод как среды обитания организмов, определить совокупный эффект комбинированного действия загрязняющих веществ (Филков, Коницев, 2007).

В отличие от химико-аналитических исследований, биоиндикация позволяет определить интегральное влияние

токсикантов, выявить общебиологический эффект их действия (Данилин, Павловская, 2006).

Необходимость биологических наблюдений становится особенно очевидной, если принять во внимание, что в настоящее время с городскими и промышленными сточными водами (даже когда они подвергаются, очистке современными методами) в природные воды поступают сотни различных веществ разного химического состава. Практически невозможно с помощью химических анализов проследить малые концентрации всех загрязнений, которые могут нарушать биологические процессы, в особенности при их длительном воздействии на протяжении многих поколений водных организмов. Немыслимо детально изучить влияние на все многообразные биологические явления в водных экологических системах каждого из многих сотен поступающих в водоем веществ, не говоря о том, что нельзя предусмотреть последствия комбинированного действия многих химических соединений в их разнообразных сочетаниях и, наконец, продуктов их трансформации в воде и в донных отложениях. Поэтому особую ценность представляют полевые биологические наблюдения за интегральным конечным эффектом действия загрязнений.

Биологические методы при их правильном и квалифицированном применении обладают высокой чувствительностью. Они дают возможность проследить и оценить биологические последствия антропогенного изменения среды. (Экологический мониторинг..., 1995). Преимущества биоиндикации обусловлены также простотой, скоростью и дешевизной определения качества среды.

Биологический контроль речных вод имеет почти полутора вековую традицию. Первое документированное наблюдение, которое указывало на то, что в чистых и загрязненных водах обитают разные виды беспозвоночных, описано в работе Kolenati в 1844 г. (Sladecsek, 1973).

Более широко методы биоиндикации разрабатывались с начала 20 века и включают к настоящему моменту данные о почти 7000 видов-индикаторов по нескольким направлениям - местообитанию, температуре, подвижности водных масс и насыщенности их кислородом, солености, закислению,

присутствию сероводорода, кальция, органическому загрязнению. Биоиндикационные исследования влияния человека на природную среду приобрели широкий размах, привлекая внимание биологов практически всех специальностей (от генетиков и биохимиков до этологов и систематиков) и специалистов по всем основным таксономическим группам живых организмов (Покаржевский, 1985).

Одной из основных задач биоиндикационных исследований на современном этапе остается научно-обоснованный выбор биоиндикаторов, особенно в урбанизированной среде. Для выбора биоиндикаторов рядом авторов предложены некоторые критерии (Неверова, Еремеева, 2006).

Требования, предъявляемые к индикатору, который используется для оценки изменений в системе, это - зависимость процессов, определяющих видимые изменения биоиндикатора, от процессов, протекающих в системе в целом, и возможность более легкого обнаружения этих изменений в биоиндикаторе по сравнению с прямыми исследованиями системы. Правильный выбор видов-индикаторов позволяет устанавливать пороговые уровни нарушений системы, то есть те пределы отклонений, в которых сохраняется качество среды необходимое для функционирования системы как целостной самостоятельной единицы (Щипанов, 1998).

Таким образом, использование методов биоиндикации позволяет:

- регистрировать загрязнения окружающей среды в несколько раз ниже санитарно-гигиенических предельно допустимых концентраций (ПДК);

- определять степень и опасность воздействия загрязнителей на экосистемы;

- изучать характер антропогенной дигрессии компонентов экосистем;

- определять допустимые или критические нагрузки загрязнителей для биоты;

- разрабатывать экологические нормативы антропогенных воздействий на экосистемы;

давать научную основу для прогноза развития экологической ситуации в регионе и для разработки мероприятий для улучшения состояния окружающей среды (Неверова, Еремеева, 2006).

Биологические методы контроля должны занимать подобающее место в системе контроля природных и сточных вод, дополнять химико-аналитические и общие санитарно-гигиенические методы.

Биоиндикация может осуществляться на разных уровнях организации биологических систем (Самоочищение и биоиндикация., 1980). С повышением уровня организации возрастает и сложность системы, вследствие чего биоиндикация более низкого уровня включается в более высокий. К уровням биоиндикации можно отнести: биохимические и физиологические реакции, анатомические и морфологические, поведенческие и биоритмические отклонения, флористические и фаунистические изменения в сообществе, ценотические и биогеоценотические изменения, а также изменения ландшафтов.

Среди последних можно назвать следующие: относительная быстрота проведения исследований, получение достаточно точных и воспроизводимых результатов, присутствие объектов, применяемых в биоиндикации в большом количестве и с однородными свойствами, а также диапазон погрешности по сравнению с иными методами тестирования не более 20%.

Ряд исследователей, работающих в этой области, предлагают разделить индикаторы на “индикаторы аккумуляции”, т.е. химического состава среды и “индикаторы активного мониторинга”, непосредственно используемые для наблюдений за состоянием окружающей среды (Богач и др., 1993).

Поскольку чувствительность разных организмов, используемых при биоиндикации, может существенно различаться по времени реакции на один и тот же фактор среды, выделяются следующие типы чувствительности биоиндикаторов (Биоиндикация загрязнений., 1988):

1 тип – биоиндикатор спустя определенное время после воздействия дает сильную одноразовую реакцию и тут же теряет чувствительность,

2 тип – внезапная и сильная реакция продолжается известное время, после чего резко исчезает,

3 тип – биоиндикатор реагирует с момента появления нарушающего воздействия с одинаковой интенсивностью в течение длительного времени,

4 тип – после немедленной сильной реакции наблюдается ее затухание, сначала быстрое, потом более медленное,

5 тип - при появлении нарушающего воздействия наступает реакция, интенсивно возрастающая до максимума, а после этого постепенно затухающая,

6 тип – реакция пятого типа неоднократно повторяется.

Понятие вида индикатора применяется в различных значениях. Учитывая признак и цель индикации, различают следующие группы биологических индикаторов (Spelenberg, 1991, цит. по Андреев и др., 1989).

Группа А. Экосистемные индикаторы.

Индикаторы предупреждения – чувствительные виды, в нетипичных для себя условиях быстро реагирующие на изменения.

Детекторы – виды, обитающие в основном в типичных для себя местах и проявляющие измеримый ответ на экосистемные изменения - снижение численности, изменение поведения или возрастной структуры.

Ключевые индикаторы - виды или группы видов, положение которых в экосистеме предопределяет прогноз в отношении ее жизнеспособности, устойчивости и направления развития.

Индикаторы обширной деградации – угрожаемые виды различных категорий. Вид оказывается под угрозой, когда поддерживающая его экосистема нарушается на обширной территории, а число угрожаемых видов растет вместе с числом таких экосистем

Группа Б. Факторные индикаторы.

Индикаторы пользователи – виды, поселяющиеся или увеличивающие присутствие при нарушении сообществ или загрязнении среды, растения рудералы или водные беспозвоночные, активно развивающиеся при загрязнении среды.

Аккумуляторы – виды, накапливающие загрязнители в теле (шляпочные грибы, лишайники)

Индикаторы опытов – виды, использующиеся в качестве лабораторных реагентов на загрязнение

Группа С. Индикаторы здоровья.

Объекты измерения асимметрии – виды, используемые для оценок уровня асимметрии морфологических признаков, связанного с уровнем воздействия комплекса неблагоприятных факторов, влияя и, возможно, на генотип.

Объекты измерения успешности роста - виды, размер (или вес) представителей которых отражает дефицит нормальных условий для развития, не связанный с колебаниями численности и внутривидовыми взаимодействиями.

К группе «А» относятся собственно индикаторы биологического разнообразия, а к группе «Б» - биологические индикаторы, с помощью которых оценивают какие-либо воздействия на экосистемы. Индикаторы группы «С» занимают промежуточное положение: по характеру влияния среды на виды-объекты измерения – эта группа ближе к биологическим индикаторам, однако среди этих видов есть представители 5-го типа, то есть находящиеся под угрозой.

Существует несколько классификаций видов-индикаторов, вот одна из них (Tucker, 2000):

Экологические индикаторы, обеспечивающие информацией об экологической среде по присутствию и/или численности видов и популяций.

Оценочные индикаторы, используемые для определения ценности территории с точки зрения охраны природы или качества местообитания, насколько с ним связана его природоохранная ценность.

Индикаторы исполнения, используемые для измерения того, насколько выполняются цели стратегий, планов, действия и проектов.

В число биоиндикаторов первой группы входят организмы, по динамике популяционных процессов которых оценивается экологическое состояние среды их обитания. Их относят к количественным биоиндикаторам. Наряду с ними есть

качественные биоиндикаторы, по присутствию или отсутствию которых также можно охарактеризовать экологическое состояние биоценоза (Неверова, Еремеева, 2006).

Если индикаторный вид быстро реагирует на изменения окружающей среды и эти реакции отличаются от нормы, он является чувствительным биоиндикатором. Если реакции биоиндикатора проявляются не сразу, а с течением времени, то такой индикатор называется аккумулятивным (Биоиндикация загрязнений..., 1988).

При проведении мониторинговых исследований наблюдаемые изменения различных показателей индикаторов необходимо соотносить друг с другом, либо с контролем. С этой целью были разработаны следующие стандарты (Stocker, 1991, цит. по Козлов, 1990):

I) 1. Сравнение с характеристиками объекта, находящегося вне зоны воздействия.

2. Сравнение с результатами эксперимента.

3. Сравнение с характеристиками объектов, полученными до начала воздействия.

4. Изучение градиента изменений одного и того же объекта.

II) 1. Установление корреляций с пространственно-временными изменениями факторов.

2. Установление экотонных объектов, испытывающих незначительное антропогенное влияние.

В зависимости от вида индикатора различают индикацию с использованием растений, животных, насекомых, микроорганизмов и т.д.

Анализ опубликованных работ показал, что в диагностике и мониторинге состояния различных элементов техногенных экосистем используются микробные комплексы в силу большого разнообразия их биохимических функций и высокой чувствительности к изменениям среды (Сорокин, 1993). Микроорганизмы могут быть использованы в качестве биоиндикаторов благодаря их потребности в специфических источниках питания, факторах роста и микроэлементах.

Достаточно хорошо изучены и апробированы методы фитоиндикации (Билатов и др. 1991). Разработаны ботанические, физиолого-биохимические, биофизические, популяционные и биогеоэценологические подходы и методы оценки влияния загрязнителей на растительность (Неверова, Еремеева, 2006).

Геоботаники обратили внимание на то, что фитоценозы, популяции (иногда отдельные виды растений) могут отражать режим ведущих экологических факторов (Shina et al., 1978).

Распространенным объектом биоиндикации атмосферного воздуха являются лишайники (Скирина, Качур, 1991; Шапиро, 1991).

Ряд исследователей в качестве биоиндикаторов антропогенного воздействия используют почвенную флору и фауну (Гиляров, 1983; Покаржевский, 1985; Викторов, 1991). Однако мир почвенных организмов огромен от простейших до крупных многоножек, поэтому выбор объектов среди населения почвы ограничен.

Маркелов А.В. с соавторами (1991) и другие исследователи (Чугунова, 1988; Марфенина, 1994) предлагают использовать в системе биомониторинга грибы. Отмечается, что грибы как существенный элемент экосистемы, могут использоваться в качестве средства биомониторинга состояния окружающей среды, отражающего изменения состава почвы, осадков и атмосферы.

Одним из важных объектов, которые можно использовать при мониторинге состояния среды, являются насекомые. Высокая специфичность некоторых реакций и наличие достоверной корреляции между уровнем воздействия и степенью проявления ответной реакции отдельных видов насекомых позволяет использовать их в качестве индикаторов состояния окружающей среды (Козлов, 1990). В настоящее время реакции насекомых изучены в основном на организменном, популяционно-видовом, в меньшей степени на биоэценологическом уровнях. Из насекомых-герпетобионтов хорошо реагируют на изменения условий среды обитания стафилиниды, жужелицы и муравьи (Неверова, Еремеева, 2006). Представители жесткокрылых – жужелицы способны накапливать многие металлы, при этом их концентрации значительно не отличаются в пределах отдельных родов и

сопоставимы с точностью применяемых методов, что дает возможность использовать как индикаторы всех представителей сем. Carabidae (Степанов и др., 1987).

Активно используются для контроля загрязнения наземных экосистем медоносные пчелы и продукты пчеловодства (Алексеицер и др., 1997). Показана способность пчел накапливать тяжелые металлы в меде, перге, и других продуктах (Смирнов и др., 2000). Наряду с достоинствами апимониторинг имеет некоторые недостатки: поступление загрязнителей в организм пчел и продукты пчеловодства происходит через нектар и пыльцу. В связи с этим необходимо точное определение ботанического и временного происхождения пыльцы и нектара (Экологический мониторинг..., 1995). Кроме перепончатокрылых в биоиндикационных исследованиях используются и представители отряда прямокрылых, чешуекрылых, двукрылых и жесткокрылых насекомых (Методические рекомендации..., 1991).

Согласно данным литературы наиболее распространены методы, основанные на изучении структурных и продукционных показателей населения насекомых. Слабо используются для индикации неметрические, морфометрические, физиологические, биохимические, цитогенетические характеристики насекомых, особенности их поведения (Неверова, Еремеева, 2006).

Накопленный к настоящему времени опыт изучения наземных и водных экосистем показывает, что и позвоночные животные могут использоваться в качестве биоиндикаторов состояния окружающей природной среды (Москвитина, 1995; Кошелева, 1997; Пястолова и др., 1996). Удобнее всего их использовать для неспецифической биоиндикации, когда регистрируется реакция организмов на комплекс факторов: pH среды, действие загрязнителей, изменение структуры биотопа и других (Кошелева, 1997). Требования, предъявляемые к данной группе организмов, несколько отличаются от таковых для беспозвоночных. Это связано с рядом причин, ограничивающих биоиндикационную роль наземных позвоночных животных.

В отечественной литературе предлагаются следующие критерии для позвоночных-биоиндикаторов:

- принадлежность к разным трофическим звеньям (поскольку степень концентрации веществ растет от автотрофов к гетеротрофам и крупным хищникам, целесообразно при индикации какого-либо загрязнения среды брать представителей разных звеньев);

- оседлость; широкий ареал распространения; сравнительно высокая эвритопность; принадлежность к естественным сообществам (синантропные виды часто весьма существенно отличаются по микроэлементному составу от степени загрязнения региона); простые методы добычи животных.

Учитывается также и тот факт, что численность вида должна обеспечивать достаточное количество материала для химических анализов. Считается также, что число видов-индикаторов для каждого региона должно быть ограничено. Среди позвоночных в качестве биоиндикаторов могут быть использованы связи с этим в лесной зоне следующие виды животных: европейский и алтайский крот, обыкновенная бурозубка, рыжая и красная полевки, бурый медведь, а также лось. Используются в качестве биоиндикаторов и птицы (Венгеров, 1996; Лебедева, 1997). С ухудшением экологических условий уменьшаются линейные размеры и объем птиц, снижается плотность рисунка, возрастает уровень внутрикладковой изменчивости параметров.

Однако, большинством исследователей не предлагается для целей аккумулятивной биоиндикации использование птиц, поскольку в большинстве своем они мигрируют либо перемещаются на большие расстояния и в разных направлениях в поисках корма, что не позволяет оценивать степень загрязнения среды с достаточно высокой надежностью.

Таким образом, в настоящее время поиск объектов для биоиндикации загрязнителей идет среди организмов всех уровней организации живой материи - от молекулярного до экосистемного.

Исследователи предлагают самые различные виды - биоиндикаторы: начиная от вирусов и микроорганизмов и заканчивая человеком. Использование биоиндикации с целью оценки изменения среды выдвигает ряд требований, соблюдение которых весьма необходимо для получения достоверных результатов.

Разработка методов биоиндикации на базе изучения состава и продуктивности водных биоценозов является основой диагностического мониторинга водоемов (Трифенова, 2007). В системе биологического контроля водных экосистем используются все группы водных организмов – бактерии, водоросли планктона и обростаний, планктонные и бентосные беспозвоночные, причем как сообщества в целом, так и отдельные виды.

В основу экологической индикации положены показатели: структура (пространственная, трофическая, половая, возрастная) популяций гидробионтов или присутствие в водоеме видов-индикаторов и их количественное соотношение (Гелетин, Будаева, 1993).

В научной литературе отмечается, что в экологической оценке состояния водных экосистем эффективным является метод микробной индикации (Верхозина, 2007; Стукова, 2007). Показано, что микроорганизмы являются хорошими индикаторами влияния антропогенных факторов на водные экосистемы.

Оценку экологического состояния водоемов и водотоков проводят также по составу индикаторных видов водорослей (Королевская, 2008; Eklund, 2005; Torrisi et al., 2006).

В литературе накоплен теоретический материал, посвященный разработке методов фитоиндикации с применением водных макрофитов, выявлены виды-индикаторы, указаны пределы выносливости водных макрофитов по отношению к абиотическим факторам среды.

Установлено, что экологические характеристики высших водных растений и их сообществ могут рассматриваться в качестве индикаторов, их можно применять в качестве показателей, характеризующих основные черты экологических режимов местообитаний (Токарь, 2007; Chatenet et al., 2006; Hauray et al., 2006; Lambert-Servien et al., 2006).

Уже многие годы в качестве организмов - биоиндикаторов и тест-объектов используются организмы планктона и перифитона (Семенченко, 1996; Hoerer et al., 1975). Исследования перифитона различных водоемов показали, что беспозвоночные обрастания могут использоваться при оценке качества вод, так как для сообществ зооперифитона характерна высокая плотность

организмов и большое количество видов, чувствительных к загрязнению. Планктонные организмы в водных экосистемах способны накапливать токсические вещества, в том числе и хлорорганические соединения, но вследствие малой продолжительности жизни планктон лучше характеризует локальное или новое загрязнение и менее пригоден для количественного анализа загрязнений при фоновом мониторинге (Экологический мониторинг..., 1995). Зоопланктон может быть использован при индикации степени загрязнения водоемов, прежде всего органическими веществами, особенно, когда сравниваются между собой разные водоемы или достаточно большие участки рек, крупных озер и водохранилищ (Крупа, 2007; Семенова, 2007).

Наиболее информативными показателями, отражающими экологическое состояние водоемов, являются численность видов-индикаторов эвтрофных условий, число структурообразующих видов, выделенных на основании функции рангового распределения по численности и биомассе. Для классификации качества воды используют показатели: числа видов, их обилия, доминирования, степени сходства видового состава на разных створах (Недосекин, Карташева, 2006).

Предложено также использовать в качестве биоиндикаторов антропогенного загрязнения вод отдельные виды паразитов рыб, высокоустойчивых к токсическому воздействию (Куперман, 1992; Румянцев, 1997).

С целью оценки качества водной среды рассчитываются также индексы сапробности на основе соотношения видов-индикаторов (Сазонова и др., 1997). Но принятая в настоящее время методика индикации вод по зоопланктону требует длительной, кропотливой оптической обработки проб и множества арифметических операций.

В целях биоиндикации перспективно использовать организмы зообентоса, т.к. вследствие аккумуляции токсикантов в придонных слоях воды и осадках антропогенному прессу наиболее подвержены малоподвижные или прикрепленные организмы (Мулатова, 2007; Семерной, 2007; Kostuk, Chow-Freser, 2006).

Для оценки степени загрязнения поверхностных водных объектов используют также систему индикаторов сапробности вод по организмам зообентоса (Мисейко и др., 2001; Булгаков, 2002).

По данным литературы, широкое применение находит метод оценки состояния водоемов по организмам макрозообентоса. Основным их преимуществом перед мелкими видами зообентоса является относительная простота отбора и идентификации. Длинные жизненные циклы позволяют получать результаты влияния регулярного или неустойчивого воздействия, т.е. исследовать во временном аспекте. Сидячий образ жизни позволяет проводить пространственный анализ влияния нарушений. Известны реакции многих видов на различного типа загрязнения (Бедова, Колупаев, 1998). Исследуя качественный и количественный состав макрозообентоса водоемов, используя различные индексы загрязнения, можно судить о качестве воды в природных источниках. Однако, несмотря на огромное количество преимуществ, есть и недостатки использования макрозообентоса в системе биомониторинга: факторы, воздействующие не прямым образом на качество воды, могут влиять на распределение и изобилие организмов. Сезонные колебания могут усложнять интерпретацию и сравнение данных. Явление дрефта может вносить существенный вклад в распределение организмов. Макрозообентос не чувствителен к некоторым нарушениям, типа болезнетворных организмов и некоторых загрязняющих веществ (Зинченко, 2006).

В качестве индикаторов загрязнения морских экосистем могут быть использованы - фораминиферы (Saraswat et al., 2004), губки (Sebrian et al., 2007), свободноживущие морские нематоды (Ходырев, 2006). Предложен экспресс-метод оценки качества морской среды с использованием в качестве биоиндикатора морского ежа (Жадан и др., 2007).

В пресноводных водоемах в качестве биоиндикаторов используются различные виды ракообразных (Шумакова, Лисун, 2005; Nunez-Nogueira et al., 2006; Ward, McCrohan, 2006; Harvey et al., 2008).

Среди организмов зообентоса в качестве биоиндикаторов часто используют моллюсков. Их повсеместное распространение (моллюски населяют все типы водоемов, на всех глубинах),

большая количественная представленность, малоподвижный образ жизни, большие фильтрационные возможности, способность накапливать загрязняющие вещества, простота добывания делают эту группу животных перспективной для проведения работ по биологическому мониторингу. О роли моллюсков как организмов-биоиндикаторов природных вод, подверженных антропогенной нагрузке, свидетельствуют результаты исследований многих ученых. (Бурдин, 1985; Цихон-Луканина, 1987; Карнаухов, 1988). В биоиндикационных исследованиях используются как водные, так и наземные моллюски (Есенин, Покаржевский, 1993, Зейферт, Хохуткин, 1995).

Среди позвоночных животных в качестве биоиндикаторов рассматриваются рыбы, амфибии, водоплавающие птицы. Они чувствительны к изменениям окружающей их среды, изменению химического состава воды и ее качества (Степанова, 1997; Спирина, Индирякова, 2005; Спирина, 2009; Романова, Спирина, 2007).

Таким образом, анализ источников литературы показал, что в целях биоиндикации исследователями предлагается широкий спектр организмов – гидробионтов. Отмечается перспективность использования в качестве биоиндикаторов организмов макрозообентоса, в сообществах которых малакофауна часто является доминирующим компонентом.

ГЛАВА 2. ИНФОРМАТИВНОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ, ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ПОПУЛЯЦИОННЫХ ХАРАКТЕРИСТИК МАЛАКОФАУНЫ В БИОИНДИКАЦИИ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ

2.1. Физические факторы загрязнения

Естественные электромагнитные поля, являясь постоянно действующим и необходимым экологическим фактором, имеют большое значение в жизнедеятельности всех организмов, в том числе и человека. Многие представители биологического мира способны реагировать на самые незначительные изменения геомагнитной обстановки (Lohmann, Johnsen, 2000).

Земной шар является естественным постоянным магнитом, вокруг которого существует магнитное поле. Магнитные силовые линии геомагнитного поля выходят из южного магнитного полюса и заканчиваются в северном, при этом магнитные полюса не совпадают с геодезическими полюсами.

Магнитное поле Земли в каждой точке характеризуется вектором напряженности H_T (рис. 1), совпадающим с касательной к магнитной силовой линии в сторону северного магнитного полюса. Величина вектора напряженности магнитного поля Земли составляет 0,5-0,6 эрстеда.

Для определения элементов земного магнетизма в точке O вектор H_T разлагается на составляющие в прямоугольной системе координат, ось OX которой направлена по касательной к истинному меридиану на север, ось OY – на восток, ось OZ – по местной вертикали вниз (рис. 1).

Проекция вектора H_T на горизонтальную плоскость XOY дает горизонтальную составляющую напряженности магнитного поля Земли H , а на вертикальную плоскость – вертикальную составляющую Z . Направление, совпадающее с вектором H , называется магнитным меридианом, а вертикальная плоскость Q – плоскостью магнитного меридиана.

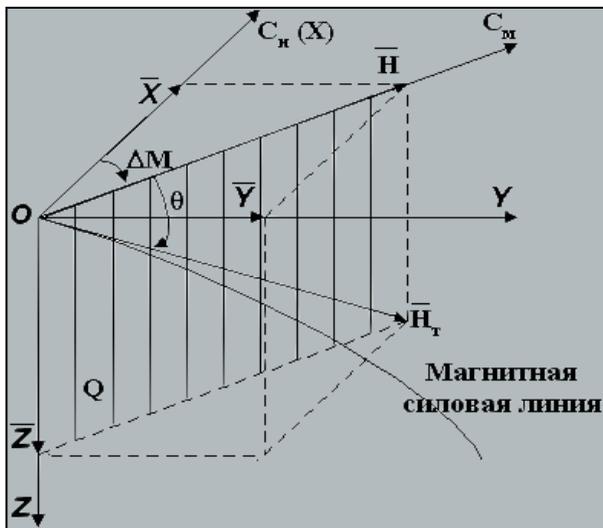


Рис. 1. составляющие земного магнетизма

Магнитное склонение отсчитывается от истинного меридиана и измеряется от 0° до 180° по ходу часовой стрелки со знаком «+», против – со знаком «-». В различных точках Земли магнитное склонение неодинаково как по величине, так и по знаку.

Угол между вектором H и вектором напряженности H_T называется магнитным наклонением θ . Угол θ изменяется от магнитного экватора к магнитным полюсам в пределах от 0° до $+90^\circ$. В Северном полушарии $\theta > 0$, в южном $\theta < 0$.

Горизонтальная и вертикальная составляющие рассчитываются по формулам:

$$H = H_T \cos\theta$$

$$Z = H_T \sin\theta$$

Магнитное склонение, наклонение, горизонтальная и вертикальная составляющие вектора напряженности магнитного поля Земли являются элементами земного магнетизма.

Магнитные вариации – непрерывные изменения магнитного поля Земли во времени. Магнитные вариации характеризуются отклонением составляющих геомагнитного поля (горизонтальной

H, вертикальной Z и магнитного склонения Y) от среднего значения в месте наблюдений. В экваториальных областях среднее значение полной напряжённости земного магнитного поля составляет 0,42 эрстед, к полюсам оно увеличивается и достигает 0,70 эрстед. Приборы, измеряющие вариации H, Z и Y, называются магнитными вариометрами. Величина и форма магнитных вариаций зависит от широты места наблюдений, времени года и солнечной активности.

В наших исследованиях оценка электромагнитного фона проводилась по параметрам геомагнитного поля вдоль береговой черты реки Свияги. Измеряли вариации трех составляющих вектора магнитной индукции поля Земли (X-comp, Y-comp, Z-comp) с помощью магнитометра MF-03-P. Оценку уровня геомагнитного фона проводили по амплитудам вариаций составляющих ГМП.

Для измерения параметров геомагнитного поля был использован лицензированный магнитометр MF-03-г, разработанный ООО «Импеданс» в 2003 году.

При измерениях использовалась методика лицензированная Институтом земного магнетизма, ионосферы и распространения радиоволн им. Н.В. Пушкова (ИЗМИРАН).

Геомагнитный фон оценивался по амплитудам вариаций геомагнитного поля (ГМП) (табл. 1). Магнитное поле считается возмущенным, если на временной базе в 1-2 минуты его амплитуда изменяется более чем на 5-10 нТл.

Таблица 1. Оценочные параметры геомагнитного фона

№	Амплитуда вариации ГМП, нТл	Характеристика
1	<5-10	Спокойное поле
2	10±145	Слабое возмущение
3	146±240	Среднее возмущение
4	241±360	Буря
5	>360	Очень большая буря

Всего было произведено 150 измерений вариаций геомагнитного поля. Измерения каждой составляющей

геомагнитного поля проводили ежедневно в одно и то же время суток.

Нами были проведены исследования геомагнитного фона в городских и пригородных биотопах реки Свияги, принципиально отличающихся количеством источников техногенных электромагнитных полей, способных воздействовать на составляющие геомагнитного поля Земли (ГМП).

Результаты наших исследований показали, что в пригородной зоне значения вариаций ГМП по трем компонентам не превышали 50 нТл. Средние значения отдельных компонент составили: для X-comp - $9 \pm 1,28$ нТл и $12 \pm 0,73$ нТл, для Y- $5 \pm 1,45$ нТл и $11 \pm 1,78$ нТл, для Z - $35 \pm 5,2$ нТл и $30 \pm 3,75$ нТл в биотопах 1 и 4 соответственно (рис. 2).

В городских биотопах средние вариации отдельных компонент составили: для X-comp - $322 \pm 12,2$ нТл и $305 \pm 14,3$ нТл, для Y-comp - $315 \pm 9,68$ нТл и $278 \pm 8,3$ нТл, для Z-comp - $472 \pm 16,4$ нТл и $398 \pm 15,5$ нТл в биотопах 2 и 3 соответственно (рис. 2).

Полные нами результаты позволяют охарактеризовать геомагнитный фон в пригородной зоне как слабо возмущенный, а в городской – как сильно возмущенный.

Результаты исследований показали, что вариации компонент геомагнитного поля были в городской зоне достоверно выше по сравнению с биотопами, расположенными в пригородной зоне. Превышения амплитуд вариаций компонент ГМП, по сравнению с пригородными экотопами, составили: по x-comp в 28 раз, по y-comp в 31 раз, по z-comp в 14,5 раз. Наибольшие средние значения вариаций геомагнитного поля во всех экотопах были отмечены для Z-comp (рис.2).

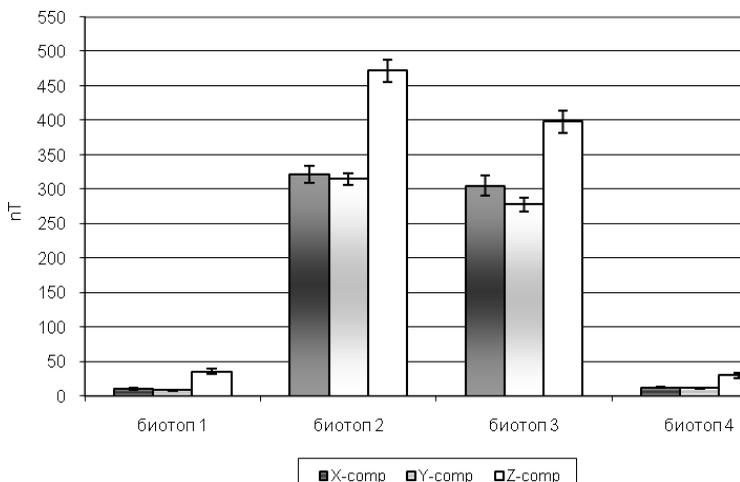


Рис. 2. Вариации составляющих ГМП в экотопах с разным уровнем влияния техногенных магнитных полей

Наиболее высокие вариации были характерны для Z-comp и достигали величины 850 нТл (рис. 4, 5) в пределах городской черты, по сравнению с пригородной зоной, где уровень не превышал 50 нТл (рис. 3, 6). Полученные результаты свидетельствуют, что геомагнитное загрязнение в большей степени реализуется через Z-составляющую. В норме, в дни со спокойной геомагнитной обстановкой вариации ГМП лежат в пределах 0,01-20 нТл.

Рисунки 3-6 иллюстрируют вариации Z компоненты геомагнитного поля.

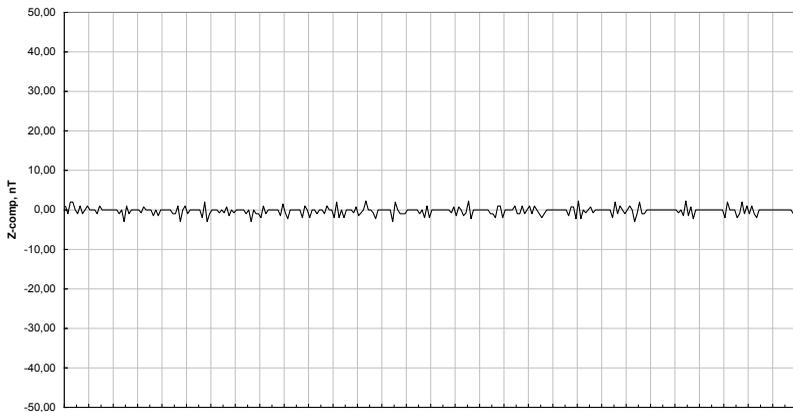


Рис. 3. Вариации Z составляющей геомагнитного поля в верхнем течении реки

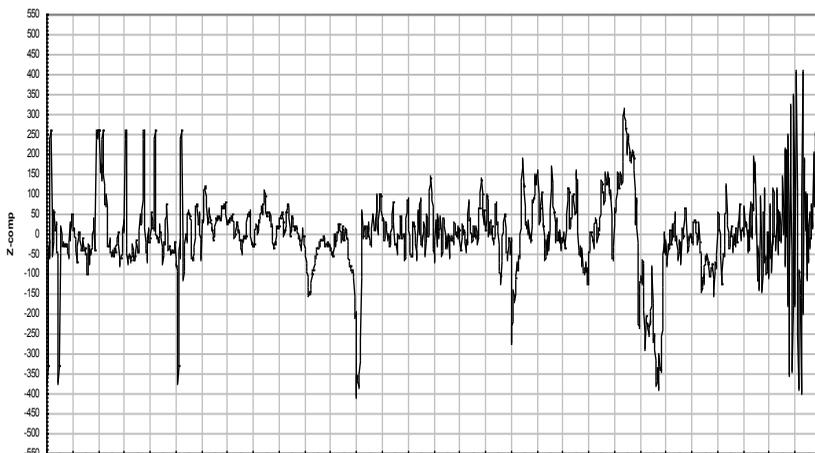


Рис. 4. Вариации геомагнитного поля в городском экотопе 2

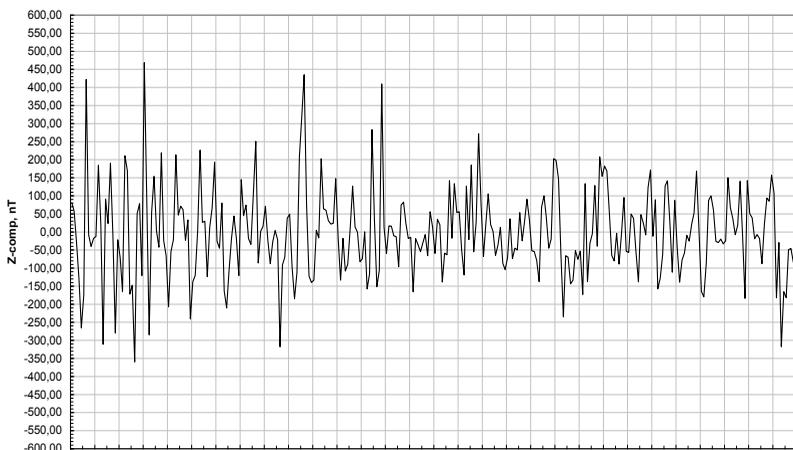


Рис. 5. Вариации геомагнитного поля в городском экотопе 3

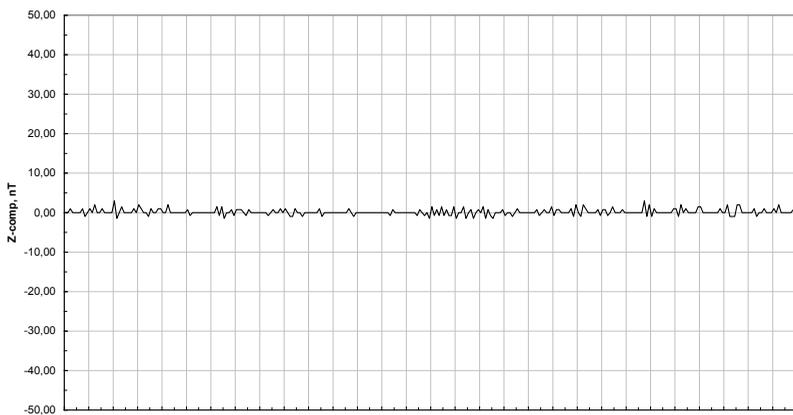


Рис. 6. Вариации геомагнитного поля в нижнем течении реки (экотоп 4)

Выявленные превышения амплитуд вариаций ГМП в городских биотопах можно объяснить наличием большого количества источников техногенных электромагнитных полей, локализованных в городе, влияющих на параметры естественного геомагнитного поля. На деле это реализуется в резко

возрастающих амплитудах вариаций составляющих геомагнитного поля.

К числу мощных источников техногенного электромагнитного излучения, загрязняющего окружающую среду, относят линии электропередач (ЛЭП), антенны сотовой связи, электротранспорт и др. Техногенные электромагнитные поля (ЭМП) вместе с естественными электромагнитными полями создают сложную и динамичную электромагнитную обстановку на территории города.

По мнению исследователей (Дмитриев и др., 1995), современные города являются крупными геофизическими аномалиями, в которых вынуждены существовать и человек и животные.

Особое беспокойство научного сообщества (Дмитриев и др., 1995), вызывает техногенное воздействие на магнитное поле Земли.

Жизнь на Земле во все геологические периоды протекала в условиях относительно слабых ЭМП и только современная техногенная цивилизация резко изменила ситуацию. Формирование мегаполисов, концентрация промышленности, появление мощных промышленных узлов и промышленных зон привело к ситуации, при которой суммарная напряженность ЭМП в различных точках земной поверхности в результате воздействия техногенных ЭМП увеличилась, по сравнению с естественным фоном, в 100-10 000 раз (Тясто, Птицына, 1995).

Проживание человека в местах с сильным электромагнитным фоном представляет для него серьезную опасность, поскольку электромагнитные поля обладают выраженной биологической активностью. Они негативно влияют на биосистемы, на наследственный аппарат, нервную, и иммунную системы, снижают адаптационную пластичность вида (Пресман, 1968).

Следует отметить, что вариации фоновых электромагнитных полей среды обитания имеют особое значение для живых существ (Темурьянц и др., 1992). Возмущенные вариации, в силу своего беспорядочного характера, с непрерывно изменяющимися периодами, амплитудами и фазами особенно негативно воздействуют на жизненные процессы биоты.

Полученные нами результаты свидетельствуют, что в городской черте уровень геомагнитного загрязнения многократно превышает допустимые нормы и является фактором риска для человека и животных. Геомагнитные поля за пределами города, как показали результаты наших исследований, относятся к категории слабо возмущенных и не представляют опасности для животных и человека.

2.2. Химические загрязнители

Приоритетными загрязняющими веществами в водоемах Ульяновской области традиционно являются нефтепродукты, нитриты, СПАВ и тяжелые металлы (Государственный доклад., 2013).

Поэтому наши исследования химических поллютантов включали: тяжелые металлы, нефтепродукты, нитриты, СПАВ, а также интегральный показатель загрязнения (БПК₅).

Отбор проб осуществляли ежемесячно в летний период в поверхностном слое воды и донных отложениях в соответствии с установленными стандартами (ГОСТ 17.1.5.01-80; ГОСТ 51592-2000). Под поверхностным слоем воды подразумевают слой на глубине не ниже 0,5 м. В каждом из биотопов отбирали по три пробы воды и донных отложений, исследования поллютантов проводили в трех повторностях. В общей сложности было исследовано свыше двухсот проб воды и донных отложений. В образцах определяли содержание тяжелых металлов: цинка, меди, свинца, кадмия, никеля, хрома и ртути.

Химический анализ воды проводили по стандартным методикам: нефтепродукты - МУК 4.1 068-96.В, нитриты – ПНД Ф 14.1:2.4.-95, СПАВ – РД 52.24.368-95, БПК₅ – ПНД Ф 14.1:3:4.123-97.

БПК₅ - биохимическое потребление кислорода определяется количеством кислорода в мг/л, которое требуется для окисления находящихся в воде углеродсодержащих органических веществ в аэробных условиях (ПНДФ 14.12:3:4.123-97). Метод определения БПК₅ основан на способности микроорганизмов потреблять растворенный кислород при биохимическом окислении органических и неорганических веществ в воде.

БПК₅ – это биохимическое потребление кислорода, то есть количество кислорода, израсходованное за определенное время (за 5 суток - БПК₅) в аэробных условиях на окисление органических веществ, содержащихся в единице объема воды. Как правило, в течение 5 суток при нормальных условиях происходит окисление до 70% легкоокисляющихся органических веществ. Показатель БПК₅ использовался нами как интегральный показатель в оценке загрязнения водной среды (табл. 2).

Качество воды оценивали, ориентируясь на предельно допустимые концентрации загрязняющих веществ, установленных для водоемов рыбохозяйственного водопользования (Перечень..., 1999) и хозяйственно-питьевого и культурно-бытового назначения (СанПиН 2.1.5.980-00, ГН 2.1.5.1315-03). Оценку загрязнения донных отложений проводили путем сравнения полученных данных с ПДК загрязняющих веществ в почве. Исследования воды по показателю БПК₅ проводили в «Центре гигиены и эпидемиологии в Ульяновской области».

Таблица 2. Величины БПК₅ в водоемах с различной степенью загрязненности (Косов, Иванов, 1995, с изм.)

Степень загрязнения (классы водоемов)	БПК ₅ , мг О ₂ /дм ³
Очень чистые (ксеносапробная зона)	0,5–1,0
Чистые (олигосапробная зона)	1,1–1,9
Умеренно загрязненные (β-мезосапробная зона)	2,0–2,9
Загрязненные (α-мезосапробная зона)	3,0–3,9
Грязные (полисапробная зона)	4,0–10,0
Очень грязные (гиперсапробная зона)	10,0

В ходе исследования нами был проведен химический анализ проб воды из городских и пригородных биотопов г. Ульяновска на содержание нефтепродуктов, СПАВ и нитритов (рис. 7-9).

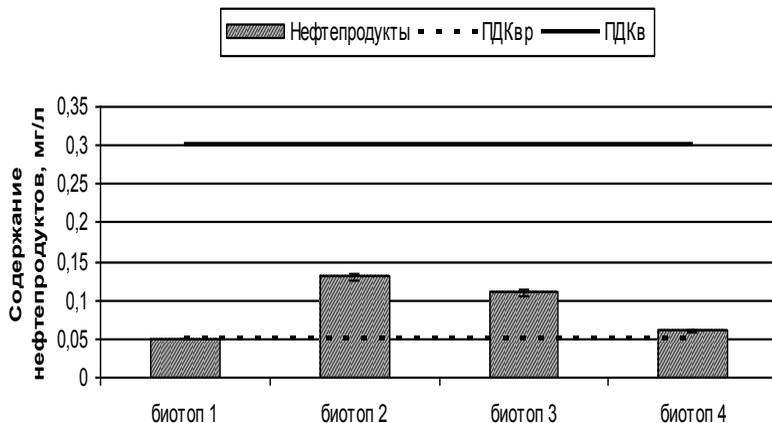


Рис. 7. Загрязнение водной среды нефтепродуктами городских и пригородных биотопов г. Ульяновска

По результатам наших исследований содержание нефтепродуктов и нитритов не превышало норм ПДК, установленных для водоемов хозяйственно-питьевого назначения, однако было выше нормативов, установленных для рыбохозяйственных водоемов (рис. 7). Уровень СПАВ в городских и пригородных биотопах не превышал установленных нормативов (рис. 8).

По результатам химического исследования воды содержание нефтепродуктов было достоверно выше в черте города, по сравнению с пригородными биотопами, и составило 2,6 ПДКвр в биотопе 2 и 2,2 ПДКвр в биотопе 3. В биотопе 1, расположенном выше по течению реки от города, качество воды по нефтепродуктам было в пределах ПДК (0,05 мг/л). В пригородном биотопе ниже по течению реки составило 1,1 ПДК.

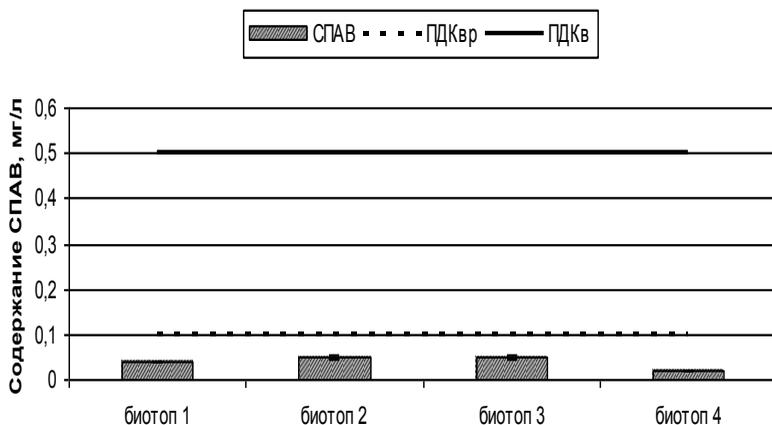


Рис. 8. Загрязнение водной среды СПАВ городских и пригородных биотопов г. Ульяновска

Предельно допустимые концентрации СПАВ в водоемах составляют 0,1 ПДКвр и 0,5 ПДКв. Уровень СПАВ не превышал установленных нормативов, но его концентрация в городской черте была достоверно выше, чем в пригороде.

В водные объекты СПАВ поступают в значительных количествах с хозяйственно-бытовыми (использование синтетических моющих средств в быту) и промышленными сточными водами (текстильная, нефтяная, химическая промышленность, производство синтетических каучуков), а также со стоком с полей.

ПДК нитритов в воде составляет 0,02 мг/л для водоемов рыбохозяйственного водопользования и 1 мг/л для водоемов хозяйственно-питьевого и культурно-бытового назначения (рис. 9).

По результатам наших исследований содержание нитритов в воде превышало нормативы ПДКвр и в городской черте и в пригородной зоне. В биотопах выше городской черты содержание нитритов составило – 2,5 ПДКвр, в биотопах центральной части города составило 2–5 ПДКвр, в биотопах на выходе из города 3–4,5 ПДКвр, в биотопах, расположенных в нижнем течении реки за пределами городской черты - 4–3,5 ПДКвр (табл. 3). В итоге,

следует отметить, что наиболее высокое содержание нитритов было отмечено в пресноводных биотопах городской черты.

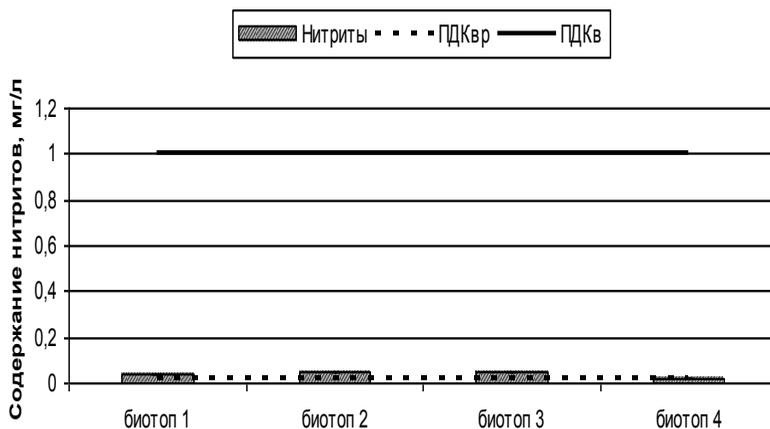


Рис. 9. Загрязнение водной среды нитритами городских и пригородных биотопов г. Ульяновска

Соли азотной кислоты (нитриты) представляют собой продукты окисления аммиака под влиянием микроорганизмов в процессе нитрификации. Содержание нитратов выше 0,002 мг/л, свидетельствует о частично прошедшей трансформации азотистых соединений из одних форм в другие (Никаноров, 1989).

К числу приоритетных загрязняющих веществ в водоемах Ульяновской области относятся и тяжелые металлы, наблюдения за которыми обязательны во всех средах (Государственный доклад..., 2007-2013 гг.).

Тяжелые металлы оказывают наибольшее влияние на качество природных вод, относятся к консервативным загрязняющим веществам, которые не разлагаются в природных водах, а только меняют формы своего существования (Дабахов и др., 2005).

Основными источниками поступления тяжелых металлов в водоемы являются промышленные, городские и бытовые стоки,

естественная эрозия, стоки почв, металлопроизводства. При попадании в объекты окружающей среды, накапливаясь, тяжелые металлы ведут себя как экотоксиканты, негативно воздействуя и на отдельные организмы и на экосистему в целом.

Среди загрязнителей экосистем тяжелые металлы относятся к числу важнейших. В значительной мере это связано с биологической активностью многих из них. Многие тяжелые металлы замедляют процессы биохимического окисления органических веществ, снижая самоочищающую способность водотока. Воздействие тяжелых металлов на организм человека и животных зависит от природы металла, типа соединения, в котором он существует в природной среде, а также его концентрации. Многие тяжелые металлы проявляют выраженные комплексообразующие свойства. Так, в водных средах ионы этих металлов гидратированы и способны образовывать различные гидроксокомплексы, состав которых зависит от кислотности раствора. Если в растворе присутствуют какие-либо анионы или молекулы органических соединений, то ионы этих металлов образуют разнообразные комплексы различного строения и устойчивости.

В ряду тяжелых металлов выделяют биогенные элементы, которые необходимы для организма человека и других живых организмов. Другие тяжелые металлы вызывают противоположный эффект и, попадая в живой организм, приводят к его отравлению или гибели. Эти металлы относят к классу ксенобиотиков, то есть чуждых живому. Среди металлов-токсикантов выделена приоритетная группа наиболее опасных для здоровья человека и животных (Бингам и др., 1993). К ним относятся тяжелые металлы: цинк, медь, свинец, кадмий, никель и хром. Из них наиболее токсичны: свинец, кадмий и хром.

Представители пресноводной малакофауны обитают преимущественно, в донных отложениях. Мы исследовали содержание цинка, меди, свинца, кадмия, никеля и хрома в пробах воды и в донных отложениях, поскольку моллюски являются преимущественно донными организмами. Донные отложения водоемов являются накопителями тяжелых металлов, поэтому содержание в них тяжелых металлов на несколько порядков превышает их концентрацию в воде. Благодаря сорбционным

процессам происходит очищение воды от соединений тяжелых металлов. Однако, в определенных условиях (изменение pH, наличие разнообразных комплексообразующих веществ), происходит десорбция металлов и их переход в растворенном состоянии в толщу воды из донных отложений, которые превращаются в источники вторичного загрязнения водных объектов (Мур, Рамамурти, 1987).

Во всех исследованных биотопах р.Свияга содержание цинка в пробах воды не превышало ПДКв (1 мг/л), но было значительно выше ПДКвр (0,01 мг/л) (рис. 10). Наибольшее содержание цинка в воде было выявлено в биотопах городской черты, где его концентрация составляла $0,72 \pm 0,05$ мг/л и $0,70 \pm 0,02$ мг/л соответственно. В биотопах пригородной зоны содержание цинка в воде было ниже и составляло соответственно $0,44 \pm 0,03$ мг/л в верхнем течении реки и $0,59 \pm 0,02$ мг/л в нижнем течении реки за городом.

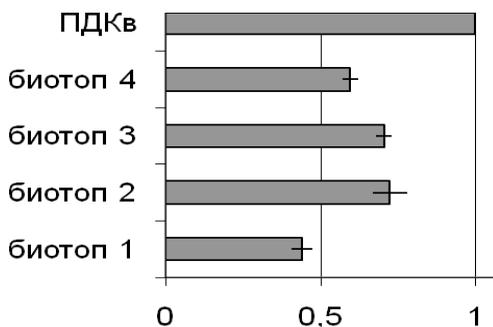


Рис. 10. Содержание цинка в воде (мг/л)

В донных отложениях наибольшее содержание цинка было обнаружено в загородных биотопах нижнего течения реки ($21,90 \pm 1,13$ мг/кг), минимальное – в биотопах верхнего течения на входе реки в город ($14,93 \pm 0,85$ мг/кг) (рис. 11), т.е. наблюдалась тенденция увеличения содержания цинка в донных отложениях по течению реки.

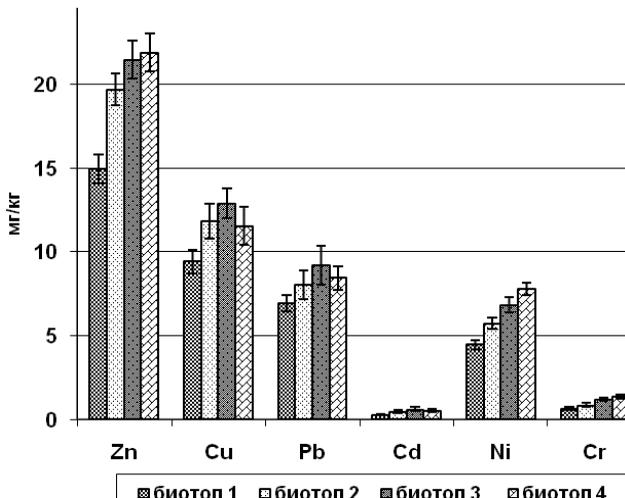


Рис. 11. Содержание тяжелых металлов в донных отложениях

Если провести сравнение содержания цинка в донных отложениях с предельно допустимыми концентрациями тяжелых металлов в почвах (Перевозников, 2007), можно заключить, что содержание цинка не превышало установленного норматива (24,2 мг/кг) во всех исследованных биотопах. Сравнительный анализ содержания тяжелых металлов в воде и донных отложениях (табл. 3) показал, что содержание цинка в донных отложениях многократно (в среднем в 32,8 раза) превышало его содержание в воде.

Таблица 3. Содержание тяжелых металлов (ТМ) в воде и донных отложениях (ДО)

Тяжелые металлы	Биотоп 1		Биотоп 2		Биотоп 3		Биотоп 4	
	Вода мг/дм ³	ДО мг/кг						
Zn	0,44± 0,03	14,93± 0,85	0,72± 0,06	19,70± 0,96	0,70± 0,03	21,47± 1,12	0,59± 0,03	21,90± 1,13
Cu	0,722± 0,003	9,43± 0,75	0,44± 0,02	11,83± 1,03	0,35± 0,02	12,90± 0,90	0,280± 0,015	11,55± 1,15

Pb	0,070± 0,004	6,93± 0,71	0,180± 0,006	8,03± 0,86	0,140± 0,004	9,20± 1,15	0,100± 0,003	8,85± 0,80
Cd	0,002± 0,0002	0,27± 0,04	0,006± 0,0002	0,45± 0,09	0,005± 0,0002	0,60± 0,12	0,004± 0,0003	0,52± 0,10
Ni	0,130± 0,004	4,47± 0,27	0,231± 0,008	5,72± 0,33	0,290± 0,010	6,83± 0,44	0,210± 0,005	7,80± 0,38
Cr	0,021± 0,001	0,65± 0,03	0,039± 0,002	0,85± 0,09	0,033± 0,002	1,21± 0,10	0,027± 0,002	1,35± 0,06

Цинк в воде существует главным образом в ионной форме или в форме минеральных и органических комплексов, иногда встречается в нерастворимых формах. Многие соединения цинка являются токсичными, прежде всего его сульфаты и хлориды, в тоже время цинк относится к числу активных микроэлементов, влияющих на рост и нормальное развитие организмов.

В водные объекты цинк попадает в результате разрушения и вымывания горных пород и минералов (сфалерит, цинкит, госларит, смитсонит, каламин), а также со сточными водами предприятий (Мур, Рамамурти, 1987). По данным Государственного комитета по охране окружающей среды Ульяновской области (Государственный доклад., 2007), источниками поступления цинка в реку Свияга являются городские ливневые и канализационные стоки, а также предприятия энергетики.

По результатам наших исследований содержание меди в пробах воды р.Свияга составило в пригородных биотопах верхнего течения реки – 0,22±0,03 мг/л, в биотопах городской черты - 0,45±0,02 мг/л и 0,35±0,02 мг/л, в биотопах нижнего течения реки, за городом 0,28±0,01 мг/л (рис. 12), что ниже ПДКв (1 мг/л), но значительно превышает ПДКвр (0,001 мг/л).

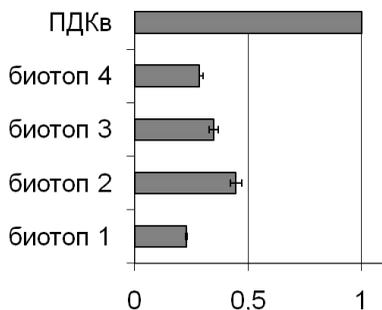


Рис. 12. Содержание меди в воде (мг/л)

Полученные нами результаты свидетельствуют о том, что в биотопах городской черты содержание меди достоверно выше, чем в пригородных.

Исследование донных отложений на содержания меди (рис.12) показало, что наименьший уровень меди был выявлен в биотопах верхнего течения реки до городской черты - $9,43 \pm 0,71$ мг/кг, наиболее высокий уровень обнаруживался в биотопах городской черты $11,83 \pm 1,03$ мг/кг и $12,90 \pm 0,9$ мг/кг соответственно. Содержание меди в донных отложениях не превышало предельно допустимых концентраций, установленных для почв (ПДКп=11,2 мг/кг).

В целом, содержание меди в донных отложениях было в 35,4 раза выше по сравнению с ее содержанием в воде. Этот факт еще раз подтверждает, что донные отложения аккумулируют тяжелые металлы. Медь является одним из важнейших микроэлементов. Физиологическая активность меди связана, главным образом, с включением ее в состав активных центров окислительно-восстановительных ферментов (Никаноров, Жулидов, 1991).

Естественными источниками поступления меди в подземные воды являются горные породы, содержащие медь (халькопирит, халькозин, ковеллин, борнит, малахит, аурит, хризаколла, бротантин). Антропогенное загрязнение медью водных объектов происходит в результате коррозии медных трубопроводов и других сооружений, используемых в системах водоснабжения, а

также за счет поступления сточных вод предприятий химической промышленности, альдегидных реагентов, используемых для уничтожения водорослей. Загрязнение вод и донных отложений медью характерно для водотоков, которые пересекаются с автомобильными дорогами (Мур, Рамамурти, 1987).

В воду р. Свяга медь может поступать в результате коррозии трубопроводов, с городскими ливневыми и канализационными стоками, стоками предприятий машиностроения и энергетики.

На следующем этапе работы исследовалось содержание свинца в воде и донных отложениях биотопов реки Свяги. В воде ПДКв свинца составляют 0,03 мг/л. Результаты наших исследований показали, что содержание свинца было превышено по всему течению реки Свяги, но отличалось по содержанию. В верхнем течении реки до городской черты уровень свинца превышал ПДКв в 2,5 раза, в биотопах городской черты содержание свинца было еще более высоким и составило в центре города - 6 ПДКв, а на выходе из города - 4,7 ПДКв. В биотопах нижнего течения реки за городской чертой содержание свинца снижалось, но незначительно и составило 3,6 ПДКв (рис. 13).

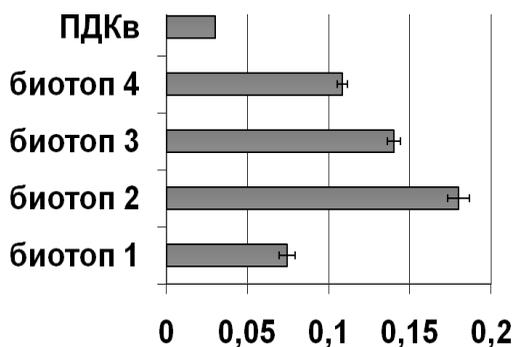


Рис. 13. Содержание свинца в воде (мг/л)

Результаты нашего исследования показали, что наиболее высокий уровень свинца в водных экотопах реки Свяги

характерен для городской черты, это объясняется мощной транспортной нагрузкой на магистрали города.

Предельно допустимая концентрация свинца в воде составляет 0,3 мг/л для водоемов хозяйственно-питьевого назначения и 0,01 мг/л для водоемов рыбохозяйственного водопользования.

Сравнительный анализ содержания свинца в воде и донных отложениях показал, что в донных отложениях его содержание в 33,5 раза выше по сравнению с водой. Но, если оценивать содержание свинца в донных отложениях по нормативам, разработанным для почв, где ПДКп составляет 11,2 мг/кг, то в донных отложениях Свяги уровень свинца не превышает нормы. Возникает закономерный вопрос, насколько справедливо использовать такое сравнение. Широко известно, что свинец один из наиболее токсичных элементов. Биологическая опасность свинца определяется не только его высокой токсичностью, но и способностью проникая в организм, накапливаться в нем и проявлять политропный эффект. Соединения свинца также обладают мутагенными свойствами (Дабахов и др., 2005).

Естественными факторами поступления свинца в воду являются процессы растворения эндогенных (галенит) и экзогенных (англезит, церуссит и др.) минералов (Мур, Рамамурти, 1987). Но, наиболее существенные источники свинца в водных экосистемах антропогенного происхождения: выбросы автомобилей, ливневые стоки с городских территорий, промышленные сточные воды, особенно химического производства. Значительное повышение содержания свинца в поверхностных водах связано со сжиганием углей, применением тетраэтилсвинца в качестве антидетонатора в моторном топливе. В природные воды кадмий также поступает при выщелачивании полиметаллических и медных руд (Мур, Рамамурти, 1987). Соединения кадмия выносятся в поверхностные воды со сточными водами свинцово-цинковых заводов, рудообогатительных фабрик, химических предприятий, гальванического производства, а также с шахтными водами.

Основными источниками поступления свинца в реку Свягу являются городские ливневые и канализационные стоки,

автотранспорт и сточные воды предприятий машиностроения (Государственный доклад..., 2007, 2013).

Исследование содержания кадмия в биотопах Свяги многократно превышало ПДКв (0,001 мг/л) и ПДКвр (0,0005 мг/л) во всех пробах (рис. 14).

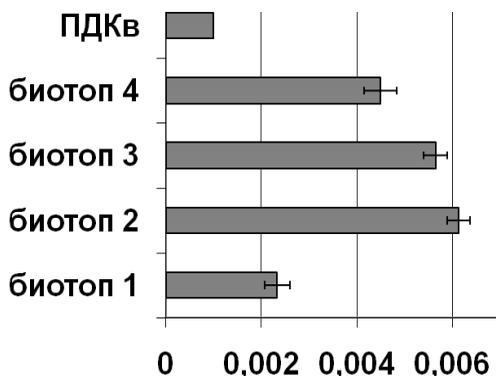


Рис. 14. Содержание кадмия в воде (мг/л)

Наименее загрязненными кадмием были биотопы верхнего течения реки до пределов городской черты – $0,002 \pm 0,0002$ мг/л, в биотопах центральной части города был наиболее высоким и составил – $0,006 \pm 0,0005$ мг/л, в биотопах на выходе из города, вниз по течению этот уровень был чуть ниже - $0,005 \pm 0,0003$ мг/л. В нижнем течении реки за пределами города уровень кадмия составил $0,004 \pm 0,0003$ мг/л.

Если соотнести полученные нами результаты с ПДКв, - необходимо отметить, что в биотопах городской черты содержание кадмия было на уровне 6,1 ПДКв - 5,6 ПДКв соответственно. За пределами городской черты как в верхнем течении реки, так и за городом уровень кадмия превышал ПДКв соответственно 2,3 и 4,5 раза.

Содержание кадмия в донных отложениях реки Свяги во всех пробах превышало ПДК. В биотопах верхнего течения реки кадмий в донных отложениях составлял $0,27 \pm 0,04$ мг/кг, в биотопах

городской черты $0,45 \pm 0,01$ мг/кг и $0,60 \pm 0,12$ мг/кг соответственно, за пределами города в нижнем течении реки $0,52 \pm 0,09$ мг/кг.

Если сравнивать содержание кадмия в донных отложениях с нормативами для почв, где ПДКп=0,43 мг/кг, то в этот норматив вписываются только биотопы верхнего течения реки, до городской черты.

Проведенный нами сравнительный анализ содержания кадмия в воде и донных отложениях показал, что в донных отложениях его содержание было выше в 50 раз. Известно, что снижение концентрации растворенных соединений кадмия в воде происходит за счет процессов сорбции, выпадения в осадок гидроксида и карбоната кадмия. Наши результаты показывают, что кадмий, попадающий в водную среду, накапливается в донных отложениях из года в год, делая их все более токсичными для всего живого.

Соединения кадмия из донных отложений в дальнейшем сначала поступают по пищевым цепям в водные организмы, которыми, в свою очередь, питается наземная фауна, возвращая их вновь в почву. Так происходит круговорот этого токсичного элемента.

Соединения кадмия являются канцерогенами и обладают иммунотоксическим действием (Дабахов и др., 2005). Кадмий вызывает боли в мышцах, нарушает работу органов, накапливается в печени и почках. Кадмий взаимодействует с костными тканями, вымывая из них кальций, это деформирует скелет и приводит к переломам костей. Кадмий также выступает антагонистом меди, селена и цинка, которые стимулируют клеточный и гуморальный иммунитет.

В экологических условиях Ульяновской области повышенное содержание кадмия в воде может быть вызвано процессами выщелачивания почв (Красильникова, 2007). Свой вклад в загрязнение водных объектов кадмием вносят городские ливневые и канализационные стоки, отстойники кожевенного комбината, предприятия энергетики. Отмечается, что ливневые стоки правобережной части города и ряда предприятий без очистки отводятся в р.Свияга (Государственный доклад, 2007, 2013).

Результаты исследования содержания никеля в воде показали превышение ПДК этого элемента ПДКв (0,1 мг/л) и ПДКвр (0,01 мг/л) во всех биотопах: в биотопах верхнего течения реки – в 1,4, в городских биотопах центра города в 2,3, в биотопах на выходе из города в 2,9, в биотопах нижнего течения реки, за пределами городской черты - в 2,1 раза (рис. 15). По никелю превышение ПДК городских биотопах выражено значительно сильнее, чем в пригородных.

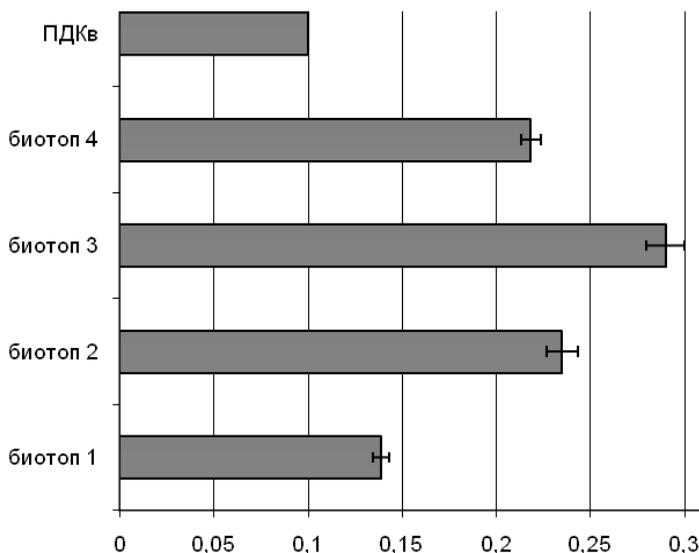


Рис. 15. Содержание никеля в воде (мг/л)

Содержание никеля в донных отложениях реки в пригородных биотопах верхнего течения составляло - $4,47 \pm 0,27$ мг/кг; в городских соответственно $5,72 \pm 0,33$ мг/кг и $6,83 \pm 0,44$ мг/кг, в загородных биотопах нижнего течения - $7,8 \pm 0,38$ мг/кг. По результатам наших исследований уровень никеля в донных отложениях четко возрастает по течению реки в направлении от биотопов верхнего течения к нижнему за пределами городской черты. Если сравнивать уровень никеля в

донных отложениях с почвенными ПДКп, то его содержание не превышало норм ПДКп - 035,3 мг/кг по всему течению реки.

Содержание никеля в донных отложениях превышало его содержание в воде примерно в 29,6 раза (табл. 3). Свободные ионы никеля обладают мутагенными, канцерогенными и токсическими свойствами (Дабахов и др., 2005). Как и другие тяжелые металлы, он способен реагировать с биологически важными молекулами, включая белки и ДНК.

По данным литературных источников (Красильникова, 2007) присутствие никеля в воде обусловлено, прежде всего, составом пород, через которые она проходит. Повышенное содержание обнаруживается в местах месторождений сульфидных медно-никелевых руд. В воду никель попадает из почв и из растительных и живых организмов при их распаде.

Согласно данным ежегодного государственного мониторинга водных объектов Ульяновской области источниками поступления никеля в р.Свияга являются сточные воды предприятий энергетики, машиностроения, приборостроения и городские ливневые канализационные стоки (Государственный доклад., 2007, 2013).

Следующим загрязнителем реки Свияги являлся хром. По результатам наших исследований, наиболее высокий уровень хрома в пробах воды р.Свияга был характерен для городских биотопов. В биотопах центральной части города содержание Cr составило $0,040 \pm 0,002$ мг/л, а на выходе из города - $0,033 \pm 0,002$ мг/л). В пригородных биотопах верхнего течения реки уровень Cr составил $0,021 \pm 0,001$ мг/л, а ниже города - $0,027 \pm 0,002$ мг/л (рис. 16). Требованиям ПДК для водоразводных водоемов (ПДКвр=0,02 мг/л) соответствовали только загородные биотопы верхнего течения реки до городской черты. Во всех остальных биотопах наблюдалось превышение ПДКвр в 1,7-2 раза. Превышения уровня хрома, если его оценивать по ПДКв (0,05 мг/л) не было обнаружено ни в одной из исследованных проб воды.

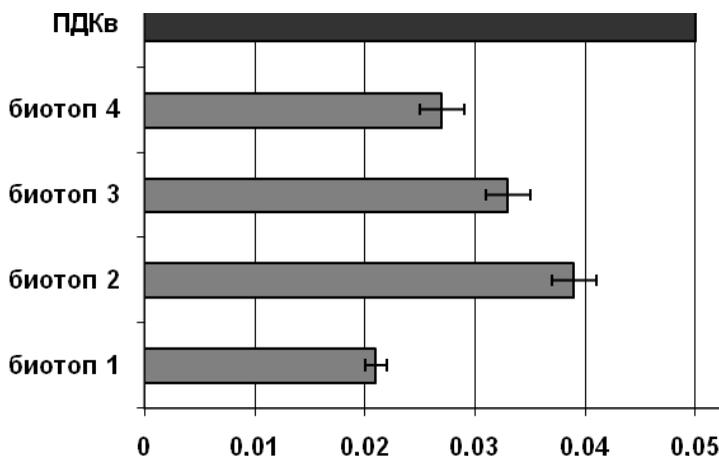


Рис. 16. Содержание хрома в воде

Исследования содержания хрома в донных отложениях дало следующие результаты: в биотопах верхнего течения реки – 0,65 мг/кг, в биотопах центральной части города – 0,85 мг/кг, в биотопах на выходе из города – 1,21 мг/кг, в биотопах нижнего течения реки за городской чертой 1,35 мг/кг.

Если сравнивать уровень хрома в донных отложениях всех исследованных биотопов с ПДК Сг для почв (ПДКп=16,3 мг/кг), то превышения содержания этого элемента нигде выявлено не было. В тоже время, содержание хрома в донных отложениях было в 33,8 раза выше, чем его содержание в воде (табл. 4).

Хром является необходимым элементом в метаболизме высших растений и животных. Хром обладает канцерогенными свойствами, в больших дозах его соединения - хроматы и бихроматы, являются токсичными, под действием хрома особенно сильно повреждаются почечные каналцы (Бингам и др., 1993).

В поверхностные воды соединения трех- и шестивалентного хрома попадают в результате выщелачивания пород (хромит, крокоит, уваровит и др.). Определенное количество поступает в процессе разложения организмов и растений из почв; значительные количества могут поступать в водоемы со сточными водами

гальванических цехов, красильных цехов, текстильных предприятий, кожевенных заводов и предприятий химической промышленности.

Снижение концентрации хрома в воде происходит в результате потребления их водными организмами и как результат процессов адсорбции гидробионтами (Мур, Рамамурти, 1987).

Как следует из «Государственного доклада...» (2007, 2011, 2013) антропогенными источниками поступления хрома в р. Свягу являются сточные воды городских ливневых канализаций, предприятий приборостроения, машиностроения, деревообрабатывающей, кожевенной промышленностей и др.

Подводя итог исследованиям содержания тяжелых металлов в воде биотопов р. Свяги, следует отметить, что уровни свинца, кадмия, меди, никеля и хрома превышали ПДК для этих металлов.

Четко прослеживалась тенденция более высокого уровня тяжелых металлов в городских биотопах, по сравнению с биотопами за пределами городской черты. Это обусловлено влиянием антропогенных источников загрязнения, локализованных в черте города.

Содержание тяжелых металлов в донных отложениях многократно превышало их содержание в воде.

Полученные результаты выявили тенденцию увеличения содержания тяжелых металлов вниз по течению реки. А это значит, что часть содержащихся в воде тяжелых металлов, адсорбируемая взвешенными частицами, накапливается в виде донных отложений ниже по течению реки, а не в местах локализации источников загрязнения.

Результаты показали, что количественное распределение тяжелых металлов в донных отложениях речных биотопов отражало их распределение в воде, но обнаруживалось в биотопах вниз по течению реки с определенным запаздыванием. Это проявлялось и в том, что в биотопах, расположенных на выходе реки из города, наблюдается снижение концентрации загрязняющих веществ в воде, а в донных отложениях происходило их накопление.

Проведенный химический анализ по интегральному показателю качества воды - БПК₅, показал, что загрязнение воды

Свияги по этому показателю было достоверно выше в городской черте, по сравнению с пригородом (табл. 4).

Таблица 4. Показатель БПК5 воды исследованных биотопов

Биотоп 1	Биотоп 2	Биотоп 3	Биотоп 4	ПДКвр	ПДКв
1,44±0,112	4,84±0,413	4,68±0,379	2,40±0,131	2,00	4,00

Соотношение полученных результатов с установленными нормативами показало, что исследуемый показатель качества воды превышал ПДКвр (2,0 мг О₂/дм³) в городских биотопах примерно в 1,2 раза. Выше и ниже по течению реки этот показатель был в пределах нормы. По величине показателя БПК5 биотопы пригородной зоны относятся к категории «умеренно загрязненных», а биотопы, расположенные в черте города, к категории «грязных».

Подводя итог данного этапа исследований, на основании полученных нами результатов можно сделать вывод, что уровень загрязнения биотопов р.Свияга по физическим и химическим параметрам был достоверно выше в биотопах городской черты, по сравнению с биотопами пригородной зоны вследствие более высокого уровня антропогенного загрязнения.

Влияние загрязнений на эколого-популяционные характеристики малакофауны. Важнейшими показателями структуры сообщества служат такие показатели, как численность, биомасса, видовое разнообразие (Булгаков, 2002). В результате проведенных нами исследований было установлено, что видовое разнообразие малакофауны пригородных и городских биотопов р. Свияга представлено 13 видами, относящихся к классам *Gastropoda* (4 вида) и *Bivalvia* (9 видов):

Класс *Gastropoda*
 Сем. *Viviparidae* Gray, 1847
Viviparus viviparus (Linne, 1758)
 Сем. *Bithyniidae* Gray, 1840

Bithynia tentaculata (Linne, 1758)
Сем. Lymnaeidae Rafinesque, 1815
Lymnaea stagnalis (Linne, 1758)
Сем. Bulinidae Herrmansen, 1846
Planorbarius corneus (Linne, 1758)
Класс Bivalvia
Сем. Unionidae Rafinesque, 1820
Unio pictorum (Linne, 1758)
Unio longirostris (Rossmassler, 1836)
Unio tumidus (Philipsson, 1788)
Unio limosus (Nilsson, 1822)
Anodonta piscinalis (Nilsson, 1823)
Сем. Sphaeriidae
Sphaerium corneum (Linne, 1758)
Sphaerium rivicola (Lamark, 1818)
Amesoda solida (Normand, 1844)
Сем. Dreissenidae
Dreissena polymorpha (Pallas, 1771)

Анализ результатов исследования видового разнообразия малакофауны р.Свияга показал, что биотопы с разным уровнем загрязнения различаются по видовому составу и сапробности малакофауны.

В частности, видовое разнообразие моллюсков в пригородных биотопах верхнего течения реки было представлено 6 видами (табл. 5). Из них четыре вида относились к группе олигосапробов, а два вида – к β -мезосапробам. Средняя численность моллюсков в биотопах верхнего течения составляла $30,2 \pm 1,5$ экз/м², средняя биомасса - $370,9 \pm 10,8$ г/м².

Исследования видового разнообразия и сапробности малакофауны в биотопе центральной части города, с более высоким уровнем загрязнения, показало, что видовое разнообразие моллюсков в них шире, поскольку было представлено десятью видами, из которых четыре являлись представителями

олигосапробной группы, пять видов - β -мезосапробной группы и один вид, относящийся к α -мезосапробной группе (табл. 5).

Таблица 5. Видовой состав и сапробность малакофауны р.Свияга

Сапробность	Вид	Биотоп 1	Биотоп 2	Биотоп 3	Биотоп 4
олигосапробы	<i>U. pictorum</i>	+	+	+	+
	<i>U. longirostris</i>	-	+	-	-
	<i>A. piscinalis</i>	+	+	+	+
	<i>D. polymorpha</i>	-	+	+	+
	<i>A. solida</i>	+	-	-	+
	<i>U. limosus</i>	+	-	-	+
β -мезосапробы	<i>U. tumidus</i>	-	+	+	+
	<i>S. rivicola</i>	+	-	-	+
	<i>V. viviparus</i>	+	+	+	+
	<i>L. stagnalis</i>	-	+	+	+
	<i>P. corneus</i>	-	+	+	-
	<i>B. tentaculata</i>	-	+	+	-
α -мезосапробы	<i>S. corneum</i>	-	+	+	-
Общее количество видов		6	10	9	9
Средняя численность, экз./м ²		30,2±1,5	33,2±2,5	44,5±2,9	55,3±2,3
Средняя биомасса, г/м ²		370,9±10,8	107,5±8,4	146,7±13,3	271,4±15,8

В городских биотопах на выходе реки из города, уровень загрязнений в которых мало отличался от такового в биотопах центральной части, нами было выявлено 9 видов моллюсков. Их видовой состав распределялся аналогично предыдущему. В обоих случаях соотношение видов по сапробности смещалось в сторону

доминирования моллюсков β -мезосапробов и отмечалось присутствие моллюсков α -мезосапробов. Соотношение олиго-, α - и β -мезосапробов в биотопах городской черты было аналогичным и выражалось соотношением 4:5:1 соответственно.

В биотопах нижнего течения, расположенных в пригородной зоне, было выявлено 9 видов моллюсков, причем, в распределении видов по сапробности соотношение между моллюсками олигосапробной и мезосапробной групп смещалось в сторону доминирования видов моллюсков олигосапробов в отношении 5:4 соответственно. Представители видов моллюсков α -мезосапробной группы в загородных биотопах нижнего течения реки не были зарегистрированы.

По результатам наших исследований, малакофауна более загрязненных городских биотопов характеризовалась большим числом видов по сравнению с пригородными биотопами. По данным литературных источников (Попченко, 1988; Norris, Georges, 1986; Hewitt, 1991) повышенная антропогенная нагрузка, выражающаяся, в данном случае, загрязнением водной среды тяжелыми металлами, не всегда снижает видовое разнообразие, а может его увеличить, в нашем случае, за счет моллюсков других сапробных групп.

Мы установили, что для биотопов с повышенным уровнем загрязнения было характерно возрастание доли β -мезосапробов и появление малакофауны α -мезосапробной группы, которая отсутствовала в пригородных биотопах.

С ростом содержания поллютантов в биотопах городской черты отмечено расширение видового разнообразия, изменение структуры и видового состава сообществ. Но все эти изменения происходили на фоне роста численности при снижении биомассы популяции моллюсков. Невооруженным глазом было видно, что моллюски в составе популяций из биотопов с высоким уровнем загрязнения были значительно меньших размеров, чем в биотопах с незначительным загрязнением. Полученные нами результаты динамики численности и биопродуктивности популяций моллюсков в зависимости от уровня загрязнения водной среды позволяют сделать вывод, что малакофауна разных групп сапробности отличается реакцией на загрязнение среды обитания.

Моллюски-олигосапробы на повышение уровня поллютантов реагировали снижением численности популяций; малакофауна β -мезосапробной и α -мезосапробной групп в условиях повышенного уровня загрязнителей отвечали наращиванием численности популяций при снижении ее биомассы. Таким образом, соотношение малакофауны разных групп сапробности является индикатором экологического состояния водной среды обитания и определяет общую тенденцию изменений экосистемы. В своих дальнейших исследованиях мы детально исследовали выявленные тенденции.

В первую очередь мы исследовали соотношение численности и биомассы популяций моллюсков различных сапробных групп в биотопах, отличающихся уровнем загрязнений. Полученные результаты показали, что в наиболее чистых биотопах верхнего течения реки процентное соотношение было смещено в сторону доминирования малакофауны олигосапробной группы. В составе этих сообществ моллюсков доля олигосапробов достигала 80%. В биотопах нижнего течения реки, которые были чище городских, за пределами городской черты доля олигосапробов достигала 62% (рис. 17).

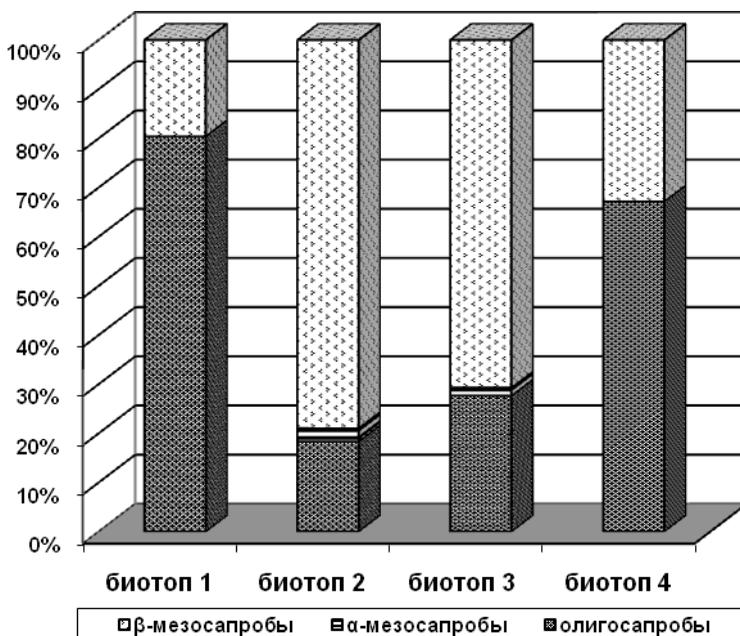


Рис. 17. Соотношение биомасс популяций моллюсков разных сапробных групп в биотопах, отличающихся уровнем загрязнителей

В биотопах городской черты процентное соотношение биомасс моллюсков разных сапробных групп было резко смещено в сторону β-мезосапробов. В биотопах центральной части города на их долю приходилось более 80% биомассы сообщества. В биотопах городских окраин доля β-мезосапробов существенно не отличалась. В биотопах городской черты были выявлены моллюски α-мезосапробной группы. Их массовая доля в составе сообществ составляла 2,7% и 1,6% соответственно (рис. 17).

При исследовании численности сообществ моллюсков из биотопов с разным уровнем загрязнений было установлено, что в пригородных биотопах верхнего и нижнего течения реки соотношение моллюсков разных сапробных групп (рис. 18) было резко смещено в сторону популяций олигосапробов.

Противоположная картина наблюдалась в сообществах малакофауны биотопов городской черты. В них преобладала малакофауна β -мезосапробной группы.

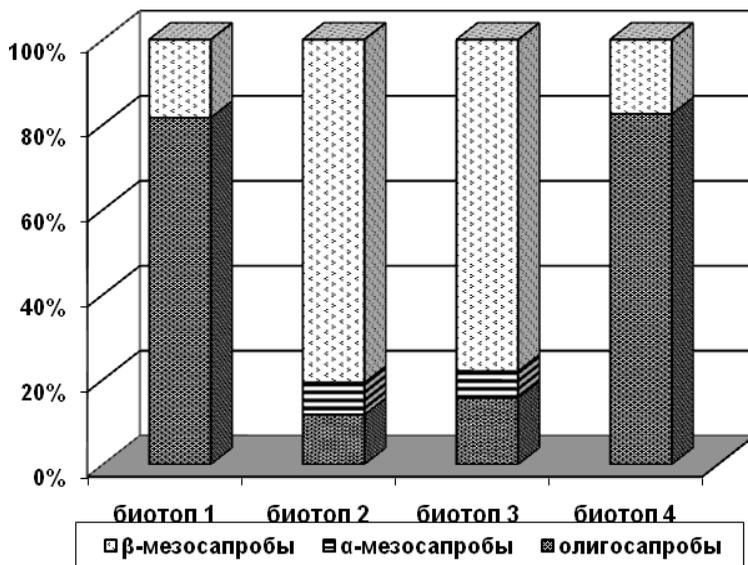


Рис. 18. Биотопическое распределение моллюсков разных сапробных групп

В биотопах 1 и 4 по численности доминировали моллюски олигосапробы (соответственно 81% и 82% от общей численности моллюсков в сообществах). Пригородные биотопы, как было установлено выше, характеризовались меньшим уровнем загрязнения.

В биотопах городской черты (2 и 3) доминирующее положение занимала группа моллюсков β -мезосапробов. Численность моллюсков α -мезосапробов составляла 8% в биотопе 2 и 6% в биотопе 3. Эти биотопы характеризовались наиболее высоким уровнем поллютантов.

Обобщая полученные результаты, необходимо отметить, что с увеличением уровня поллютантов в водных экосистемах возрастает численность и биомасса моллюсков α - и β -мезосапробов и снижается численность и биомасса моллюсков – олигосапробов. Корреляционный анализ численности и биомассы малакофауны и содержания тяжелых металлов в воде показал отрицательную линейную связь по отношению к олигосапробам и сильную положительную линейную связь по отношению к α - и β -мезосапробам.

Далее проводился корреляционный анализ между БПК₅ и долей моллюсков-олигосапробов ($r < -0,9$), а также α - и β -мезосапробов ($r > 0,9$), свидетельствует о возможности использования данных показателей в качестве критериев оценки степени загрязнения среды обитания (преимущественно органикой).

Полученные нами результаты хорошо согласуются с данными других исследователей. Результаты исследований состояния малакофауны в Среднем и Нижнем Амуре (Соколов, Соколова, 2007) показали, что с увеличением уровня поллютантов и снижением качества воды в структуре сообществ моллюсков происходит смена доминант. Отмечено, что более чувствительные к загрязнению виды – олигосапробы исчезают и им замещаются менее чувствительными – мезосапробами. С нарастанием уровня поллютантов снижается видовое разнообразие, а видовая структура сокращается до 1-2 видов. В зоне наибольшего загрязнения моллюски вообще исчезают. Известно, что разные виды моллюсков являются и фильтраторами воды и детритофагами, что имеет важное значение для очистки воды от загрязнителей. Вполне понятно, что с исчезновением малакофауны, снижением ее видового разнообразия падает способность водных экосистем к самоочищению.

Результаты, полученные нами, также свидетельствуют в пользу изменения видовой структуры, смены доминант, соотношения биомасс в сообществах моллюсков в зависимости от уровня загрязнения среды их обитания. Высокие уровни загрязнения биотопов р. Свияги в пределах городской черты приводят к изменению видовой структуры сообществ водной малакофауны. Поэтому соотношение численности и биомассы

моллюсков различных сапробных групп может быть использовано в биоиндикации состояния водных экосистем.

Данные корреляционного анализа выявили наличие сильной положительной связи между численностью и биомассой α - и β -мезосапробов и физико-химическими параметрами среды обитания: вариациями геомагнитных полей ($r \approx 1,0$), содержанием в воде нефтепродуктов ($r \approx 1,0$), СПАВ ($r \approx 0,8$) нитритов ($r \approx 0,9$) и тяжелых металлов ($r \approx 0,9$), и сильной отрицательной связи между долей олигосапробов и параметрами среды обитания: вариациями геомагнитных полей ($r \approx -1,0$), содержанием в воде нефтепродуктов ($r \approx -1,0$), СПАВ ($r \approx -0,8$) нитритов ($r \approx -1,0$) и тяжелых металлов ($r \approx -0,8$).

Как было показано ранее, видовое разнообразие малакофауны в биотопах Свяги было сформировано из представителей двух классов *Gastropoda* и *Bivalvia*. Нами было проведено исследование соотношения численности и биомассы моллюсков этих классов в биотопах с разным уровнем загрязнений.

Результаты исследования показали, что в городских биотопах по численности и биомассе преобладали моллюски класса *Gastropoda* (рис. 19). Их доля по численности в биотопах города была примерно равной и составляла около 75%. В пригородных биотопах, с меньшим уровнем загрязнений, по численности преобладали двустворчатые моллюски, где их доля составляла 90% и 80% (соответственно 1 и 4 биотопы).

Результаты исследования соотношения биомасс моллюсков классов *Gastropoda* и *Bivalvia* в биотопах р.Свяга показали, что оно сохраняет тенденции распределения характерные для соотношения численностей. Соотношение биомасс носило такой же выраженный характер и четко демонстрировало доминантное положение представителей класса *Gastropoda* по отношению к моллюскам класса *Bivalvia* (рис. 20) в наиболее загрязненных биотопах Свяги, расположенных в черте города. В пригородных биотопах, где уровень поллютантов был значительно ниже, четкое доминирующее положение занимали моллюски класса *Bivalvia*.

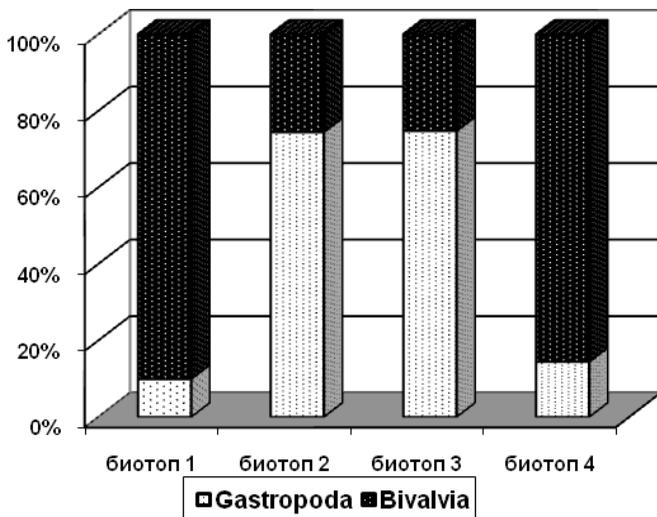


Рис. 19. Соотношение численности моллюсков классов *Gastropoda* и *Bivalvia* в городских и пригородных биотопах

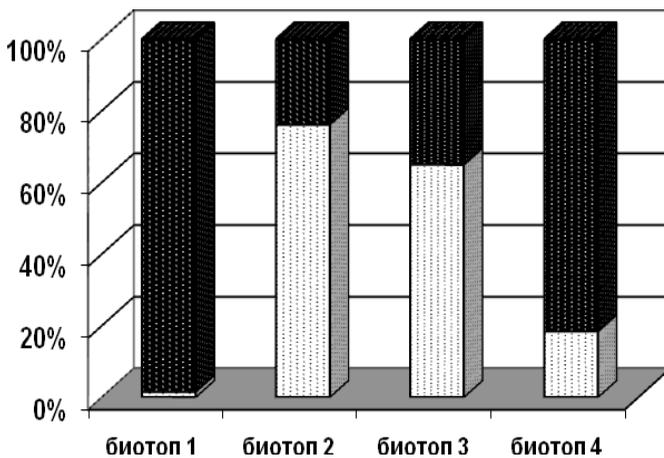


Рис. 20. Соотношение биомасс классов *Gastropoda* и *Bivalvia*

Преобладание брюхоногих моллюсков по численности и биомассе в биотопах с более высоким уровнем загрязнений можно объяснить особенностями их дыхательной системы, которая приспособлена к среде с пониженным содержанием кислорода, а также морфофизиологическими и биохимическими особенностями их организации, различными стратегиями питания.

В механизме самоочищения водных экосистем двустворчатые моллюски выполняют роль фильтраторов, а брюхоногие моллюски – детритофагов (Карнаухов, 1988). Выявленное нами преобладание брюхоногих моллюсков в биотопах городской черты, очевидно связано с тем, что в них присутствовало большее количество разлагающейся органики. По данным литературы, преобладание фильтраторов показывает, что экосистема хорошо справляется с самоочищением, преобладание детритофагов, наоборот, является признаком прогрессирующего органического загрязнения (Зимбалева, 1987; Шуйский, 1987, Бурковский, 1992). Этот феномен также может быть использован в биоиндикации водных экосистем.

Корреляционный анализ выявил наличие сильной отрицательной связи между численностью, биомассой двустворчатых моллюсков и физико-химическими показателями среды обитания: БПК₅ ($r \approx -1,0$), содержание нефтепродуктов ($r \approx -1,0$), нитритов ($r \approx -0,9$), СПАВ ($r \approx -0,8$), тяжелых металлов ($r \approx 0,9$), вариациями ГМП ($r \approx -1,0$).

Установлено наличие сильной положительной связи между численностью, биомассой брюхоногих моллюсков и физико-химическими показателями водной среды: БПК₅ ($r \approx 1,0$), содержание в воде нефтепродуктов ($r \approx 1,0$), нитритов ($r \approx 0,9$), СПАВ ($r \approx 0,8$), тяжелых металлов ($r \approx 0,9$), вариациями ГМП ($r \approx 1,0$). Поэтому соотношение численности и биомасс моллюсков классов *Gastropoda* и *Bivalvia* с большой степенью вероятности может быть использовано в качестве эффективного индикатора экологического состояния водных экосистем и степени их загрязнения.

В ходе исследования нами было выявлено, что двустворчатые моллюски видов *U.pictorum*, *A.piscinalis* и *V.viviparus* встречались повсеместно (табл. 6), независимо от

уровня загрязнения среды обитания. Следовательно, эти виды являются эвритопными и их можно отнести к видам с широкой экологической валентностью в отношении поллютантов химической природы.

Виды *P.corneus*, *S.corneum*, *B.tentaculata* были зарегистрированы только в биотопах городской черты. Другая группа, в составе которой были виды *S.rivicola*, *A.solidus* и *U.limosus* обнаруживались только в биотопах за пределами города. Эти виды в качестве среды своего обитания выбирали более чистые биотопы. Очевидно, такое биотопическое распределение, обусловлено не только их экологической валентностью, но тем, что они занимают в экосистеме разные экологические ниши. Одни являются детритофагами, а вторые - фильтраторами.

Обобщая результаты данного раздела исследований необходимо отметить, что из всего спектра выявленных нами видов моллюсков, наиболее доступными и информативными для биоиндикационных исследований экологического состояния водных экосистем являлись двустворчатые моллюски рода *Unio* и брюхоногие моллюски вида *V. viviparus*. Эти моллюски широко распространены, следовательно, общедоступны для наблюдений, обладают достаточными размерами и массой для наблюдения за ними в целях биоиндикации состояния водных объектов.

Для того чтобы оценить влияние загрязнения на видовой состав малакофауны были рассчитаны коэффициенты видового сходства сообществ малакофауны в биотопах пригородной зоны и городской черты по Жаккару (табл. 6).

Таблица 6. Коэффициенты видового сходства малакофауны биотопов р. Свияга

	биотоп 2	биотоп 3	Биотоп 4
биотоп 1	0,23	0,25	0,67
биотоп 2	-	0,9	0,46
биотоп 3	-	-	0,50

Как показали расчеты, видовой состав 1 биотопа на входе реки в город резко отличается от видового состава биотопов

городской черты (2 и 3). Биотоп верхнего течения реки характеризуется минимальным уровнем загрязнений, по сравнению с биотопами, расположенными в черте города.

Анализ видового сходства малакофауны выявил наибольший коэффициент сходства между биотопами 2 и 3, расположенными в городской зоне Свяги.

Биотопы пригородной зоны 1 и 4, расположенные соответственно в верхнем течении реки на входе в город и в нижнем течении реки на выходе из города имеют значительный коэффициент сходства видового состава - 0,67. Значительным коэффициентом сходства видового состава характеризуются видовой состав биотопа 3, расположенного на выходе реки из города и и биотопа 4, расположенного в нижнем течении реки за городом.

Результаты исследований позволяют говорить о том, что сложившийся видовой состав сообществ малакофауны в биотопах с разным уровнем загрязнения является индикатором их экологического состояния.

2.3. Влияние поллютантов на видовое разнообразие сообществ малакофауны и возрастную структуру популяций

Многие виды пресноводной малакофауны характеризуются высокой экологической пластичностью. Заселяя биотопы с разным уровнем загрязнений малакофауна, в зависимости от видовой принадлежности, реагирует на вариации факторов среды обитания изменением статистических и динамических характеристик популяций, входящих в нее видов.

Возрастная структура, одна из основных популяционных характеристик, определяет репродуктивную стратегию и динамику численности (Soroka, 2000). По мнению исследователей, высокий уровень загрязнений вызывает перераспределение численности разновозрастных групп в зависимости от уровня загрязнителей и упрощает структуру популяций гидробионтов (Картавых, 2003).

В загородных биотопах верхнего и нижнего течения реки Свяги выявлено наибольшее разнообразие возрастных групп малакофауны. Наиболее полно возрастной спектр малакофауны был представлен в биотопе 1 (рис.21), в нем выявлено пять

возрастных групп, а в биотопе 4 – четыре возрастные группы моллюсков *U.pictorum*. В наиболее чистом загородном биотопе верхнего течения реки в сообществе малакофауны доминировали 3-5-летние особи *U.pictorum*.

Возрастная структура популяции моллюсков *U.pictorum* загородного биотопа нижнего течения реки также имела отличительные особенности. В структуре популяции была уменьшена доля моллюсков 1-2 летнего возраста и не были обнаружены моллюски старше 8 лет.

В биотопах 2 и 3 с более высоким уровнем химического и физического загрязнения популяция моллюсков вида *U.pictorum* была представлена только тремя возрастными группами. В составе популяции доминировали 3-5-летние особи (рис. 21).

Сеголетки и моллюски старше 7 лет в городских биотопах не выявлялись. Доля молодых моллюсков и моллюсков старше 5 лет в популяциях городских биотопов была значительно уменьшена, по сравнению с пригородными биотопами.

По результатам наших исследований в биотопах с высоким уровнем химического загрязнения и возмущенными характеристиками геомагнитного поля возрастная структура популяции была сильно искажена (рис. 21).

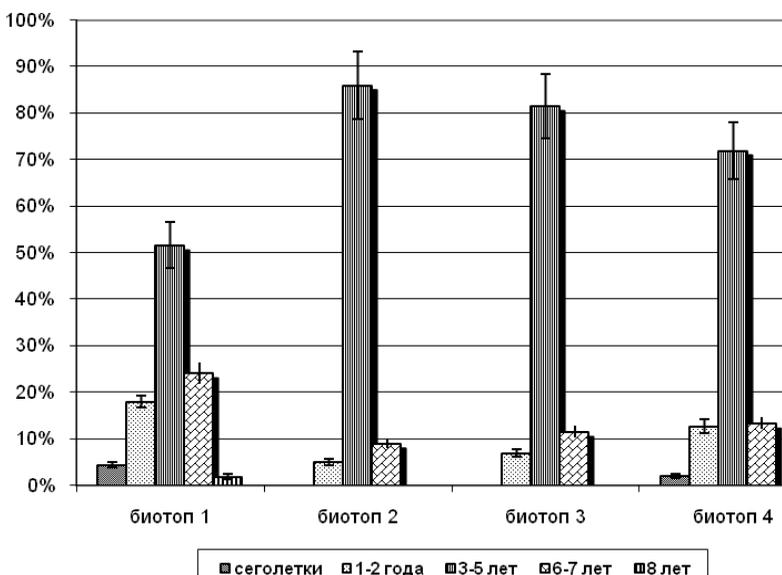


Рис. 21. Возрастная структура популяций *U. pictorum* в биотопах с разным уровнем загрязнений

По данным литературных источников сеголетки моллюсков высокочувствительны к химическим загрязнителям. Не менее чувствительны они к действию геомагнитных полей, которые снижают их репродуктивные функции. Все стадии эмбриогенеза пресноводных моллюсков характеризуются высокой чувствительностью к повышенному содержанию тяжелых металлов в воде. Повышенное содержание тяжелых металлов в водной среде приводит к снижению плодовитости гидробионтов, потере устойчивости экосистем в целом (Подковкин, Картавых, 2007).

Полученные в ходе наших исследований результаты хорошо согласуются с этими данными. Химическое загрязнение среды обитания на фоне повышенного электромагнитного фона негативно сказалось на репродуктивных функциях моллюсков класса *Bivalvia* и их продолжительности жизни.

Принимая во внимание все вышеизложенное, следует отметить, что нестабильность сообществ моллюсков биотопов

городской черты обусловлена не только снижением видового разнообразия, но и атипичной структурой возрастного состава популяций. Нами отмечено, что в популяциях *U.pictorum* отсутствуют моллюски в возрасте до 2 лет, и старше 8 лет. Эти сообщества представлены, в основном, зрелой малакофауной 3-5-лет и не имеют групп возобновления и подроста.

Чтобы оценить перспективность использования морфологических параметров моллюсков для биоиндикации, был проведен анализ морфологических параметров раковин двустворчатых моллюсков *U.pictorum*.

Результаты проведенных исследований показали достоверные различия средней длины раковины половозрелых четырехлетних особей *U.pictorum*, в биотопах городской черты, с высокой степенью загрязнения, и в наиболее чистом биотопе 1 верхнего течения реки в пригородной зоне.

Наибольшая средняя длина раковины выявлена у моллюсков в биотопе 1. В биотопах города средняя длина раковины была на 14% ниже по сравнению с данным показателем у моллюсков в биотопе 1 и на 5% ниже по сравнению с биотопом 4. В биотопе 4 пригородной зоны средняя длина раковин исследованных моллюсков была ниже, чем в биотопе 1 на 9%, но выше, чем у моллюсков, обитающих в биотопах в черте города с более высоким уровнем загрязнения среды обитания примерно на 5% (рис. 22). Различия по длине раковины статистически достоверны только при сравнении биотопа 1 с биотопом 2.

Поскольку морфологические признаки животных формируются в значительной степени под влиянием окружающей среды, то средние величины этих признаков могут служить надежными маркерами происходящих негативных изменений в среде их обитания.

По данным литературных источников, наличие связи между уровнем загрязнения среды обитания и размерами моллюсков подтверждается, но сведения противоречивы и немногочисленны. В частности, есть сведения об увеличении размеров раковин двустворчатых моллюсков старших возрастных групп, обитающих в загрязненных водоемах, по сравнению с моллюсками более чистых мест обитания (Богомол, 2003). Отмечена и обратная

зависимость размеров раковин моллюсков от уровня загрязнения среды обитания. При этом более крупные размеры раковин были зарегистрированы в более благоприятных условиях среды обитания (Оскольская и др., 1999).

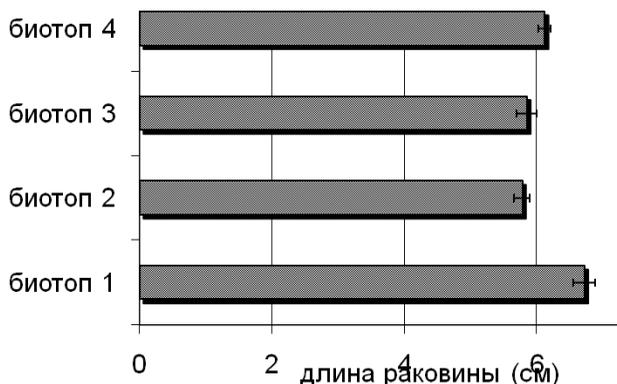


Рис. 21. Сравнение средней длины раковин моллюсков из биотопов с разным уровнем загрязнений

Полученные нами в ходе исследования результаты позволяют предположить, что загрязнение среды обитания негативно влияет на обменные процессы в организме моллюсков, что сказывается на процессах их роста. Однако такой показатель как размер раковины не является информативным биоиндикатором.

2.4. Аккумуляция тяжелых металлов в тканях моллюсков

Тяжелые металлы являются приоритетными загрязнителями, наблюдения за ними обязательны во всех средах. Сохраняясь в течение длительного времени, тяжелые металлы мигрируют по звеньям трофической цепи, и аккумулируются, главным образом, в бентосе, нектоне и планктоне. Поэтому для оценки загрязнения вод тяжелыми металлами актуально использовать гидробионтов-биоиндикаторов.

Есть мнение, что на ранних стадиях загрязнения пресноводных экосистем тяжелыми металлами животные являются более чутким индикатором данного процесса, чем растения

(Никаноров, Жулидов, 1985). Животные в течение жизненного цикла воспринимают не только хронические, но и случайные «залповые» антропогенные воздействия загрязняющих веществ на экосистемы.

В целях биоиндикации нами были исследованы особенности накопления тяжелых металлов разными мягкими тканями двустворчатых моллюсков *U.pictorum*. Результаты наших исследований показали наличие различий по способности накапливать тяжелые металлы разными тканями.

Так, в жабрах суммарное содержание тяжелых металлов составило $30,0 \pm 1,7\%$. Внутренностный мешок и мантия аккумулировали тяжелые металлы примерно одинаково: суммарное содержание тяжелых металлов составило $25,2 \pm 1,0\%$ и $24,8 \pm 1,2\%$ соответственно. Наименьшее содержание поллютантов было обнаружено в ноге ($20,0 \pm 1,0\%$).

Полученные нами результаты по степени накопления тяжелых металлов различными мягкими тканями моллюсков согласуются с данными других исследователей. Так, С.А. Патин с соавторами (1978) отмечают максимальную концентрацию тяжелых металлов в жабрах и внутренностных органах двустворчатых моллюсков, а минимальную – в мышечной ткани, объясняя такое распределение особенностями физиологии моллюсков.

В частности, высокий уровень накопления тяжелых металлов в жабрах, - органах дыхания, обусловлена тем, что респираторная поверхность жабр двустворчатых моллюсков непосредственно контактирует с загрязняющими агентами, вода постоянно циркулирует через этот орган, на который и приходится наиболее высокие концентрации поллютантов. Дыхательная система моллюсков первой первой подвергается негативному действию поллютантов.

Результаты наших исследований показали достоверные различия ($P < 0,05$) по уровню распределения каждого из тяжелых металлов в тканях двустворчатых моллюсков *U.pictorum*.

Аккумуляция цинка мягкими тканями моллюсков неравномерна и имеет вид: жабры ($17,95 \pm 0,80\%$) < мантия

(22,99±1,00%) < нога (28,00±1,30%) < внутренностный мешок (31,06±1,50%).

В организме перловиц цинк является кофактором большой группы ферментов, участвующих в белковом и других видах обмена (Никаноров, Жулидов, 1991). Гидробионты способны накапливать значительные концентрации цинка, это обусловлено его повышенным содержанием в различных пищевых цепях водных экосистем (Jenne, 1968).

Содержание меди в тканях моллюсков составило следующий возрастающий ряд: внутренностный мешок (17,56±0,50%) < нога (20,36±0,93%) < мантия (26,53±1,00%) < жабры (35,55±1,50%).

Медь у двустворчатых моллюсков входит в состав многих важнейших ферментов, присутствует в системе антиоксидантной защиты организма, являясь кофактором фермента супероксиддисмутазы, участвующей в нейтрализации свободных радикалов кислорода, входит в состав дыхательного пигмента – гемоцианина (Никаноров, Жулидов, 1991).

Установлено, что бентосные организмы аккумулируют медь из донных отложений. Вследствие этого значительное количество этого элемента накапливается в жабрах и мантии. Однако, избыточное поступление меди нарушает фильтрационную способность, поражает клетки мерцательного эпителия (Van-Balogh, 1988).

Было показано, что моллюски аккумулируют также никель. Распределение мягких тканей моллюсков по содержанию никеля было следующим: нога (17,29%±0,62%) < мантия (24,14%±1,10%) < жабры (28,38±1,30%) < внутренностный мешок (30,19±1,53%). Ряд исследователей полагают, что никель относится к группе условно жизненно необходимых элементов (Никаноров, Жулидов, 1991).

Далее исследовалось накопление свинца. Было показано, что свинец накапливается в большей мере в жабрах и внутренностном мешке. Способность тканей моллюсков к накоплению свинца имела следующий вид: нога (16,19±0,58%) < мантия (20,94±1,11%) < внутренностный мешок (31,43±1,48%)≈ жабры (31,44±1,52%).

Свинец относится к токсическим микроэлементам (Бингам и др., 1993). Его токсическое действие обусловлено способностью образовывать связи с большим числом анионов – лигандов. В результате связывания ангидридов со свинцом угнетается синтез белков и активность ферментов, в частности АТФ-азы. Кроме того, свинец нарушает синтез гема, нарушая порфириновый обмен.

Исследование содержания кадмия в организме моллюсков показало, что наиболее высокие его концентрации характерны для тканей ноги. По способности к аккумуляции кадмия ткани моллюсков были расположены в следующей последовательности: Cd: мантия ($17,02 \pm 0,72\%$) < внутренностный мешок ($19,15 \pm 0,58\%$) < жабры ($25,53 \pm 1,19\%$) < нога ($38,30 \pm 1,67\%$).

Кадмий является высокотоксичным микроэлементом и одним из основных поллютантов окружающей среды (Никаноров и др., 1985). Физиологическая роль кадмия изучена недостаточно. In vitro показана способность кадмия активировать цинк-зависимые ферменты. Установлено, что повышенное содержание кадмия стимулирует развитие онкологических заболеваний.

Далее исследовалось накопление хрома мягкими тканями моллюсков. Распределение хрома в тканях моллюсков имело следующий вид: нога ($16,4 \pm 0,53\%$) < мантия ($24,18 \pm 1,21\%$) < внутренностный мешок ($25,38 \pm 1,35\%$) \approx жабры ($34,07 \pm 1,63\%$).

Хром является жизненно необходимым элементом для живых организмов (Михеев, 1989). Ему принадлежит важная биологическая роль в живом организме, основными проявлениями которой является участие в структуре и функции нуклеиновых кислот, в ферментативном синтезе. Но, в высоких концентрациях хром обладает мутагенным и канцерогенным эффектом (группа I).

Анализ содержания тяжелых металлов в тканях моллюсков *U.pictorum* выявил закономерности их накопления, которые отражены в табл. 7.

Результаты наших исследований показали, что во всех тканях (исключение составляют жабры) по степени накопления преобладает цинк, на втором месте – медь. В жабрах наблюдается противоположная картина. Известно, что цинк и кадмий имеют сходные химические свойства и конкурируют между собой при образовании комплексов с белками, в связи с чем повышение

концентрации цинка в тканях приводит к снижению содержания кадмия. Во всех мягких тканях, без исключения, содержание кадмия – минимальное.

Таблица 7. Ряды накопления тяжелых металлов в органах моллюсков *U.pictorum*

орган	Ряд накопления
жабры	Cu>Zn>Ni>Cr>Pb>Cd
мантя	Zn>Cu>Ni>Cr>Pb>Cd
нога	Zn>Cu>Ni>Cr>Pb>Cd
внутренностный мешок	Zn>Cu>Ni>Cr>Pb>Cd

Кадмий и свинец – это порождение современной цивилизации, поэтому содержание их в моллюсках является показателем загрязнения среды данными металлами.

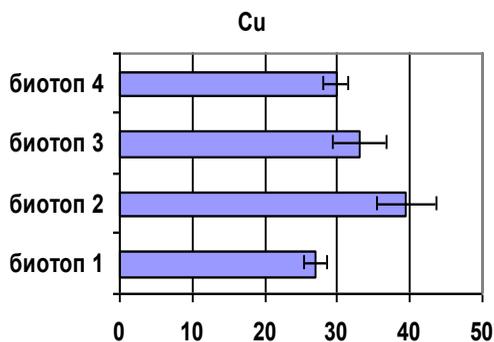
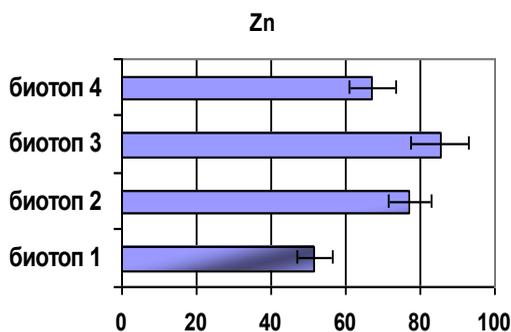
В ходе исследования нами были выявлены также различия содержания тяжелых металлов в тканях моллюсков, обитающих в разных по уровню загрязнения биотопах р.Свияги (рис. 22).

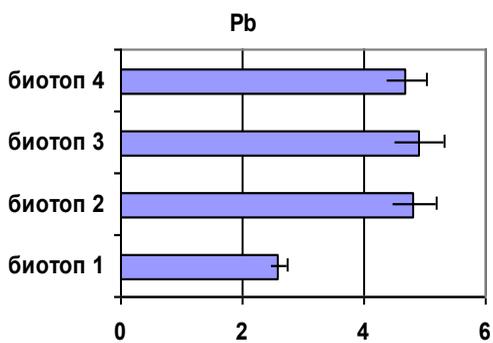
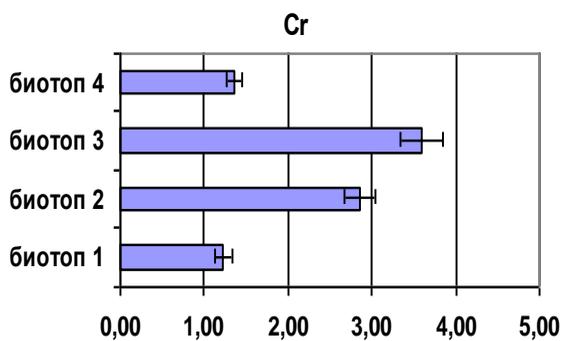
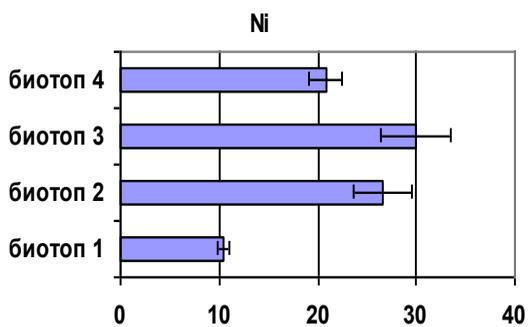
Наибольший уровень тяжелых металлов выявлен в тканях моллюсков, обитающих в биотопах 2 и 3, расположенных в городской черте. Это связано с поступлением широкого спектра поллютантов со стоками городских территорий. У моллюсков в биотопах пригородной зоны (биотоп 1) концентрация тяжелых металлов были достоверно ниже (рис. 22).

Зависимость содержания тяжелых металлов в организме беспозвоночных от уровня загрязнения среды отмечается и другими исследователями (Никаноров, Жулидов, 1991). Показано, что моллюски адекватно реагируют на изменение уровня металлов в окружающей среде. Полученные нами данные согласуются с результатами других исследователей (Данилин, Павловская, 2006; Sasikumar et al., 2006), которые отмечали способность моллюсков к накоплению тяжелых металлов в мягких тканях в условиях загрязнения и выведению в чистой среде. Показано, что более высокие концентрации тяжелых металлов в тканях моллюсков выявлены в промышленных районах.

В целом количественное распределение тяжелых металлов в мягких тканях моллюсков по элементам (ряды накопления) отражает распределение тяжелых металлов в воде и донных отложениях (получены сходные ряды накопления).

Проведенный корреляционный анализ выявил сильную положительную связь ($r \approx 0,9$) между концентрацией тяжелых металлов в воде и их содержанием в тканях моллюсков. Учитывая высокие значения коэффициентов корреляции, накопление тяжелых металлов в тканях двустворчатых моллюсков достоверно отражает степень загрязнения и позволяет рекомендовать их для биоиндикации степени загрязнения водных экосистем.





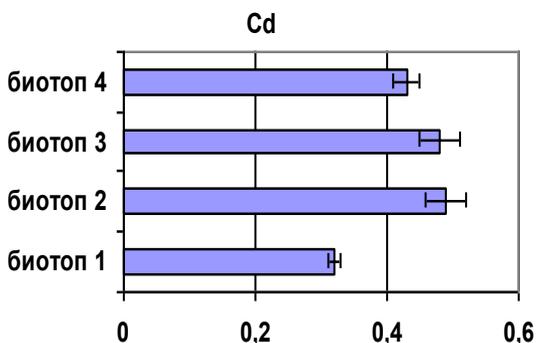


Рис. 22. Содержание тяжелых металлов в тканях моллюсков

Полученные результаты исследований хорошо согласуются с данными литературы. В частности, по данным О.К. Клишко с соавт. (2007) выявлена сильная зависимость концентрации тяжелых металлов в тканях моллюсков фильтраторов от их содержания в водной среде и неспособность противостоять избыточному накоплению токсичных тяжелых металлов, что позволяет использовать их в качестве надежных биоиндикаторов состояния окружающей среды. В исследованиях Л.Т. Ковековдой с соавт. (2006) также отмечена зависимость уровня содержания тяжелых металлов в зависимости от уровня загрязнения их мест обитания.

В литературе отмечается (Никаноров Жулидов, 1985, 1991), что для контроля начальных стадий загрязнения пресноводных экосистем анализ накопления металлов биотой является более информативным, чем анализ содержания металлов в воде и донных отложениях.

Далее нами были рассчитаны коэффициенты накопления тяжелых металлов в тканях моллюсков по отношению к их содержанию в донных отложениях. Результаты приведены в таблице 8.

Основываясь на значениях коэффициентов накопления K_n , отражающих аккумулирующую способность гидробионтов, водные организмы можно подразделить на следующие группы:

макроконцентраторы ($K_n > 2$), микроконцентраторы ($1 < K_n < 2$) и деконцентраторы ($K_n < 1$) (Никаноров, Жулидов, 1991).

Расчет коэффициентов накопления Ni, Zn, Cd, Cu, Cr, Pb в тканях моллюсков показал, что по отношению ко всем исследованным нами тяжелым металлам, кроме свинца, двустворчатые моллюски вида *U. pictorum* являются макроконцентраторами. Результаты отражены в табл. 8.

Таблица 8. Коэффициенты накопления тяжелых металлов в тканях моллюсков *U. pictorum*

Тяжелые металлы	Ni	Zn	Cd	Cu	Cr	Pb
Коэффициенты накопления	3,5	3,1	2,8	2,5	2,1	1,8

Наибольший коэффициент биологического накопления (K_n) выявлен для никеля и цинка ($K_n > 3$). Наименьший коэффициент накопления выявлен для свинца ($K_n < 2$).

По данным литературы цинк в организме моллюсков препятствует накоплению свинца (Daka, Hawkins, 2006), что объясняет высокие коэффициенты бионакопления цинка и низкие свинца.

На основании полученных данных можно сделать вывод, что двустворчатый моллюск *U. pictorum* является макроконцентратором по отношению к цинку, меди, кадмию, никелю и хрому и микроконцентратором по отношению к свинцу. Полученные нами результаты согласуются с данными литературных источников (Никаноров, Жулидов, 1991).

3.4. Содержание каротиноидов у моллюсков в зависимости от уровня загрязнения среды обитания

При исследовании водных экосистем, нуждающихся в оценке уровня загрязнителей, ряд исследователей рекомендуют использовать в качестве тест-системы содержание каротиноидов в тканях гидробионтов.

Каротиноиды играют важную роль в механизмах адаптации гидробионтов к неблагоприятным условиям среды обитания, в

частности, к пониженному содержанию в ней кислорода (Карнаухов, 1988; Бедова, Колупаев, 1998).

Нами было проведено исследование содержания каротиноидов в тканях моллюсков двух наиболее массовых видов – *U.pictorum* и *V.viviparus*.

По результатам исследований, у обоих видов содержание каротиноидов было достоверно выше ($p<0,05$) в биотопах с более высоким уровнем загрязнения (рис. 23).

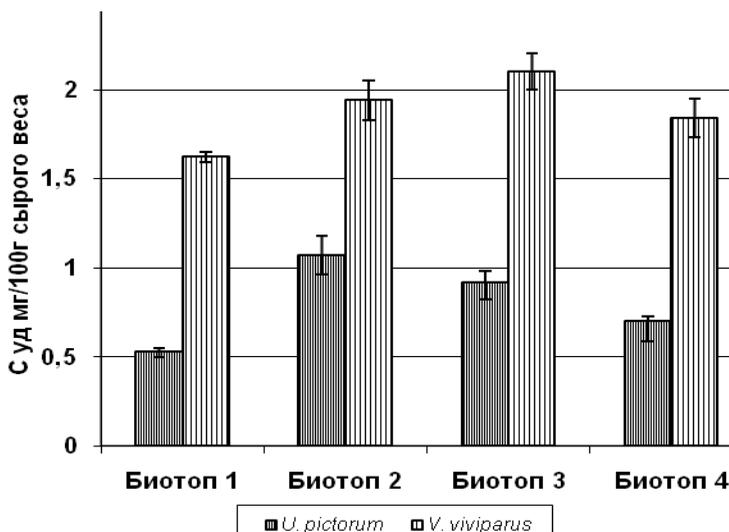


Рис. 23. Содержание каротиноидов в мягких тканях моллюсков

У моллюсков *U. pictorum*, обитающих в биотопах пригородной зоны, с меньшим уровнем загрязнения, в среднем, содержание каротиноидов составило $0,24 \pm 0,01$ мг/100 г сырого веса.

В городских биотопах содержание каротиноидов у представителей данного вида было в 1,5 выше и составило $0,37 \pm 0,02$ мг/100 г сырого веса. Вместе с тем, результаты исследований показали, что у моллюсков *V.viviparus*, представителей класса Gastropoda, уровень каротиноидов был

достоверно выше по сравнению с моллюсками *U.pictorum* - представителями класса *Bivalvia* (рис. 23).

У моллюсков *V.viviparus* биотопов пригородной зоны среднее содержание каротиноидов составило $0,91 \pm 0,05$ мг/100 сырого веса. У моллюсков, обитающих в биотопах городской черты, среднее содержание каротиноидов было в 1,4 раза выше и составило $1,37 \pm 0,08$ мг/100 сырого веса.

По-видимому, это объясняется морфофизиологическими особенностями видов, а также их экологической приуроченностью к различным местам обитания. Двустворчатые моллюски населяют, в основном, относительно чистые водоемы; и, по всей видимости, не имеют механизмов адаптации к высоким концентрациям загрязнителей среды их обитания. Брюхоногие моллюски, как показали наши исследования, способны выносить достаточно сильное загрязнение среды обитания.

Проведенный корреляционный анализ выявил наличие сильной положительной связи между содержанием каротиноидов в тканях моллюсков и физико-химическими параметрами среды обитания, такими как вариации ГМП ($r > 0,8$) и интегральный показатель загрязнения воды БПК₅ ($r \approx 0,9$).

Таким образом, уровень каротиноидов в тканях моллюсков можно рассматривать как один из информативных показателей при оценке экологического состояния водоемов.

Закключение. Результаты наших исследований показывают, что у моллюсков *U.pictorum* класса *Bivalvia* и моллюсков *V.viviparus* класса *Gastropoda* на фоне растущего загрязнения водной среды увеличивается уровень каротиноидов .

По данным литературных источников виды, характеризующиеся низким уровнем каротиноидов, снижают численность популяции при загрязнении среды, а виды с высоким содержанием каротиноидов реагируют на загрязнение среды обитания увеличением плотности популяций (Карнаухов, 1988; Бедова, 1998).

Полученные результаты выявили, что с увеличением загрязнения в биотопах возрастала доля брюхоногих моллюсков. Их популяции характеризовались более высоким содержанием каротиноидов, по сравнению с двустворчатыми.

Наши данные подтверждают, что двустворчатые моллюски *U. pictorum* я более чувствительны к загрязнению среды, чем брюхоногие *V. viviparus*. Этим можно объяснить повышение численности моллюсков класса *Gastropoda* и снижение численности моллюсков *Bivalvia* в биотопах с высоким уровнем загрязнений.

Результаты нашей работы согласуются с данными других исследователей, которые также определяли содержание каротиноидов у морских моллюсков в зависимости от уровня загрязнения среды их обитания (Карнаухов, 1988; Лукьянова, Шмидт, 1993; Бедова, 1998).

Так, было установлено, что для моллюсков одного и того же вида характерно

Морские моллюски, при обитании в загрязненных биотопах имеют повышенное содержание каротиноидов в тканях, по сравнению с моллюсками того же вида, обитающих в более чистых средах (В.Н. Карнаухов, 1997). Численность популяции таких моллюсков в условиях загрязнения возрастала, а численность популяции видов моллюсков с низким содержанием каротиноидов снижалась по мере загрязнения среды их обитания.

В экспериментах *in vitro* при помещении моллюсков в среду, загрязненную тяжелыми металлами в их тканях повышалось содержание каротиноидов (Карнаухов, 1988). При высоком содержании каротиноидов организм получает больше кислорода, предохраняя себя от развития внутриклеточной гипоксии, характерной для состояния стресса.

В экспериментах *in vitro*, в условиях 6-8-часового нефтяного загрязнения у мидий отмечалось увеличение уровня каротиноидов в 2 раза (Карнаухов, 1988). Установлено наличие тесной корреляции между содержанием каротиноидов в теле морских моллюсков и их устойчивостью к загрязнению (Лукьянова, Шмидт, 1993; Бедова, 1998).

Таким образом, результаты исследования показали, что содержание каротиноидов в моллюсках является информативным показателем и может быть использовано в биоиндикации состояния водных экосистем.

ГЛАВА 3. ГЕЛЬМИНТЫ МАЛАКОФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

3.1. Видовое разнообразие паразитофауны моллюсков

Моллюски являются важнейшим компонентом пресноводных биоценозов, играющих большую роль в динамике происходящих там процессов. Наряду с другими организмами, они участвуют в регуляции численности отдельных видов животных, в стабилизации видового состава гидробионтов водоема. Через моллюсков осуществляется экологическая связь водных биотопов с наземными. Огромна роль моллюсков в жизненных циклах трематод, где они выполняют роль промежуточных и дополнительных хозяев (Esch, Curtis, Barger, 2001). Наиболее мощный инвазионный поток идет через брюхоногих моллюсков (класс Gastropoda). Ведущую роль в нем играют катушки (сем. Planorbidae), прудовики (сем. Lymnaeidae) и битинии (сем. Vithyniidae). Некоторые трематоды рыб и амфибий развиваются с участием двустворчатых моллюсков (класс Bivalvia) (Метацеркарии трематод..., 2002). Все современные трематоды развиваются с участием моллюсков в качестве промежуточных хозяев, за исключением нескольких случаев, когда таким хозяином зарегистрированы морские олигохеты. В жизненных циклах большой группы трематод моллюски играют роль не только первых, но и дополнительных или метацеркарных хозяев. Моллюски также участвуют в процессах элиминации церкарий и адолескарий трематод, выступая, таким образом, в качестве регулятора их численности.

Исследования моллюсков с целью изучения ларвальных трематодозов – краеугольный камень для определения коренной (автохтонной) фауны региона (Воск, 1982). На территории Восточноевропейского региона у моллюсков зарегистрированы метацеркарии трематод 58 видов из 28 родов, 16 семейств (Метацеркарии трематод..., 2002).

Моллюски и их паразиты служат хорошими биоиндикаторами изменений состояния водных экосистем во времени (Keas, Blankespoor, 1997). Высокое биоразнообразие ларвальных трематод в биотопах свидетельствует о хорошем состоянии среды, так как жизненные циклы трематод могут быть

успешно реализованы в незагрязненных экосистемах (Faltýnková, Naas, 2006).

Дигенетические трематоды обычно высокоспецифичны к моллюскам - промежуточным хозяевам. Существенную роль в определении специфичности имеют гуморальные факторы плазмы крови моллюсков (de Souza, Jannotti-Passos, de Freitas, 1995; Sapp, Loker, 2000).

По нашим данным (Игнаткин, Романова, Индирякова, Видеркер, 2008), общая ЭИ моллюсков на территории Ульяновской области составила 20,2 %; при этом у 16,0 % моллюсков были выявлены церкарии и партениты, у 4,4 % – метацеркарии. На территории Ульяновской области видовое разнообразие трематодофауны моллюсков представлено как минимум, 58 видами, относящимися к семнадцати семействам. Обнаруженные трематоды семейства *Psilostomatidae* Odhner, 1913 (*Psilotrema* sp.) не ведут паразитический образ жизни, их церкарии инцистируются на различных предметах, в том числе на внутренней поверхности раковины моллюсков.

Сем. Echinostomatidae Dietz, 1909

Виды семейства являются обычными элементами трематодофауны птиц средних широт. Реже встречаются у млекопитающих, редко у рептилий, в виде исключения в рыбах. Известны случаи заражения человека.

Echinostoma robustum Yamaguti, 1935 (рис. 24)

Echinoparyphium aconiatum Dietz, 1909 (рис. 24)

Hypoderaeum conoideum (Bloch, 1782) Dietz, 1909 (рис. 24)

Moliniella anceps (Molin, 1859) Hübner, 1939 (рис. 24)

Neoacanthoparyphium echinatoides (de Filippi, 1854) Odening, 1962 (рис. 24)

Echinostomatidae gen. sp.

Сем. Plagiorchiidae (Lühe, 1901) Ward, 1917

Семейство объединяет преимущественно паразитов кишечника птиц, а также паразитов амфибий, рептилий и млекопитающих.

Виды семейства паразитируют у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих и, как исключение, у рыб: *Opisthioglyphe ranae* – кишечный паразит обыкновенного и гребенчатого тритонов и всех видов бесхвостых амфибий северного полушария, встречается также у гадюки и обыкновенного ужа; *Plagiorchis elegans*, *Plagiorchis laricola* – паразиты насекомых (стрекоз, поденок, ручейников, вислокрылок, жуков, двукрылых), а также моллюсков и ракообразных; *Plagiorchis multiglandularis* – кишечные паразиты у большого числа видов птиц десяти отрядов; *Haplometra cylindracea* и *Skrjabinoeces similis* – паразиты легких бесхвостых амфибий Европы (Метацеркарии трематод..., 2002).

Haplometra cylindracea (Zeder, 1840) Looss, 1899 (рис. 24)

Opisthioglyphe ranae (Froelich, 1791) Loos, 1907 (рис. 24)

Plagiorchis elegans (Rudolphi, 1802) Braun, 1902

Plagiorchis laricola Skrjabin, 1924

Plagiorchis multiglandularis Semenov, 1927 (рис. 24)

Skrjabinoeces similis Loos, 1899 (рис. 24)

Сем. Lecithodendriidae Odhner, 1911

Мариты трематод семейства паразитируют в кишечнике рукокрылых и насекомоядных млекопитающих, реже птиц.

Lecithodendriidae gen. sp. I

Lecithodendriidae gen. sp. II

Lecithodendriidae gen. sp. III

Lecithodendriidae gen. sp. IV

Сем. Pleurogenidae Looss, 1899

Паразиты кишечника, желчного пузыря, желчных протоков и полости тела амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. *Lecithodollfusia* sp. – трематода кишечника утиных и пастушковых птиц.

Lecithodollfusia sp.

Сем. Halipegidae Poche, 1926

Паразиты пищеварительного тракта, желчного и плавательного пузырей рыб, различных отделов кишечника

амфибий, редкие паразиты рептилий.

Halipegus ovocaudatus (Vulpian, 1858) Looss, 1899 (рис. 24)

Сем. Gorgoderidae (Looss, 1899) Looss, 1901

Phyllodistomum angulatum Linstow, 1907 (рис. 24)

Паразит мочевого пузыря и почек окуневых и некоторых карповых рыб, щуки и бычков.

Сем. Notocotylidae Lühe, 1909

Notocotylus attenuatus (Rudolphi, 1809) Kossack, 1911

Notocotylus ephemera (Nitzsch, 1807) Harwood, 1939 (рис. 24)

Notocotylus regis Harwood, 1936

Notocotylus sp.

Сем. Paramphistomatidae Fiscoeder, 1901

Diplodiscus subclavatus (Pallas, 1760)

Сем. Leucochloridiomorphidae Gover, 1938

Паразиты птиц. *Leucochloridiomorpha constantiae* паразитирует в фабрициевой сумке и кишечнике кряквы, чирков трескуна и свистунка, белоглазого нырка, погоньша, водяного пастушка и черной крачки.

Leucochloridiomorpha constantiae (Müller, 1935) Gover, 1938 (рис. 24)

Leucochloridiomorpha sp.

Leucochloridium problematicum Magath, 1920 (рис. 24)

Сем. Monorchiiidae Odhner, 1911

Кишечные трематоды рыб. Марита *Asymphylogora tincae* паразитирует в кишечнике линя, реже леща, плотвы, воблы и других рыб (Гинецинская, 1959; Метацеркарии трематод..., 2002).

Asymphylogora tincae (Modeer, 1790) Lühe, 1909

Сем. Opencolidae Ozaki, 1925

Sphaerostomum bramae (Müller, 1776) Lühe, 1909 (рис. 24)

Марита *Sphaerostomum bramae* паразитирует в кишечнике многих карповых рыб, реже у рыб других отрядов.

Сем. Opisthorchiidae Braun, 1901

Metorchis sp. (рис. 24)

Паразиты желчных ходов печени птиц и млекопитающих преимущественно Палеарктики. Среди птиц – дефинитивных хозяев трематода рода преобладают рыбацкие и утиные птицы, включая и домашних. Метацеркарии развиваются в пресноводных рыбах.

Сем. Strigeidae Railliet, 1919

Паразиты кишечника, клоаки и фабрициевой сумки птиц. Обладают широким кругом метацеркарных (беспозвоночные, рыбы, амфибии, рептилии) и резервуарных (включают рептилий, птиц и млекопитающих) хозяев.

Apatemon minor Yamaguti, 1933

Cotylurus cornutus (Rudolphi, 1808) Szidat, 1928

Strigeidae gen. sp. I

Strigeidae gen. sp. II

Strigeidae gen. sp. III

Strigeidae gen. sp. IV

Strigeidae gen. sp. V

Strigeidae gen. sp. VI

Strigeidae gen. sp. VII

Сем. Diplostomidae Poirier, 1886

Паразиты глаз и головного мозга рыб и круглоротых, изредка встречаются в хрусталиках амфибий. Метацеркарии видов рода *Diplostomum* являются возбудителями соответствующих форм диплостомозов пресноводных рыб, наносящих немалый ущерб рыбному хозяйству, особенно прудовому рыбоводству.

Diplostomum sp. I (рис. 24)

Diplostomum sp. II (рис. 24)

Сем. Schistosomatidae Looss, 1899

Trichobilharzia sp.

Bilharziella polonica (Kowalewski, 1895).

Сем. Cyatocotylidae (Mühling, 1898) Poche, 1926 (рис. 24)

Половозрелые трематоды семейства паразитируют в пищеварительном тракте птиц, реже млекопитающих. Известны случаи заражения рептилий. Метацеркарии трематод паразитируют в рыбах, амфибиях, моллюсках и пиявках.

Cyatocotylidae gen. sp. I

Cyatocotylidae gen. sp. II

Cyatocotylidae gen. sp. III

Сем. Sanguinicolidae Graff, 1907

Sanguinicola sp.

Личинки с неясным систематическим положением

Xiphidiocercariae sp. I

Xiphidiocercariae sp. II

Xiphidiocercariae sp. III (рис. 24)

Xiphidiocercariae sp. IV

Xiphidiocercariae sp. V

Xiphidiocercariae sp. VI

Xiphidiocercariae sp. VII (*Cercaria pugnax* La Val.) (рис. 24)

Xiphidiocercariae sp. VIII (*Cercaria nigrospora* Wergun, 1957)

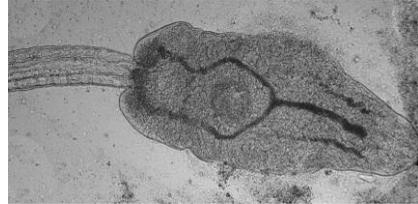
Cercariae sp. I

Metacercariae sp. I,

Metacercariae sp. II.



E. robustum (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



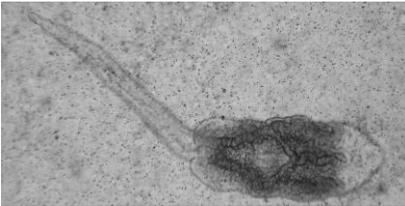
Moliniella anceps (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



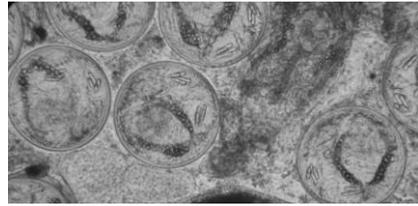
H. conoideum (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



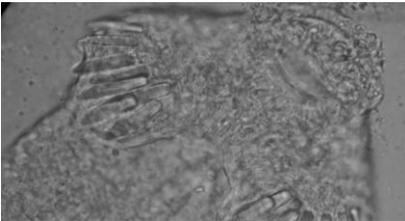
H. conoideum (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



N. echinatoides (церкария при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



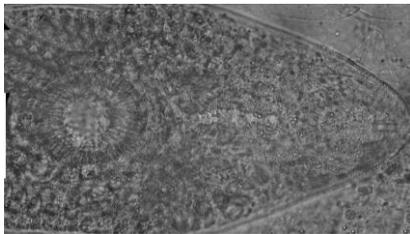
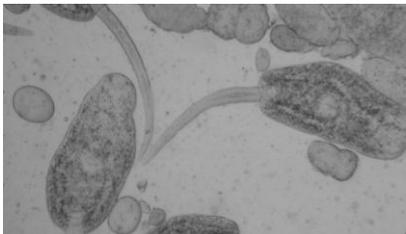
N. echinatoides (метацеркарии при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



E. aconiatum (метацеркария при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



H. cylindracea (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



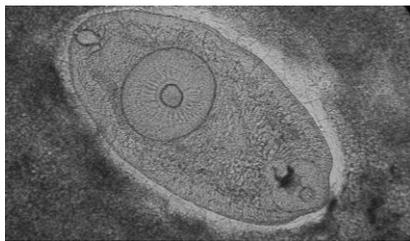
O. ranae (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2) *O. ranae* (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



P. multiglandularis (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65) *S. similis* (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



H. ovocaudatus (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65) *Ph. angulatum* (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



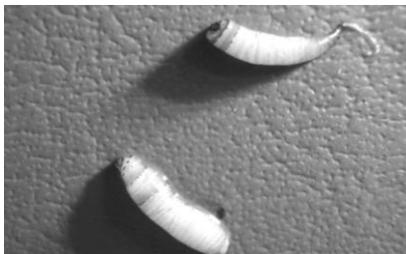
N. ephemera (при увеличении: окуляр *L. constantiae* (при увеличении: окуляр

15х, объектив 9х0,2)

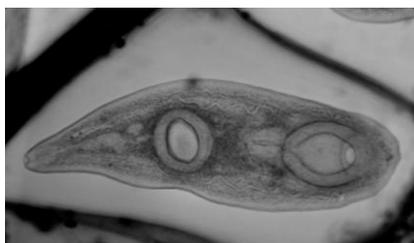


Моллюск *S. putris*, зараженный *L. problematicum*

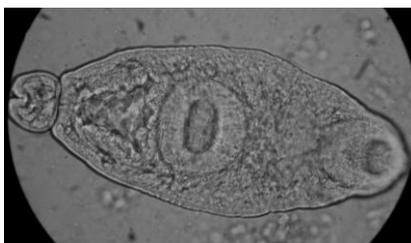
15х, объектив 9х0,2)



L. problematicum (спорозисты)



L. problematicum (церкариеум при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



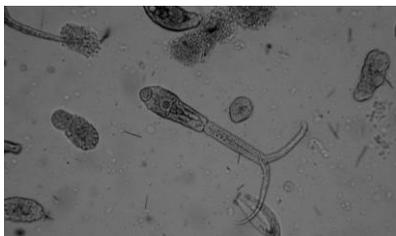
Sph. bramae (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



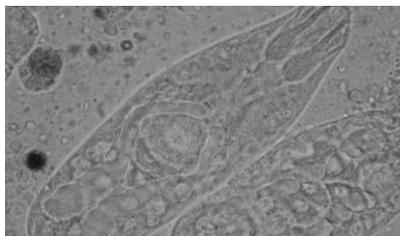
Metorchis sp. (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



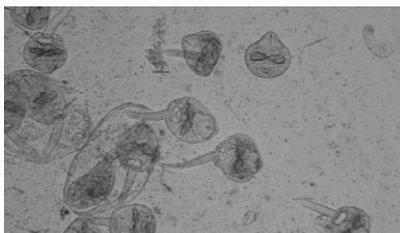
Cyatocotyliidae gen. sp. (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



Diplostomum sp. I (при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



Diplostomum sp. I (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)



Xiphidiocercariae sp. VII (Cercaria pugnax)

(при увеличении: окуляр 15х, объектив 9х0,2)



Xiphidiocercariae sp. III (при увеличении: окуляр 15х, объектив 40х0,65)

Рис. 24. Личинки трематод, отмеченные у моллюсков на территории Ульяновской области

В составе установленной трематодофауны моллюсков наибольшим числом видов были представлены сем. Strigeidae (девять видов), Echinostomatidae (шесть видов) и Plagiiorchiidae (шесть видов).

Заражение моллюсков, играющих роль первых промежуточных хозяев, осуществляется мирацидиями, вышедшими из яйца. Заражение моллюсков, играющих роль вторых промежуточных или дополнительных хозяев, осуществляется церкариями, вышедшими из тела первого промежуточного хозяина. Внедрение церкарий может произойти в тело того же моллюска, в котором развились партениты и церкарии. В этом случае моллюск будет одновременно играть роль промежуточного и

дополнительного хозяина – явление амфиксии, т.е. совмещение функций нескольких хозяев трематод в одном организме.

Из обнаруженных у пресноводных моллюсков на территории Ульяновской области 58 видов трематод большая часть (34 вида) является паразитами птиц: утиных, курообразных, пластинчатоклювых, журавлеобразных, ржанкообразных, голенастых, хищных и т.д. Распространение паразитов птиц связано с сезонными миграциями перелетных птиц, являющимися главным источником заражения моллюсков (Faltýnková, 2005).

Из обнаруженных паразитических трематод паразитами амфибий являлись 9 видов: *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae*, *Skryabinoceres similis*, *Lecithodendriidae* gen. sp. I, II, III, IV, *Halipegus ovocaudatus*, *Diplodiscus subclavatus*. Млекопитающие служат окончательными хозяевами максимум семи видам трематод: *Echinostoma robustum*, *Echinostomatidae* gen. sp., *Lecithodendriidae* gen. sp. I, II, III, IV, *Metorchis* sp. Четыре вида трематод: *Phyllodistomum angulatum*, *Asymphylogora tincae*, *Sphaerostomum brahmae*, *Sanguinicola* sp.

На территории Самарской области выявлено 17 видов трематод, дефинитивными хозяевами которых являются амфибий, на стадии партенит и церкарий у моллюсков было выявлено пять видов (Чихляев, 2004). Как указывает И.В. Чихляев (2004), основное видовое разнообразие трематод, как доминирующего класса гельминтов амфибий, характерно для озерной лягушки. На территории Ульяновской области самым распространенным видом паразита амфибий, обнаруженных у моллюсков, являлся *Opisthioglyphe ranae*, личинки которого встречались почти во всех водоемах, в которых обитали лягушки.

Личинки трематод, дефинитивными хозяевами которых являются рыбы, главным образом карповые, выявлялись в единичных случаях. Для отмеченных четырех типов церкарий сем. *Lecithodendriidae* облигатными окончательными хозяевами могут быть птицы, или млекопитающие, или амфибии; для церкарий р. *Metorchis* – птицы или млекопитающие.

Видовой состав трематод моллюсков *Lymnaea stagnalis* представлен 16 видами трематод, из них пятнадцать видов на стадии партенит и церкарий (ЭИ=23,2±1,7 %) и шесть – на стадии

метацеркарий (ЭИ=2,5±0,6 %). Экстенсивность инвазии *Lymnaea stagnalis* личинками трематод составила 25,4±1,7 %.

Общая зараженность моллюсков личинками трематод составила 20,2 %, церкариями и партенитами - 16,0 %, метацеркариями – 4,4 %.

В качестве промежуточных хозяев трематод в биоценозах Ульяновской области наибольшее значение имели брюхоногие моллюски. ЭИ брюхоногих моллюсков личинками трематод составила 21,5±0,9 %, в то время как ЭИ двустворчатых моллюсков была в четыре раза ниже и составила 5,2±1,6 % ($p < 0,001$). Видовое разнообразие трематодофауны брюхоногих моллюсков оказалось в девять раз выше, чем двустворчатых, и было представлено 55 видами.

Наибольшее значение в формировании и функционировании паразитарных систем в биоценозах Ульяновской области имеют брюхоногие моллюски. Следует отметить, что брюхоногие моллюски значительно чаще выступают в роли первого промежуточного хозяина трематод, в то время как двустворчатые – в роли второго промежуточного хозяина. У брюхоногих моллюсков инвазии партенитами и церкариями отмечались в четыре раза чаще, чем инвазии метацеркариями, а у двустворчатых – в 52 раза реже.

Значимость моллюсков как первых промежуточных хозяев на территории Ульяновской области можно представить в виде следующего последовательного ряда:

Lymnaea stagnalis > *Planorbarius planorbis* > *Bithynia tentaculata* > *Lymnaea ovata* > *Viviparus viviparus* > *Lymnaea palustris* > *Planorbarius corneus* > *Lymnaea auricularia* > *Anisus vortex* > *Viviparus contectus* > *Lymnaea corvus*.

Значимость моллюсков как вторых промежуточных хозяев можно представить в виде следующего последовательного ряда:

Lymnaea stagnalis > *Lymnaea ovata* > *Lymnaea palustris* > *Planorbarius planorbis* > *Sphaerium nucleus*.

Зараженность моллюсков партенитами и церкариями представлена в следующем последовательном ряде:

Viviparus viviparus > *Lymnaea corvus* > *Lymnaea stagnalis* > *Bithynia tentaculata* > *Anisus vortex* > *Lymnaea palustris* > *Planorbarius corneus* > *Planorbarius planorbis* > *Lymnaea auricularia*

> *Viviparus contectus* > *Lymnaea ovata*.

Зараженность моллюсков метацеркариями представлена в следующем последовательном ряде:

Viviparus contectus > *Lymnaea auricularia* > *Anisus vortex*.

Ведущую роль в качестве промежуточных хозяев трематод в Ульяновской области выполняют виды моллюсков, занимающие доминантные позиции в функционировании биоценозов. Так, моллюски р. *Lymnaea*, имеющие повсеместное распространение и высокую плотность популяций, в биоценозах области выступают компонентами 24 паразитарных систем. Трематоды, формирующие эти системы, относятся к девяти семействам.

Для подтверждения обнаруженных особенностей и выявления степени сходства трематодофауны пресноводных моллюсков была проведена классификация паразитарных сообществ (рис. 25). Дендрограмма паразитофауны моллюсков показывает (рис. 25) наличие трех групп моллюсков-хозяев.

Наибольшее сходство трематодофауны наблюдается в семействе *Lymnaeidae*.

Анализ сходства – различия фаун трематод (коэффициенты Жаккара I_j , Сьеренсена-Чекановского I_{Cs}) между представителями семейства *Lymnaeidae* и остальных семейств пресноводных моллюсков показал самый высокий индекс сходства трематодофауны прудовиков с дрейссенами (I_{Cs} 0,23, I_j 0,13), далее с планорбидами (I_{Cs} 0,22, I_j 0,13), живородками (I_{Cs} 0,18, I_j 0,10) и с битиниевыми и пизидидами (I_{Cs} 0,16, I_j 0,16).

Анализ сходства – различия фаун трематод между представителями семейства *Planorbidae* и остальных семейств пресноводных моллюсков показал самый высокий индекс сходства трематодофауны с битиниевыми (I_{Cs} 0,22, I_j 0,13), далее с живородками (I_{Cs} 0,21, I_j 0,12), и с дрейссенами и сем. *Pisidiidae* (I_{Cs} 0,11, I_j 0,06).

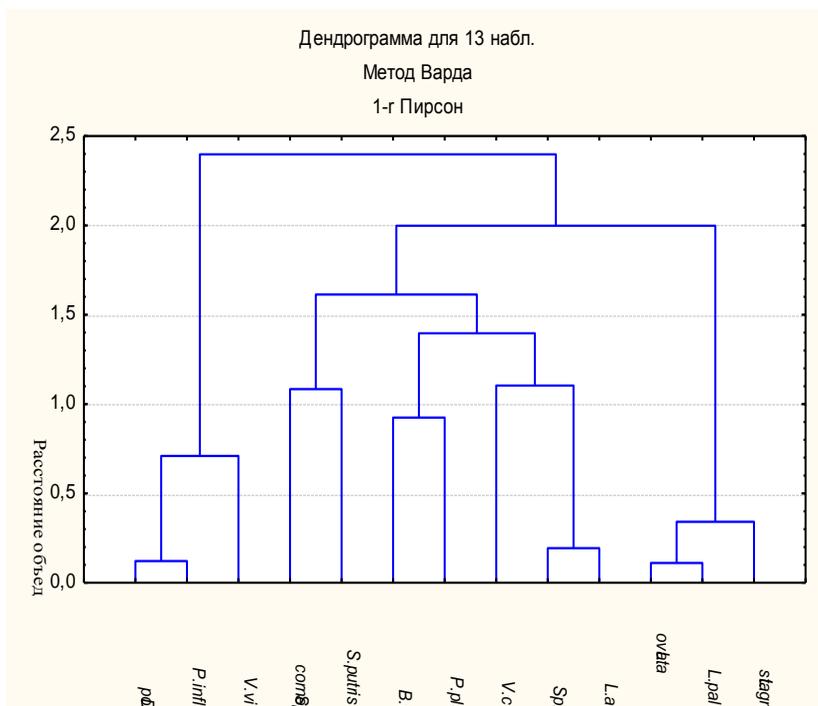


Рис. 25. Дендрограмма сходства трематодофауны пресноводных моллюсков по видовому составу (индекс Чекановского-Серенсена)

Анализ сходства – различия фаун трематод между дрейссеной и представителями остальных семейств пресноводных моллюсков показал самый высокий индекс сходства трематодофауны с сем. Pisidiidae (I_{Cs} 0,50, I_j 0,33), далее с живородками (I_{Cs} 0,24, I_j 0,13), с прудовиками (I_{Cs} 0,23, I_j 0,13), с битиниевыми (I_{Cs} 0,13, I_j 0,07) и с планорбидами (I_{Cs} 0,11, I_j 0,06).

Трематодофауна прудовиков (сем. *Lymnaeidae*) представлена в общей сложности 20 видами. Максимальное число видов трематод имеет большой *Lymnaea stagnalis* и яйцевидный прудовики *Lymnaea ovata* (17 и 11 видов соответственно), у остальных представителей этого семейства от четырех видов (ушковидный прудовик *Lymnaea auricularia*) до семи (*Lymnaea*

palustris). Коэффициент сходства фауны трематод *Lymnaea palustris* самый высокий с *Lymnaea ovata* (I_{Cs} 0,67, I_j 0,50), далее следует *Lymnaea auricularia* (I_{Cs} 0,55, I_j 0,38) и *Lymnaea stagnalis* (I_{Cs} 0,50, I_j 0,33).

Прудовик большой (*Lymnaea stagnalis*) в целом обитает в стоячих и медленно текущих водоемах, главным образом на подводных частях растений; требует определенного минимума глубины, примерно 0,5 м. *Lymnaea palustris* предпочитает мелкие зарастающие (в том числе полупостоянные) водоемы, обитает на растениях, детрите и листовом опаде, может встречаться в крупных прудах и озерах на растениях, детрите и песке. *Lymnaea ovata* (прудовик яйцевидный) обитает в озерах, водохранилищах и медленных реках на иле, детрите и водных растениях.

Коэффициент сходства фаун трематод между представителями семейства Viviparidae равен: I_{Cs} 0,15, I_j 0,08. Причиной относительно низкого сходства трематодофауны живородки речной и болотной является различия в экологии моллюсков. Трематодофауна живородки речной *Viviparus viviparus* имеет наиболее высокий коэффициент сходства с *Pisidium inflatum* (I_{Cs} 0,36, I_j 0,22), шаровкой *Sphaerium nucleus* (I_{Cs} 0,33, I_j 0,20).

Трематодофауна *Bithynia tentaculata* представлена 11 видами и имеет наиболее высокий коэффициент сходства с *Planorbis planorbis* (I_{Cs} 0,16, I_j 0,09), *Pisidium inflatum* (I_{Cs} 0,15, I_j 0,08) и *Sphaerium inflatum* (I_{Cs} 0,15, I_j 0,08).

Различия гельминтофауны моллюсков могут быть обусловлены гостальной специфичностью паразитов, а также разницей местообитания хозяев, отсутствием предпосылок для реализации жизненного цикла ряда видов гельминтов, в частности трематод.

Таким образом, гельминтофауна пресноводных моллюсков на территории Ульяновской области представлена трематодами, жизненные циклы которых включают целый ряд позвоночных животных – рыб, амфибий, млекопитающих, птиц.

3.2. Пространственное распределение гельминтоинвазий малакофауны

Известно, что в пределах конкретного местообитания

уровни инвазии могут варьировать (Кеннеди, 1978). По данным литературного источника можно успешно характеризовать конкретные территории и экосистемы по их паразитофауне и даже предсказать встречаемость разных видов и интенсивность инвазии.

W.L. Wisniewski (1958) на примере ряда озер Польши показал, что наиболее разнообразна паразитофауна олиготрофных озер, где большинство паразитов завершает свой жизненный цикл в рыбах – главных хищниках в таких водоемах, поэтому экосистема практически закрытая. В отличие от этого в эвтрофных озерах паразитофауна менее разнообразна: у рыб чаще паразитируют личиночные стадии паразитов, завершающих свой жизненный цикл у птиц. В таких озерах взаимодействие между озером и окружающей его местностью довольно значительно, и вся экосистема гораздо более открытая. Эти заключения подтверждаются аналогичными исследованиями G.W. Esch (1971) в штате Мичиган.

Наиболее распространенными в водных экосистемах Ульяновской области оказались трематоды *Opisthioglyphe ranae*. Так, во всех исследованных водоемах были, по нашим данным (Игнаткин, Индирякова, Романова, 2006), отмечены прудовики *L. stagnalis*, которые тяготеют к биотопам с водной растительностью. Несколько реже встречались моллюски *L. ovata* (53,8% исследованных водоемов). В отличие от остальных видов сем. Lymnaeidae для них была характерна эвритопность: они встречались в гетерогенных по экологическим условиям водоемах и их участках, в том числе и на дне глубоководных затонов рек и на мелководных участках с быстрым течением.

Довольно широко распространены в водоемах области моллюски сем. Viviparidae. Моллюски *V. viviparus* отмечались в шести из 26 обследованных водоемов, причем, как в текучих, так и в стоячих. Большое распространение в гидробиоценозах области получили представители сем. Bulinidae, а именно *P. corneus*. Другие виды сем. Planorbidae и Bithyniidae встречались в гидробиоценозах области намного реже, несмотря на то, что в других регионах России они являются более многочисленными (Прозорова, Старобогатов, 1991; Сербина, 2002, 2005).

Сравнение индексов общности Чекановского-Серенсена, вычисленных для малакофауны водоемов и паразитофауны тех же

водоемов, показывает, что малакофауна в водоемах сходна в большей мере, чем паразитофауна моллюсков, обитающих в этих же водоемах (табл.9-10). Паразиты предъявляют более строгие требования к среде обитания, чем их хозяева, что вызвано необходимостью наличия в одном биотопе для осуществления жизненного цикла паразита целого круга хозяев: окончательного, нескольких промежуточных хозяев.

Как свободноживущие, так и паразитические организмы обычно не имеют равномерного распределения в окружающей среде (Combes, 1999). Моллюски могут быть широко распространены в данной среде обитания и обладать богатой паразитофауной, в то время как те же самые виды моллюсков в другом биотопе будут мало инвазированы (Probert, 1966b).

Видовое богатство трематод в популяции моллюсков может зависеть от экологического типа водной среды обитания. В естественной среде обитания моллюски имеют более богатую трематодофауну, по сравнению с искусственно созданным водоемом, однако другие ученые не отметили существенных различий трематодофауны (Morley et al., 2004).

Наиболее высокая инвазированность моллюсков обычно наблюдается в малых, мелких и застаивающихся непроточных водоемах с богатой водной фауной (Blair, 1973; Bertman, 1980), чем в проточных водоемах – реках, протоках (Bertman, Wojciechowska, 1974). Подобный факт объясняется более высокой плотностью яиц трематод, выделившихся из позвоночного хозяина, в малых мелких водоемах и более высокой вероятностью встречи моллюска и мирацидия (Faltinkova, 2005).

Эта гипотеза была выдвинута еще В.Ж.Викгрен (1956), предположившего, что распространенность трематод в популяциях моллюсков зависит от плотности мирацидий, плотности популяций моллюсков, скорости движения воды, фауны птиц в изучаемых водоемах (как источника яиц паразитов) и угла наклона береговых склонов, с которых поступают экскременты дефинитивных хозяев в составе дождевых смывов. Отмечено влияние на видовое разнообразие и экстенсивность инвазии моллюсков колебания уровня воды (Toledo et al., 1998; Garard, 2001).

Многие авторы указывают, что возникновение

многочисленных систем включающих моллюска-хозяина и присутствие разнообразных окончательных хозяев, представляет собой идеальную среду для установления жизненного цикла гельминтов (Probert, 1965а, б, 1966а, б; Loy, Haas, 2001; Skirnisson et al., 2004). N.J. Morley, M.E. Adam, J.W. Lewis (2004) предполагают, что трансмиссия личинок трематод может прямо или опосредованно регулироваться физической нестабильностью водной среды обитания, что связано с количеством и качеством хозяев.

Таблица 9. Индекс сходства Чекановского-Серенсена (под диагональю) и Жаккара (над диагональю) водоемов по малакофауне

индекс Жаккара / индекс Чекановского-Серенсена	озера	пруды	бол.Кочкарь	все реки	Куйбыш.водохр.	реки без Волги	р.Свияга	реки без Свияги
озера	●	0,429	0,357	0,333	0,381	0,355	0,385	0,417
пруды	0,600	●	0,211	0,548	0,500	0,586	0,538	0,520
бол.Кочкарь	0,526	0,348	●	0,121				
все реки	0,500	0,708	0,216	●	0,469	-	-	-
Куйбыш. водохр.	0,552	0,667		0,638	●		0,444	
реки без Волги	0,524	0,739				●		
р.Свияга	0,556	0,700			0,615		●	0,517
реки без Свияги	0,558	0,684					0,682	●

Таблица 10. Индекс сходства Чекановского-Серенсена (под диагональю) и Жаккара (над диагональю) водоемов по паразитофауне моллюсков

индекс Жаккара индекс Чекановского-Серенсена	озера	пруды	бол.Кочкарь	все реки	Куйбыш.водохр.	реки без Волги	р.Свияга	реки без Свияги
озера	•	0,162	0,150	0,170	0,214	0,188	0,154	0,206
пруды	0,279	•	0,130	0,419	0,370	0,364	0,263	0,375
бол.Кочкарь	0,261	0,231	•	0,071				
все реки	0,290	0,590	0,133	•	0,214			
Куйбыш.водохр.	0,353	0,541		0,353	•		0,156	
реки без Волги	0,316	0,533				•		
р.Свияга	0,267	0,417			0,270		•	0,243
реки без Свияги	0,341	0,545					0,391	•

Достаточно широкий диапазон колебаний температуры и уровня воды может снижать шанс проникновения мирацидия в моллюска, в то время как крутой склон и большая глубина могут препятствовать скоплению птиц вокруг водоема.

Для инвазивности моллюсков трематодами характерны сезонные колебания, особенности которых зависят от климатической зоны. В Польше, например, большинство зрелых церкарий выходят из *P. corneus* между июнем и августом (Zdun, 1959). Экстенсивность инвазии *Limnea stagnalis* снижалась весной (59%) и увеличивалась летом, достигая своего пика в конце августа (81,1%) и уменьшалась осенью (68,9%) (Bertman, 1980). E. Zbikowska (2006) наблюдала характерные особенности сезонной динамики, в зависимости от вида паразита, для трех видов трематод в *L. stagnalis* из 26 популяций, обитающих в центральной Польше.

Наибольшее количество моллюсков, инвазированных *Diplostomum pseudospathaceum* Niewiadomska, 1984 встречалось осенью первого сезона и ранней весной следующего сезона исследований, что показывает на перезимовывание паразита в теле своего первого промежуточного хозяина. Наибольшая экстенсивность инвазии *Echinoparyphium aconiatum* Dietz, 1909 была летом, тогда как *P. elegans* регистрировался на постоянном уровне в течение всего вегетационного периода с апреля по октябрь. В Финляндии и Германии инвазивность *L. peregra* и *L. stagnalis* увеличивалась с весны до позднего лета (Vaughn et al., 2000; Loy, Haas, 2001; Karvonen et al., 2006).

В Исландии наибольшая инвазивность *B. tentaculata* была отмечена осенью и ранней зимой (Morley et al., 2004). A.J. Probert (1966b) наблюдал два периода высокой инвазивности ларвальными трематодозами в Южном Уэльсе (Великобритания) – с апреля по май и с августа по сентябрь. Весенний пик инвазии был связан с развитием бесполок стадий паразитов, которые могли перезимовать в своих хозяевах-моллюсках. Поздней весной большая часть моллюсков погибло. Снижение инвазивности может быть связано с тем, что молодые моллюски еще не успели заразиться. Летний прогресс связан с ростом моллюсков и их заражением, в результате приводящим ко второму подъему инвазии.

Таким образом, работы W. Zdun (1959), A.J. Probert (1966b),

М. Bertman (1980), Е. Zbikowska (2006) и Е. Zbikowska et al. (2006) показывают, что сезонные изменения масштабов трематодозной инвазии моллюсков зависят от широкого ряда экологических факторов, таких как температура, изменений в составе популяции моллюсков по причинам смертности и доступности окончательного хозяина в разное время года, играющих наиболее важную роль. На основе вышеупомянутых фактов была выдвинута гипотеза о тесной связи колебаний распространенности трематод и числа моллюсков-хозяев.

Высокая плотность популяции моллюсков должна приводить к множественным смешанным трематодозным инвазиям. Однако исследования (Rees, 1932; Wikgren, 1956; Zdun, 1959; Bertman, 1980; Faltinkova, 2005) показывают, что двойные церкариозные инвазии моллюсков отмечаются относительно редко. Одни виды церкарий более часто сосуществуют с метациркариями других видов (Probert, 19656; Vaygynen et al., 2000).

Присутствие одних видов трематод в моллюсках может содействовать существованию других видов, как например в случае *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 и *Biomphalaria glabrata* (Preston, 1910) и *Echinostoma paraensei* Lie, Basch, 1967 (Lie, Richards, 1977). С другой стороны может наблюдаться антагонизм между двумя видами (Probert, 19666; Pokora, 1990).

Взаимодействие может принимать форму аменсализма (когда химические компоненты секторов одних видов ингибируют развитие других) и пространственной и пищевой конкуренции, при которой два разных вида имеют сходные предпочтения, ввиду чего их экологические ниши перекрываются. Хищничество, особенно в случае редий трематод, может наблюдаться элиминация личинок другого паразита (Basch et al., 1970).

На распространенность трематод в популяциях различных видов моллюсков может оказывать влияние присутствие естественных врагов этих паразитов. Хорошо известен факт поедания *Chaetogaster* (Oligochaeta, Naididae) мирацидиев или других стадий трематод, что лимитирует возможность заражения моллюсков (Khalil, 1961; Wajdi, 1964).

На выход личинок трематод из первого промежуточного хозяина – моллюска воздействуют различные факторы окружающей

среды. Например, хорошо изучено влияние температуры на эмиссию церкарий. Многие виды трематод увеличивают эмиссию при повышении температуры (Lyholt, Buchmann, 1996; Mouritsen, 2002); в то время как другие виды, например *Renicola roscovita* and *Maritrema novaezealandensis*, паразитирующие в моллюсках *Littorina littorea* и *Zeacumantus subcarinatus*, соответственно, уменьшают выход церкарий при увеличении температуры (Thieltges, Rick, 2006; Koprivnikar, Poulin, 2009).

Представленные данные показывают, что биотические и абиотические факторы оказывают значительное влияние на распространенность трематод в популяции моллюсков, но результаты исследования зависят также от методического обеспечения. Важную роль играют длительность проводимого исследования, количество и качество исследуемого материала, также как и метод, используемый для обнаружения паразита.

ГЛАВА 4. ПАЗАРИТОФАУНА АМФИБИЙ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

4.1. Гельминтофауна бесхвостых амфибий

Амфибии, как взрослые, так и их личинки, являются обязательным элементом любого сложившегося пресноводного биоценоза. Их амфибиотическая природа обеспечивает экологическую связь чисто водных организмов с наземными. Через амфибий и их личинок – головастиков идет поток инвазии к рыбам, рептилиям, птицам и млекопитающим. Амфибии играют большую роль в масштабных процессах, протекающих в водоеме, например, в круговороте веществ и энергии, в стабилизации количественного и качественного состава фауны гидробионтов водоемов.

Амфибии считаются надежными показателями качества окружающей среды. В западной части США общее снижение популяции лягушек происходит параллельно с очевидным мировым сокращением. Факторы, которые, как считается, способствуют снижению популяции лягушек, включают сокращение мест обитания, интродукцию чужеродных видов, чрезмерную эксплуатацию, болезни, изменения климата и снижение качества воды. Что касается качества воды, агроэкосистемы используют 80-90% водных ресурсов в западных районах Соединенных Штатов, что часто приводит к увеличению эвтрофикации. Последние исследования показывают, что эвтрофикация (увеличение рН, температуры воды, и не-ионизованного аммиака) может быть связана с эмбриональной смертностью лягушек или аномалиями развития. Однако до настоящего времени не определены критерии качества воды для лягушек и других земноводных (Boyer, Grue, 1995).

В Ульяновской области обитает 11 видов амфибий, относящихся к 5 семействам отряда Caudata (Кривошеев, 2006). Род *Rana* представлен 5 видами, из которых наиболее обычным видом является озерная лягушка *Rana ridibunda* Pallas., 1771.

Озерная лягушка обитает в различных водотоках и водоемах за исключением малых рек, протекающих в сплошных лесных массивах. В открытых ландшафтах озерная лягушка встречается в залитых водой придорожных канавах. В целом предпочитает

открытые, хорошо прогреваемые места с богатой травянистой растительностью. На территории Ульяновской области (Кривошеев, 2006) озерная лягушка обитает как в небольших реках (Сельдь, Малый Чермшан, Гуща, Бирля, Урень, Карсунка, Сызранка), озерах (Песчаное), старицах, так и по берегам крупных рек: Волги, Суры, Свияги, Большого Черемшана, Барыша.

Гельминтофауна озерной лягушки на территории Ульяновской области представлена 34 видами гельминтов, относящихся к 28 родам 16 семейств 3 классов: Cestoda (1 вид), Trematoda (25 видов), Nematoda (12 видов). Трематодрофауна амфибий отличается богатством и разнообразием и уступает только рыбам и моллюскам.

Класс Cestoda Rudolphi, 1808

Огряд Pseudophyllidea Cams, 1863

Семейство Diphyllbothriidae Luhe, 1910

Род *Spirometra* Miller, 1937

Spirometra erinaceieuropaei (Rud., 1819), larvae

Хозяин: лягушка озерная (ЭИ=0,43%).

Локализация: полость тела.

Места находок: р. Свияга на территории г.Ульяновска (ЭИ=1,16%; 1 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae.

Первые промежуточные хозяева циклопы *Acanthocyclops viridis* и *Mesocyclops leickarti*; вторые – рептилии (обыкновенный и водяной ужи, обыкновенная гадюка; в эксперименте — прыткая ящерица), реже — грызуны (Дубинина, 1951; Дубинин, 1952).

Половозрелые формы паразитируют в кишечнике млекопитающих семейства псовых Canidae и кошачьих Felidae (Yamamoto et al., 2009). Экспериментально установлена способность плероцеркоидов переходить в организм приматов. Отмечено участие в цикле развитии резервуарных хозяев — врановых птиц, куньих и насекомоядных млекопитающих (Дубинина, 1951).

Земноводные (озерная лягушка) относятся ко вторым промежуточным хозяевам паразита (Дубинина, 1951; Рыжиков и

др., 1980).

Класс Trematoda Rudolphi, 1808

Отряд Fasciolida Skrjabin et Schulz, 1935

Семейство Gorgoderidae Looss, 1899

Род *Gorgoderina* (Looss, 1902)

Gorgoderina vitelliloba (Olsson, 1876)

Хозяин: лягушка озерная (ЭИ=1,73%, ИИ=2,75±2,87 экз.).

Локализация: мочевого пузыря.

Места находок: у озерной лягушки р.Красная (1,85%, 1 экз./особь), озеро в с. Ундоры (2,29%, 7-1 экз., ИИ=3,33±3,22).

Широкоспецифичный паразит амфибий семейств Ranidae, Bufonidae и Discoglossidae (Mata-López, León-Règagnon, 2005; Saglam, Arikan, 2006; Saeed, Al-Barwari, Al-Harmini, 2007).

Первыми промежуточными хозяевами паразита служат двустворчатые моллюски *Sphagnum corneum*, *Sph. drepanaudi*, *Pisidium casertanum* и *Musculium lacustre* (Пигулевский, 1952, 1953; Скрябин, 1953 (Т.VIII., с.522); Vojtkova, 1974); вторыми – вислоккрылки *Stalis lutaria* (Vojtkova, 1974) и головастики амфибий *Rana temporaria*, *Bufo bufo* (Калабеков, 1976).

Род *Gorgoderina* (Loos, 1902)

Gorgoderina skrjabini Pigulevsky, 1953

Хозяин: лягушка озерная (ЭИ=0,87%, ИИ=2,00±1,41 экз.)

Локализация: мочевого пузыря.

Места находок: озера на территории с.Ундоры (1,53%, 1-3 экз./особь, ИИ=2,00±1,41 экз.).

Жизненный цикл триксенный. Промежуточными хозяевами являются двустворчатые моллюски. Метацицеркарии развиваются в теле насекомых и ракообразных.

Род *Gorgoderina* Loos, 1899

Gorgoderina pagenstecheri Ssinitzin, 1905

Хозяин: лягушка озерная (ЭИ=0,43%, ИИ= 2 экз.)

Локализация: мочевой пузырь.

Места находок: р.Свяга (1,53%, 1-3 экз./особь, ИИ=2,00±1,41 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae.

Первые промежуточные хозяева – двустворчатые моллюски *Sphaerium corneum*, *Sph.drepanaedi* и *Pisidium fossarinum*, *P.casertanum* (Синицын, 1905; Гинецинская, 1959); вторые – личинки стрекоз родов *Lestes*, *Aeschna*, *Agrion*, семейства Cordulidae, Libellulidae и Coenagrionidae (Синицын, 1905; Краснолобова, Илюшина, 1991).

Семейство Halipegidae Poche, 1926

Род *Halipegus* Looss, 1899

Halipegus ovocaudatus (Vulpian, 1859)

Хозяин: лягушки — озерная (0,43%, ИИ=1 экз.).

Локализация: ротовая полость.

Места находок: у озерной лягушки – р. Свяга (17,39%; 2-30 экз., ИИ=12,86±10,33).

Широкоспецифичный паразит земноводных семейств Discoglossidae, Ranidae и Salamandridae.

Роль первого промежуточного хозяина играет брюхоногий моллюск *Planorbis planorbis* (Matzke, 1959); второго – циклопы рода *Macrocyclus*; третьего – стрекозы родов *Agrion*, *Lestes*, *Ischnura*, *Coenagrion* и *Sympetrum* (Синицын, 1905; Павлюк, 1980; Краснолобова, Илюшина, 1991; Combes, Kechemir, 1975; Kechemir, 1976).

Семейство Diplodiscidae Skrjabin, 1949

Род *Diplodiscus* Diesing, 1836

Diplodiscus subclavatus (Pall., 1760)

Хозяин: лягушки — озерная (10,39%, ИИ=21,83±21,44 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у озерной лягушки – р. Кулатка на территории р.п. Старая Кулатка (17,39%; 2-30 экз., ИИ=12,86±10,33), оз. Песчаное р.п. Чердаклы (5,77%, 12-36

экз., ИИ=23,67±12,01), озера на территории с. Ундоры (8,40%, 1-71 экз./особь, ИИ=29,27±28,56 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий.

Промежуточными хозяевами являются брюхоногие моллюски рода *Planorbis* (Гинецинская, 1959а; Шульц, Гвоздев, 1972; Калабеков, 1975а, б, 1976; Bourgat, Kulo, 1977); реже - *Anisus vortex*, *A. spirorbis*, *A. leucostomus*, *Viviparus viviparus* и *Segmentina nitida* (Vojtkova, 1974). Неполовозрелая форма обнаружена в кишечнике обыкновенного ужа на территории Самарской области (Кириллов, 2000), в Польше (Bertman, 1993).

Семейство Plagiorchidae Lühe, 1901

Род *Astiotrema* Looss, 1900

Astiotrema monticelli (Stossich, 1904) larvae

Хозяин: лягушки — озерная (0,43%, ИИ=1 экз.).

Локализация: полость тела.

Места находок: у озерной лягушки – р. Свяга (17,39%; 2-30 экз., ИИ=12,86±10,33).

Широкоспецифичный паразит амфибий.

Первым промежуточным хозяином служит брюхоногий моллюск *Vithynia leachi*. Во взрослой форме паразитирует в кишечнике змей семейства ужовых *Colubridae*, реже – гадюковых *Viperidae* (Тимофеева, 1961; Рыжиков, Шевченко, 1976; Шарпило, 1976). Амфибии (озерная и остромордая лягушки, обыкновенные чесночница, квакша и тритон, краснобрюхая жерлянка) принадлежат к числу вторых промежуточных хозяев паразита (Рыжиков и др., 1980).

Род *Naplometra* Looss, 1899

Naplometra cylindracea (Zeder, 1800) Looss, 1899

Хозяин: лягушка озерная (0,43%, ИИ=2,00 экз.).

Локализация: легкие.

Места находок: у одной самки озерной лягушки – оз. Песчаное р.п. Чердаклы (1,92%; 2 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства *Ranidae*.

Церкарии проникают в головастики, где и инцистируются. Через 3-4 дня они покидают цисты и мигрируют в легкие, где и превращаются в марит (Добровольский, Райхель, 1973).

Первым промежуточным хозяином служат брюхоногие моллюски *Lymnaea ovata* и *Lymnaea palustris*, *Galba (L.) truncatula*, *L. glabra*, *L. palustris* (Добровольский, Райхель, 1973; Goumghar et al., 2000; Vignoles, Rondelaud, Dreyfuss, 2007). Согласно некоторым данным, роль второго промежуточного хозяина могут играть личинки поденок *Ephemera vulgatum* (Ланге, 1969) и жуков *Ilybius fuliginosus* (Голикова, 1960б), а также молодь амфибий *Rana arvalis*, *R. temporaria* (Добровольский, Райхель, 1973; Grabda-Kazubaska, 1970; Vojtkova, 1970, 1974). По мнению Люэ (Lühe, 1909) церкарии *H.cylindracea* могут проникать в тело личинок жука-тинника *Ilybius fuliginosus* и превращаться в зрелых метацеркарий.

Экспериментально установлена возможность заражения земноводных непосредственно церкариями паразита, которые, минуя стадию метацеркарий и мигрируя в легкие хозяина, развиваются в половозрелые формы (Grabda-Kazubaska, 1974).

Haplometra cylindracea значительно сдерживает развитие фасциолы в промежуточном хозяине или она вообще не развивается (Будалова, 1986; Будалова, Радченко, 1989; Goumghar et al., 2000; Rondelaud et al., 2001; Vignoles, Rondelaud, Dreyfuss, 2007). Таким образом, *Haplometra cylindracea* выступает в роли агента биологической борьбы с фасциолезом.

Н.М. Радченко, А.А. Шабунов (2008) сообщают об антагонистических взаимоотношениях *Haplometra cylindracea* и *Rhabdias bufonis*: у травяной лягушки наблюдались различия в зараженности при раздельной и совместной встречаемости этих видов. ЭИ *Rhabdias bufonis* без трематод в 1,8 раза выше, чем совместно с *Haplometra cylindracea*.

Род *Opisthioglyphe* Looss, 1899

Opisthioglyphe ranae (Frölich, 1791)

Хозяин: лягушки – озерная (11,26%, ИИ=13,46±16,09 экз.).

Локализация: кишечник, желудок.

Места находок: у озерной лягушки – озера с. Ундоры (9,16%, 1-65 экз./особь, ИИ=16,17±22,32 экз.), р.Томышевка (4,55%,

12-16 экз./особь, ИИ=14,00±2,83 экз.), на территории г.Ульяновска р.Свияга (2,94%; 1-25 экз./особь, ИИ=9,33±13,58 экз.), р.Красная (11,11%, 3-21 экз./особь, ИИ=13,17±7,83 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий (Saeed, Al-Barwari, Al-Harmni, 2007; Düşen, 2007).

Первыми промежуточными хозяевами являются брюхоногие моллюски *Lymnaea stagnalis*, *L. limosa*, *Lymnaea palustris*, *Planorbarius corneus* и *Anisus vortex*, реже - *Radix ovata* и *R. auricularia* (Гинецинская, 1959а; Кулакова, Быковская-Павловская, 1976; Vojtkova, 1974; Manga-González, González-Lanza, Kanev, 1994; Zbikowska, Zbikowski, 2005; Faltýnková, Haas, 2006; Faltýnková, Nasincová, Kablásková, 2007; Zbikowska, 2007); вторыми - головастики земноводных и гастроподы семейства Lymnaeidae (Синицын, 1905; Добровольский, 1965б; Шульц, Гвоздев, 1972; Grabda-Kazubska, 1968/1969). Заражение взрослых амфибий метацеркариями возможно и при каннибализме.

Имеются сведения об обнаружении метацеркарии паразита у стрекоз *Aeschna sp.*, *A. grandis*, *Agrion sp.* и *Sympetrum vulgatum* (Краснолобова, 1970; Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991), двукрылых семейства Chironomidae, ручейников *Limnephilus sp.* и *Phryganea sp.* (Добровольский, 1965б), поденок, неснянок, бокоплавов (Hall, 1929) и пиявок *Erpobdella octoculata* (Vojtkova, 1971). Однако их участие в жизненном цикле паразита в качестве промежуточных хозяев не подтверждается.

Данный вид обнаружен у обыкновенного ужа на территории Самарской области (Кириллов, 2000) и обыкновенного ужа. Заражение рептилий, по-видимому, произошло при поедании ими амфибий. Заражение дефинитивных хозяев происходит двумя путями через промежуточного хозяина – моллюска и через метацеркарии, которые развились в теле того же хозяина – амфибий, что является фактом вторичного сокращения жизненного цикла трематоды, когда выпадает дополнительный или метацеркарный хозяин. Марита *O. ranae* обладает постциклическим паразитизмом, т.е. продолжает жить в кишечнике нового хозяина, проглотившего зараженную амфибию. Такие случаи известны для обыкновенного ужа, желтопузика, степной и обыкновенной гадюки (Шарпило, 1976).

Род *Pneumonoeces* Looss, 1902

Pneumonoeces variegatus (Rudolphi, 1819) Looss,
1902

Хозяин: лягушки – озерная (11,26%, ИИ=4,31±3,03 экз.).

Локализация – легкие.

Места находок: у озерной лягушки из оз.Песчаное (9,62%, 1-5 экз./особь, ИИ=3,40±1,82 экз.), озера с.Ундоры (1,53%, 1-5 экз./особь, ИИ=3,00±2,83 экз.), на территории г.Ульяновска р.Свияга (8,82%; 1-15 экз./особь, ИИ=3,56±4,41 экз.), р.Томышевка (4,55%, 6-7 экз./особь, ИИ=6,50±0,71 экз.), у одной самки озерной лягушки в р.Красная (1,85%, 8 экз./особь), у одной самки озерной лягушки из р.Барыш (3,45%, ИИ=4 экз.), р.Кулатка (4,35%, 6-7 экз., ИИ=6,50±0,71 экз.); у травяной лягушки из окрестностей пос. Карсун р.Барыш (2 экз.).

Широкоспецифичный паразит бесхвостых амфибий.

Роль первых промежуточных хозяев играют брюхоногие моллюски *Planorbis planorbis*, *P. vortex*, *Anisus vortex* и *Coretus corneus* (Гинецинская, Добровольский, 1962; Скрябин, Антипин, 1962); вторых - личинки двукрылых *Anopheles maculipennis* (Скрябин, Антипин, 1962), *Culex pipiens* и *C. territans* (Timon-David, 1958). По данным (Метацеркарии трематод..., 2002) промежуточными хозяевами трематоды зарегистрированы моллюски *Lymnaea auricularia*, *Planorbis corneus*, *Gyraulus gredleri*, *Anisus vortex* (Шарпило, Искова, 1989). Церкария описана как *Cercaria anopheles*. Метацеркарии развиваются в брюшной полости личинок и имаго комаров – *Culex pipiens*, *C.territans*, *Anopheles maculipennis*; личинок и имаго стрекоз – *Calopteryx virgo* (= *Agrion virgo*), *Sympetrum sanguineum*.

Pneumonoeces asper (Looss, 1899)

Хозяин: лягушки – озерная (12,55%, ИИ=4,28±1,98 экз.) и прудовая (25,00%, ИИ=5,50±3,32 экз.).

Локализация – легкие.

Места находок: у озерной лягушки из озера Песчаное (7,69%, 1-7 экз./особь, ИИ=4,50±2,65 экз.), р.Свияга (3,92%; 1-3

экз./особь, ИИ=1,75±0,96 экз.), у одного самца озерной лягушки из озера с.Ундоры (0,76%, ИИ=1 экз.), р.Кулатка (8,69%, 2-5 экз./особь, ИИ=4,00±1,41 экз.), р.Барыш (10,35%, 4-6 экз./особь, ИИ=5,00±1,00 экз.), р.Красная (7,41%, 4-9 экз./особь, ИИ=5,75±2,36 экз.), р.Томышевка (9,09%, 4-7 экз./особь, ИИ=5,25±1,26 экз.); у прудовой лягушки из оз.Песчаное (1-9 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейств Ranidae и Discoglossidae.

Первый промежуточный хозяин — брюхоногий моллюск *Planorbis planorbis*; второй - личинки стрекоз *Calopteryx virgo*, *Agrion pulchellum* и *Lestes fuscus* (Синицын, 1905; Добровольский, 1965а).

Род *Skrjabinoeces* Sudarikov, 1950

Skrjabinoeces similis (Looss, 1899) Sudarikov, 1950

Хозяин: озерная лягушка (2,16%, ИИ=5,20±2,05 экз.).

Локализация – легкие.

Места находок: у озерной лягушки из р.Красная (3,70%, 5-7 экз./особь, ИИ=6,00±1,41 экз.), оз.Песчаное (3,85%, 5-7 экз./особь, ИИ=6,00±1,41 экз.), у одного самца озерной лягушки из р.Свияга (0,98%, 2 экз.).

Специфичный паразит прудовой, озерной и травяной лягушек.

Первыми промежуточными хозяевами служат брюхоногие моллюски *Planorbis planorbis*, *Anisus contortus*, *Anisus vortex*, *A. spirorbis* и *Coretus corneus* (Гинецинская, 1959а); вторыми – личинки и имаго стрекоз родов *Aeschna*, *Cordulia*, *Coenagrion*, *Cordulia*, *Enallagma*, *Ischnura*, *Lestes*, *Libellula*, *Orithetrum*, *Sympetma*, *Sympetrum* (Метацеркарии трематод..., 2002).

Skrjabinoeces sp.

Хозяин: лягушки – озерная (1,73%, 2,25±1,26 экз.).

Локализация – легкие.

Skrjabinoeces breviansa Sudarikov, 1950

Хозяин: лягушки – озерная (8,66%, 3,05±2,35 экз.) и прудовая (6,25%, 4 экз.).

Локализация – легкие.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из оз. Ундоры (0,76%, ИИ=5,00 экз.), у одного самца озерной лягушки оз. Песчаное (1,92%, ИИ=3,00 экз.), р. Красная (5,56%, 2-9 экз./особь, ИИ=6,33±3,79 экз.), р. Томышевка (15,91%, 1-4 экз./особь, ИИ=2,57±1,27 экз.), р. Свяга (7,84%, 1-6 экз./особь, ИИ=2,00±1,69 экз.); у одного самца прудовой лягушки из оз. Песчаное (4 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae.

Жизненный цикл неизвестен.

Подотряд *Plagiorchiata* La Rue, 1957

Семейство *Plagiorchidae* Lühe, 1901

Род *Glypthelmins* Stafford, 1905

Glypthelmins diana Belouse, 1958

Хозяин: лягушка озерная (0,43%, 10,00 экз.)

Локализация: средняя кишка.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из р. Кулатка (2,17%, 10 экз.).

Семейство *Encyclometridae* Mehre, 1931

Род *Encyclometra* Baylis et Cannon, 1922

Encyclometra colubrimurorum (Rud., 1819), larvae

Хозяин: лягушки – озерная (3,03%, 2,14±1,46 экз.), прудовая (6,25%, 3 экз.).

Локализация: печень.

Места находок: у озерной лягушки из окрестностей г. Димитровград р. Б. Черемшан (7,41%, 1-5 экз./особь, ИИ=3,00±2,83 экз.), р. Свяга (4,90%, 1-3 экз./особь, ИИ=1,80±0,84 экз.); у одной самки прудовой лягушки из оз. Песчаное (3 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейств Ranidae и Pelobatidae.

Первый промежуточный хозяин неизвестен.

Взрослые формы паразитируют в пищевode и желудке змей семейства ужовых Colubridae, реже — гадюковых Vipерidae:

обыкновенного и водяного ужей, обыкновенной и степной гадюк (Дубинина, 1950; Дубинин, 1952; Рыжиков, Шевченко, 1976; Шарпило, 1976; Кириллов, 2000).

Амфибии (озерная, прудовая и остромордая лягушки, обыкновенные чесночница и квакша) служат вторыми промежуточными хозяевами паразита (Дубинина, 1950; Шевченко, 1966; Волгарь-Пастухова, 1959; Liang-Sheng, 1958; Vojtkova, 1963).

Семейство Pleurogenidae Looss, 1899

Род *Pleurogenes* Looss, 1896

Pleurogenes claviger (Rud., 1819)

Хозяин: лягушки – озерная (0,43%, 2,00 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у самца озерной лягушки из озер с.Ундоры (0,76%, 2 экз.).

Мариты *P.claviger* паразитируют в кишечнике тритонов, жаб, лягушек, квакш, жерлянок и чесночниц. Встречены также у ящериц и змей (род *Natrix*) (Шарпило, Искова, 1989; Кириллов, 2000). В качестве первого промежуточного хозяина выступает брюхоногий моллюск *Bithinia tentaculata* (Хотеновский, 1970; Grabda-Kazubaska, 1971), за Уралом – *P.planorbis*, *Gyraulus gredleri* и *Galbus* (Метацеркарии трематод, 2002); второго — личинки и имаго стрекоз *Sympetrum flaveolum*, *S. vulgatum* и *Agrion sp.* (Краснолобова, 1970; Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991), жуков *Rhantus sp.* (Vojtkova, 1970, 1974), *Acilius sp.*, *Cybister sp.*, *Dytiscus sp.* и *Hydrophilus sp.* (Grabda-Kazubaska, 1971), ручейников *Limnephilus sp.*, *Grammotaulius sp.*, *Triaenodes sp.* (Grabda-Kazubaska, 1971), *Phryganea sp.* (Комарова, 1968), а также ракообразные *Asellus aquaticus*, *Gammarus pulex* и *Pontgammarus robustoides* (Шевченко, 1962; Комарова, 1968; Grabda-Kazubaska, 1971; Vojtkova, 1974).

Pleurogenes intermedius Issaitchikov, 1926

Хозяин: лягушка озерная (1,73%, ИИ=21,50±36,39 экз.).

Локализация: желудок, кишечник, мышцы.

Места находок: окрестности р.Томышевка (4,55%, 2-4

экз./особь, ИИ=3,00±1,41 экз.), озера с.Ундоры (1,53%, 1-76 экз./особь, ИИ=38,50±53,03 экз.), у самца озерной лягушки из р.Свияга (0,98%; 3 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae.

Жизненный цикл неизвестен.

Род *Pleurogenoides* Travassos, 1921

Pleurogenoides medians Olssen, 1876

Хозяин: лягушки – озерная (3,46%, ИИ=19,13±18,92).

Локализация: кишечник.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из оз.Песчаное (1,92%, 28 экз.), р.Томышевка (4,55%, 35-56 экз./особь, ИИ=45,50±14,85 экз.), у одной самки озерной лягушки из р.Свияга (0,98%; 10 экз.), р.Б.Черемшан (7,41%, 7-10 экз./особь, ИИ=8,50±2,12 экз.), озера с.Ундоры (1,53%, 1-6 экз./особь, ИИ=3,50±3,54 экз.); у травяной лягушки из окрестностей пос.Карсун (5 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий: мариты паразитируют в кишечнике амфибий родов *Triturus*, *Bombina*, *Bufo*, *Hyla*, *Pelobates*, *Rana* (Saglam, Arikan., 2006; Düşen, 2007; Saeed, Al-Barwari, Al-Harmoni, 2007), в кишечнике рептилий – веретеницы, зеленой и живородящей ящериц, болотной черепахи и как исключение – щуки. Эти трематоды являются наиболее обычными паразитами амфибий Европейской части бывшего СССР (Метацеркарии трематод..., 2002).

Первые промежуточные хозяева — брюхоногие моллюски *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea limosa* и *Planorbarius corneus* (Гинецинская, 1959а; Атаев, Козминский, Добровольский, 2002); вторые - личинки и имаго водных насекомых. В их числе: стрекозы рода *Agrion*, семейств Lestidae, Coenagrionidae, Aeschnidae, Cordulidae и Libellulidae (Шевченко, 1976; Краснолобова, 1970; Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991; Беспрозованных, 2000; Vojtkova, 1970, 1974); ручейники *Rhyacophila petomoi*, виды родов *Limnephilus* и *Sericostoma* (Neuhaus, 1940); жуки *Acilius sulcatus*, *Dytiscus marginalis*, *Hydrous piceus*, *Cybister laterimarginalis* (Шевченко, 1962), *Rhantus sp.*, *Hidrophilus sp.* и *Ilybius sp.* (Vojtkova, 1970, 1974); вислокрылки *Sialis flavilatera* (Голикова, 1960б);

двукрылые семейства Chironomidae (Ланге, 1969); ракообразные *Asellus aquaticus* и *Gammarus pulex* (Хотеновский, 1970; Шевченко, 1976).

Имеются сведения об обнаружении метацеркарий паразита у паука-серебрянки *Argyroneta aquatica* и личинки кувшинковой огневки *Nymphula nymphæta* (Шевченко, 1962).

Pleurogenoides stromi Travassos, 1930

Хозяин: лягушка озерная (2,16%, ИИ=12,60±12,66 экз.)

Локализация: средняя кишка.

Места находок: озера с.Ундоры (3,82%, 1-31 экз./особь, ИИ=10,00±12,57 экз.), р.Томышевка (4,55%, 1-12 экз./особь, ИИ=6,50±7,78 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий (Yildirimhan, Karadeniz, Gürkan, Koyun, 2005).

Род *Prosotocus* Looss, 1899

Prosotocus confusus (Looss, 1894)

Хозяин: лягушки — озерная (1,30%, ИИ=3,67±1,15 экз.)

Локализация: кишечник.

Места находок: у озерной лягушки – р. Свяга (17,39%; 2-30 экз., ИИ=12,86±10,33).

Широкоспецифичный паразит бесхвостых амфибий.

Роль первого промежуточного хозяина играет брюхоногий моллюск *Bithynia leachi* (Шевченко, Вергун, 1961); вторых – личинки и имаго водных насекомых. Среди них: стрекозы рода *Lestes*, семейств Aeschnidae, Cordulidae, Coenagrionidae и Libellulidae (Шевченко, 1962, 1976; Краснолобова, 1970; Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991; Vojtkova, 1970); жуки *Hydrous piceus*, *Cybister lateriarginalis*, *Hydroporus* sp. (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962, 1976), *Ilybius* sp. (Vojtkova, 1970) и *Agabus bipastulatus*; ручейники *Agrypnia* sp., *Phryganea grandis*, Ph.sp., *Trichoptera* gen.sp., а также *Limnephilus* sp. (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962); вислокрылки *Sialis* sp. (Vojtkova, 1970).

Семейство Cyathocotylidae Poche, 1925

Род *Holostephanus* Szidat, 1936

Holostephanus volgensis, (Sudarikov, 1962) Vojtkova, 1966, larvae

Хозяин: озерная лягушка (0,43%, ИИ=1,00 экз.).

Локализация: полость тела.

Места находок: у одной самки из озера в окрестности пос.Ундоры (0,76%; 1 экз.).

Биогельминт. Естественный дефинитивный хозяин не установлен. Vojtkova (1962), расшифровавшая ее жизненный цикл на территории бывшей Чехословакии, в эксперименте успешно заразила утят, пустельгу, сороку, галку, лысуху и домового сыча. Промежуточным хозяином зарегистрирован моллюск *Bithynia tentaculata* (Атаев, Козминский, Добровольский, 2002). В опытах Vojtkova (1962) церкарии внедрялись в головастиков остромордой и травяной лягушек, жабы, жерлянки и в личинок тритона и саламандры.

Тип Nematelminthes Schneider, 1866

Класс Nematoda Rudolphi, 1808

Отряд Dioctophymida Skrjabin, 1927

Семейство Dioctophymidae Railliet, 1915

Род *Eustrongylides* Jägerskiöld, 1909

Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909, larvae

Хозяин: лягушка – озерная (0,73%, ИИ=1,75±0,50 экз.).

Локализация: стенки желудка, средняя кишка.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из озера Песчаное (1,92%, 1 экз.), у одной самки озерной лягушки из р.Красная (1,85%, 2 экз.), р.Томышевка (4,55%; 2 экз./особь, ИИ=2,00±0,00 экз.); у прудовой лягушки р.Красная (1 экз.).

Неспецифичен для амфибий. На данной стадии развития паразитирует в полости тела, внутренних органах и мускулатуре многих пресноводных рыб (Определитель паразитов..., 1987).

Биогельминт. Первыми промежуточными хозяевами служат олигохеты *Lumbriculus variegatus*, *Tubifex tubifex* и *Limnodrilus sp.* (Карманова, 1962, 1965); вторыми - рыбы семейства бычковых

Gobiidae (Кулаковская, 1957).

Во взрослой стадии - паразит желудка веслоногих птиц Steganopodes: большого и малого бакланов, розового и кудрявого пеликанов (Дубинин, 1952; Карманова, 1965, 1968); реже - других рыбоядных.

В числе резервуарных хозяев отмечены окуневые, шуковые и сомовые рыбы; рептилии (Дубинин, 1952; Шарпило, 1976; Karatoy, Soylu, 2006). Отмечены находки яиц нематоды в полости пищеварительного канала осетра в Каспийском море (Михайлов, Бунятова, Насыров, 1992).

Земноводные (озерная лягушка) относятся к резервуарным хозяевам паразита (Рыжиков и др., 1980; Saglam, Arikan, 2006).

Отряд Rhabditida Chitwood, 1933

Семейство Rhabdiasidae Railliet, 1915

Род *Rhabdias* Stiles et Hassal, 1905

Rhabdias bufonis (Schrank, 1788)

Хозяин: лягушки – озерная (9,96%, ИИ=3,620±2,17 экз.).

Локализация: легкие.

Места находок: у озерной лягушки из оз.Песчаное (5,77%, 1-10 экз./особь, ИИ=4,00±5,19 экз.), р.Томышевка (6,82%, 1-8 экз./особь, ИИ=4,00±3,61 экз.), р.Б.Черемшан (14,82%, 2-5 экз./особь, ИИ=3,75±1,26 экз.), р.Свияга (1,96%, 2-4 экз./особь, ИИ=3,00±1,41 экз.), р.Барыш (10,35%, 2-5 экз./особь, ИИ=3,00±1,73 экз.); у травяной лягушки из окрестностей пос. Карсун (1-4 экз.).

Широкоспецифичный паразит бесхвостых амфибий (Saglam, Arikan, 2006; Saeed, Al-Barwari, Al-Harmni, 2007).

Геогельминт. Развитие связано с наземной средой (Gems, 2000). Экспериментально установлены резервуарные хозяева паразита — дождевые черви, моллюски и насекомые (Савинов, 1963).

Семейство Strongyloididae Chitwood et McIntosh, 1934

Род *Strongyloides* Grassi, 1879

Strongyloides sp. Grabda-Kazubaska, 1978

Хозяин: лягушки — озерная (4,33%, ИИ=3,70±1,89 экз.) и прудовая (18,75%, 2,33±0,58 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у озерной лягушки р.Свияга (2,94%, 2-3 экз./особь, ИИ=2,33±0,58 экз.), оз.Песчаное (5,77%, 1-5 экз./особь, ИИ=3,67±2,31 экз.), р.Томышевка (9,09%; 2-6 экз./особь, ИИ=4,75±1,89 экз.); у прудовой лягушки из оз.Песчаное (2,33±0,58 экз.).

Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae, преимущественно, зеленых лягушек. У других земноводных встречается случайно.

Геогельминт. Развитие связано с водной средой (Grabda-Kazubska, 1978).

Семейство Trichostrongylidae Leiper, 1912

Род *Oswaldocruzia* Travassos, 1917

Oswaldocruzia filiformis (Goeze, 1782)

Хозяин: лягушки – озерная (9,52%, ИИ=5,55±4,47 экз), прудовая (12,50%, ИИ=1,50±0,71 экз).

Локализация: кишечник (средняя, прямая).

Места находок: у озерной лягушки из оз.Песчаное (13,46%, 1-9 экз./особь, ИИ=4,43±3,69 экз.), р.Красная (12,96%, 1-12 экз./особь, ИИ=7,00±4,93 экз.), озеро с. Ундоры (2,29%, 1-16 экз., ИИ=8,00±7,55 экз.), р.Барыш (6,90%, 2-3 экз./особь, ИИ=2,50±0,71 экз.), у одной самки озерной лягушки р.Кулатка (2,17%, 2 экз.); у прудовой лягушки из р.Красная (1,50±0,71 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий (Saglam, Arikan, 2006; Yildirimhan, Altunel, Uğurtaş, 2006; Yildirimhan, 2008). Имеются сообщения о нахождении нематоды в кишечнике гадюки *Vipera berus* (L., 1758) (Новочацкая, 2008), живородящей ящерицы *Zootoca (Lacerta) vivipara* (Jacquin, 1787) (Sanchis et al., 2000), зеленой ящерицы *Lacerta viridis* (Biserkov, Kostadinova, 1998), прыткой ящерицы (Okulewicz, 1976), ужа (Bertman, Okulewicz, 1987).

Геогельминт. Развитие связано с наземной средой (Hendrikx, 1983).

Подотряд Охурата Skrjabin, 1923
Семейство Cosmocercidae Travassos, 1925
Род *Aplectana* Railliet et Henry, 1916

Aplectana acuminata (Schrank, 1788)

Хозяин: озерная лягушка (0,43%, ИИ=1 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из озера
Песчаное (1,92%, 1 экз.).

Широкоспецифичный паразит личинок амфибий. Имеются сведения о находке у взрослых особей зеленой жабы (Волгарь-Пастухова, 1959), саламандры *Lycisalamandra billae* (Franzen & Klewen) (Yildirimhan, Oz, 2008), взрослых особей *Rana ridibunda*, *Bufo viridis*, *Hyla arborea* (Saeed, Al-Barwari, Al-Harmni, 2007).

Геогельминт. Развитие связано с водной средой.

Род *Neoxysomatium* Ballesteros Marquez, 1945

Neoxysomatium brevicaudatum (Zeder, 1800)

Хозяин: озерная лягушка (0,43%, ИИ=2 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из р.
Кулатка (2,17%; 2 экз.).

Широкоспецифичный паразит амфибий (Saglam, Arikan, 2006). Обнаружен в кишечнике веретеницы ломкой на территории Самарской области (Кириллов, 2000).

Геогельминт. Развитие связано с наземной средой.

Род *Neoraillietnema* Ballesteros Marquez, 1945

Neoraillietnema praeputiale (Skrjabin, 1916)

Хозяин: озерная лягушка (0,43%, 1 экз.).

Локализация: кишечник.

Места находок: у одной самки озерной лягушки из
оз.Песчаное (1,92%; 1 экз.).

Широкоспецифичный паразит бесхвостых амфибий.
Встречается у рептилий (Deshmukh, 1970).

Геогельминт. Развитие связано с водной средой.

Род *Paraplectana* gen. n.

Paraplectana brumpti (Travassos, 1931)

Хозяин: лягушка озерная (2,16%, ИИ=1,80±1,30 экз.).

Локализация: средняя и прямая кишка.

Места находок: оз.Песчаное (3,85%, ИИ=1 экз.), у одного самца озерной лягушки из р.Барыш (3,45%, 1 экз.), р.Томышевка (4,55%, 2-4 экз./особь, ИИ=3,00±1,41 экз.).

Амфибии (озерная лягушка, гребенчатый тритон) относятся к числу резервуарных хозяев паразита (Рыжиков и др., 1980).

Семейство Oхуridae Cobbold, 1864

Род *Thelandros* Wedl, 1862

Thelandros tba (Dinnik, 1930) Volgar, 1959

Хозяин: озерная лягушка (2,16%, ИИ=2,00±2,24 экз.).

Локализация: средняя и прямая кишка.

Места находок: р.Кулатка (10,87%, 1-6 экз./особь, ИИ=2,00±1,12 экз.)

Специфичный паразит личинок бесхвостых амфибии.

Геогельминт. Развитие связано с водной средой.

Отряд Spirurida Chitwood, 1933

Семейство Gnathostomatidae Railliet, 1895

Род *Spiroxys* Schneider, 1866

Spiroxys contortus (Rud, 1819), larvae

Хозяин: лягушка озерная (3,03%, ИИ=2,14±0,69 экз.).

Локализация: стенки кишечника, мочевой пузырь.

Места находок: р.Томышевка (4,55%, 1-2 экз./особь, ИИ=1,50±0,71 экз.), у одного самца р.Красная (1,85%, ИИ=2 экз.), р.Кулатка (8,70%, 2-3 экз./особь, ИИ=2,50±0,58 экз.).

Биогельминт. В качестве первого промежуточного хозяина выступают циклопы *Mesocyclops leuckarti*, *Macrocyclops albidus* и *Eucyclops serrulatus* (Шарпило, 1976). Личиночные стадии обнаружены у красноперки *Scardinius erythrophthalmus*

(Cypriniformes, Cyprinidae) (Shukerova, Kirin, 2008).

Половозрелые стадии паразитируют в желудке болотной черепахи *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) (Шарпило, 1976; Yildirimhan, Sahin, 2005). Имеется сообщение о нахождении нематоды у солнечной рыбы (*Lepomis gibbosus* L., 1758) (Pilecka-Rapacz, Sobeska, 2008).

В числе резервуарных хозяев паразита отмечены – нимфы стрекоз, моллюски, рыбы и рептилии (Шарпило, 1959, 1963, 1964, 1976).

Земноводные (озерная лягушка, гребенчатый тритон) относятся к числу резервуарных хозяев паразита (Рыжиков и др., 1980).

Семейство Spiruridae Oerly, 1885

Род *Ascarops* Beneden, 1873

Ascarops strongylina (Rud, 1819), larvae

Хозяин: лягушка озерная (4,76%, ИИ=3,27±3,29 экз.), прудовая (12,50%, ИИ=1,50±0,71 экз.).

Локализация: желудок, печень, прямая кишка.

Места находок: у одного самца озерной лягушки из р.Красная (1,85%, 1 экз.), р.Томышевка (4,55%, 4-6 экз./особь, ИИ=5,00±1,41 экз.), р.Кулатка (6,52%, 1-12 экз./особь, ИИ=5,00±6,08 экз.), у одного самца озерной лягушки из озера-2 с.Ундоры (0,76%, 3 экз.), р.Свияга (1,96%, 1-2 экз., ИИ=1,50±0,71 экз.), оз.Песчаное (3,85%, 1-3 экз./особь, ИИ=2,00±1,41 экз.); у прудовой лягушки из р.Красная (1,50±0,71 экз.).

Желудочно-кишечные паразиты свиней (Permin et al., 1999; Nganga, Karanja, Mutune, 2008; и др.), кабанов (Fernandez-de-Mera et al., 2003; Sato, Suzuki, Yokoyama, 2008; и др.), верблюдов (Mirzayans, Halim, 1980). В качестве дефинитивных хозяев нематоды были отмечены грызуны - *Manchurian zokor*, *Myospalax psilurus* (Rodentia: Cricetidae) (Ganzorig et al., 1999).

Амфибии (озерная лягушка, гребенчатый тритон) относятся к числу резервуарных хозяев паразита (Рыжиков и др., 1980).

Род *Spirocerca* Railliet et Henry, 1911

Spirocerca lupi (Rud., 1819), larvae

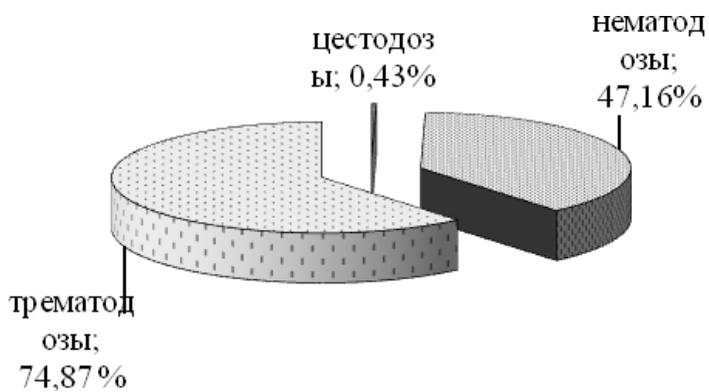
Хозяин: лягушка озерная (7,79%, ИИ=7,17±5,80 экз.).

Локализация: стенки желудка, средняя и прямая кишка.

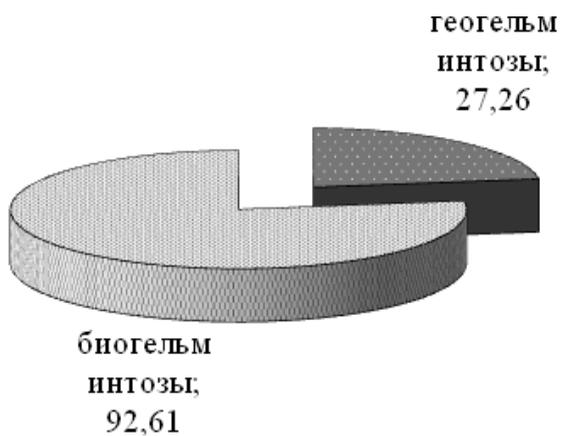
Места находок: у одной самки озерной лягушки из оз.Песчаное (1,92%, 2 экз.), р.Б.Черемшан (25,93%, 3-7 экз./особь, ИИ=5,43±1,27 экз.), у одного самца из р.Барыш (3,45%, 3 экз.), у одной самки из озера с.Ундоры (0,76%, 26 экз.), р.Красная (12,96%, 3-15 экз./особь, ИИ=8,00±4,62 экз.).

Spirocerca lupi (Rud., 1819) – паразит-космополит, дефинитивным хозяином которого являются плотоядные: собаки (Jacob, Ayele, Fikru, Basu, 2007; Davoust et al., 2008; Mylonakis, Rallis, Koutinas, 2008; Traversa et al., 2008; и др.), койоты *Canis latrans* (Henke, Pence, Bryant, 2002), рыжая рысь *Felis rufus*, лисы, основными промежуточными – жуки-навозники (Du Toit, Scholtz, Human, 2008;). Имеется сообщение о нахождении *Spirocerca lupi* larvae у кустарниковой собаки *Speothos venaticus* (Rinas, Nesnek, Kinsella, Dematteo, 2009).

Анализ гельминтофауны озерной лягушки на территории Ульяновской области показал, что ее основу составили трематоды, представленные как взрослыми, так и личиночными формами (рис.26а). На их долю приходилось 57% видов от общего числа видов паразитофауны озерной лягушки и 74,87% экстенсивности инвазии (ЭИ нематодозами составила 47,16%). Это может быть обусловлено водным образом жизни озерной лягушки, населяющей открытые водоемы, а также широким спектром питания. Среди инвазированных животных биогельминтами было инвазировано 92,61% особей, тогда как геогельминтами – 27,26% (рис.26б, 27, 28).



а)



б)

Рис.26. Структура гельминтозов озерной лягушки (ЭИ, %)

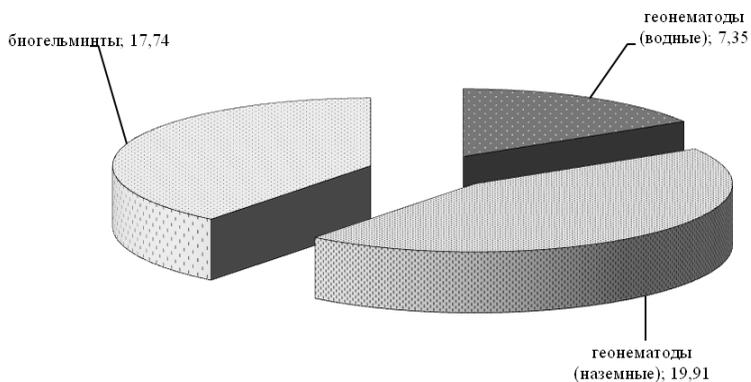


Рис.27. Структура нематодозов озерной лягушки (ЭИ, %)

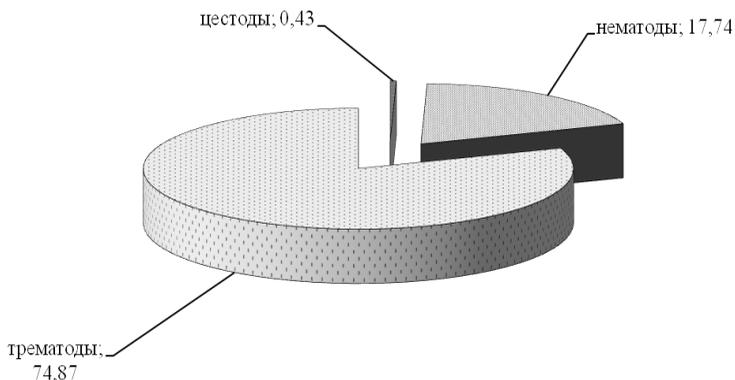


Рис.28. Структура биогельминтозов озерной лягушки (ЭИ, %)

Доминантным видом в гельминтофауне озерной лягушки была трематода *Pneumonoeces asper* (ЭИ=12,55%), субдоминантными – также трематоды *Opisthioglyphe ranae* (ЭИ=11,26%), *Pneumonoeces variegatus* (ЭИ=11,26%), *Diplodiscus subclavatus* (ЭИ=10,39%).

Известно, что пищевой рацион *Rana ridibunda* отличается

неизбирательностью: потребляется все, что движется и соответствует по размерам пищевым объектам (Ручин, Рыжов, 2006). Озерные лягушки поедают как наземных (пауки, уховертки, прямокрылые, двукрылые, перепончатокрылые, многоножки), так и водных (стрекозы, жуки, ручейники, моллюски, клопы, ракообразные) беспозвоночных. Последние являются промежуточными хозяевами трематод (Рыжиков и др., 1980). Широко известны случаи потребления взрослыми лягушками мальков рыб, личинок и сеголеток других видов земноводных (Ляпков, 1989), каннибализм в отношении собственной молоди (Писаренко, 1987). У озерной лягушки обнаружено хорошо выраженное сезонное изменение состава пищи (Шляхтин, Завьялов, Шляхтина, Табачишин, 2001; Лапин, 2002). Первый период характеризуется преобладанием в пище насекомых, второй – потреблением головастиков собственного вида и молоди рыб, третий – преобладанием в пище молоди рыб (по встречаемости до 25%). Соотношение разных экологических групп кормов зависит не только от сезона, но также от специфики сообщества, в котором обитают амфибии (Вершинин, Иванова, 2006).

В пищевом рационе сухопутной бесхвостой амфибии – остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, обитающей в условиях Мордовии (Лукиянов, Ручин, Рыжов, 2006) обнаруживается более 130 видов различных животных: в подавляющем большинстве это беспозвоночные, среди которых преобладают Arthropoda, в меньшем количестве встречаются Molluska и Annelida. А.Т. Макаров и В.И. Астрадамов (1975) подсчитали, что 10 тыс. экземпляров остромордой лягушки, обитающие на площади 100 га, за 5 месяцев уничтожают 15 млн. экземпляров животных, из них 9 млн. «вредных».

Основу питания озерной лягушки, независимо от степени антропогенной нагрузки на биотоп, составляют моллюски (34,5%), жесткокрылые (27,1%), пауки (9,5%), полужесткокрылые (7,0%) и стрекозы (6,9%). Доля остальных групп в трофическом спектре незначительна (Никашин, Языков, Цуриков, 2001).

Очевидно, что основу гельминтофауны озерной лягушки составили трематоды, представленные половозрелыми формами. Данное обстоятельство, с одной стороны, обусловлено водным образом жизни амфибии; с другой – широким спектром ее питания.

Последний охватывает не только беспозвоночных (личинки и имаго насекомых, моллюски, ракообразные), но и позвоночных (головастики и сеголетки земноводных) животных, являющихся промежуточными хозяевами в цикле развития трематод (Рыжиков и др., 1980; Ruchin, Ryzhov, 2002). Заражение озерной лягушки большинством половозрелых форм трематод происходит при употреблении в пищу разнообразных пресноводных членистоногих (Гаранин, 1983).

Анализ обнаруженных паразитических гельминтов в организме озерной лягушки позволяет сделать определенные выводы о существующих пищевых цепях, позволяющих паразитам циркулировать в экосистеме Ульяновской области. Так, обнаружение *Gorgodera pagenstecheri*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus* указывает на интенсивное питание насекомыми, среди которых преобладают личинки и имаго стрекоз. Инвазия *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides medians* связана также с поеданием личинок и имаго жесткокрылых, ручейников и вислокрылок. Находка *Pneumonoeces variegatus* и *Pleurogenoides medians* свидетельствует о наличии в пищевом рационе хозяина личинок двукрылых. В заражении амфибии *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides medians* принимают участие равноногие ракообразные и бокоплавы.

Помимо членистоногих, поступление некоторых видов трематод может осуществляться также через ряд других групп промежуточных хозяев.

Заражение озерной лягушки многими взрослыми формами трематод осуществляется при употреблении в пищу разнообразных пресноводных членистоногих. Присутствие в гельминтофауне озерной лягушки таких видов трематод, как *Pneumonoeces asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Gorgodera pagenstecheri*, *Halipegus ovocaudatus*, *Prosotocus confusus* свидетельствует об интенсивном питании насекомыми, среди которых преобладают личинки и имаго стрекоз (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962; Добровольский, 1965а; Краснолобова, 1970; Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991).

Инвазия видами *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* также связана с поеданием личинок и имаго жуков, ручейников,

вислокрылок (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962, 1976; Vojtkova, 1970, 1974; Grabda-Kazubska, 1971). Наличие таких видов, как *Pneumonoeces variegatus* и *Pleurogenoides medians* свидетельствует о поедании озерной лягушкой личинок двукрылых. Заражение *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* также могло произойти при поедании равноногих ракообразных и бокоплавов.

Инвазия *Opisthioglyphe ranae* происходит в результате потребления озерной лягушкой брюхоногих моллюсков, а также головастиков и сеголетков земноводных, играющих роль вторых промежуточных хозяев паразита. Последнее свидетельствует о распространении каннибализма и межвидового поедания со стороны взрослых амфибий по отношению к их личиночному поколению.

Инвазия *Diplodiscus subclavatus* и *Opisthioglyphe ranae* происходит при потреблении озерной лягушкой брюхоногих моллюсков, занимающих одно из центральных мест в ее пищевом рационе. При этом адолескарии *D.subclavatus* инцистируются преимущественно на коже амфибий, и лягушки заражаются, поедая линные шкурки собратьев с адолескариями (Шульц, Гвоздев, 1972; Калабеков, 1976). Для второго вида лягушки являются вторым промежуточным хозяином (Добровольский, 1965б; Шульц, Гвоздев, 1972). Трематода *Diplodiscus subclavatus* может проникать в организм окончательного хозяина как при питании зараженными моллюсками, так и непосредственно из окружающей среды (с током воды, частицами ила и т.д.).

Обнаружение метацеркарий *Holostephanus volgensis* свидетельствует об участии озерной лягушки в циркуляции возможных паразитов утят, пустельги, сороки, галки, лысухи и домового сыча (Vojtkova, 1962).

Зараженность озерной лягушки трематодами представлена в табл.3.

Нематодофауна озерной лягушки представлена 12 видами, относящимися к 12 родам 8 семейств, что составляет 40% видового состава паразитов озерной лягушки. Большая часть нематодофауны представлена водными и наземными формами геогельминтов, инвазия которыми носит случайный характер. Так, заражение *Strongyloides spiralis* осуществляется в воде при пероральном

проникновении инвазионных личинок.

Таблица 11. Гельминтофауна *Rana ridibunda* на территории Ульяновской области

№	Вид гельминта	ЭИ, %	ИИ, экз.	стоткл ИИ, экз.
	CESTODA			
1.	<i>Spirometra erinaceieuropei</i>	0,43%	1,00	0
	NEMATODA			
2.	<i>Rhabdias bufonis</i>	9,96%	3,52	2,17
3.	<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	9,52%	5,55	4,67
4.	<i>Spirocerca lupi</i>	7,79%	7,17	5,80
5.	<i>Ascarops strongylina</i>	4,76%	3,27	3,29
6.	<i>Strongyloides</i> sp.	4,33%	3,70	1,89
7.	<i>Spiroxys contortus</i>	3,03%	2,14	0,69
8.	<i>Paraplectana brumpti</i>	2,16%	1,80	1,30
9.	<i>Thelandros tba</i>	2,16%	2,00	2,24
10	<i>Eustrongylides excisus</i>	1,73%	1,75	0,50
11	<i>Aplectana acuminata</i>	0,43%	1,00	0
12	<i>Neorailletnema praeputiale</i>	0,43%	1,00	0
13	<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>	0,43%	2,00	0
	TREMATODA			
14	<i>Encyclometra colubrimurorum</i> , larvae метацеркарии	3,03%	2,14	1,46
15	<i>Holostephanus volgensis</i>	0,43%	1,00	0
16	<i>Pneumonoeces asper</i>	12,55%	4,28	1,98
17	<i>Opisthioglyphe ranae</i>	11,26%	13,46	16,09
18	<i>Pneumonoeces variegatus</i>	11,26%	4,31	3,03
19	<i>Diplodiscus subclavatus</i>	10,39%	21,83	21,44
20	<i>Skrjabinoeces breviansa</i>	8,66%	3,05	2,35
21	<i>Pleurogenoides medians</i>	3,46%	19,13	18,92

22	<i>Pleurogenoides stromi</i>	2,16%	12,60	12,62
23	<i>Skrjabinoeces similis</i>	2,16%	5,20	2,05
24	<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	1,73%	2,75	2,87
25	<i>Pleurogenes intermedius</i>	1,73%	21,50	36,39
26	<i>Skrjabinoeces sp.</i>	1,73%	2,25	1,26
27	<i>Prosotocus confusus</i>	1,30%	3,67	1,15
28	<i>Gorgodera skrjabini</i>	0,87%	2,00	1,41
29	<i>Glypthelmins diana</i>	0,43%	10,00	0
30	<i>Gorgodera pagenstecheri</i>	0,43%	2,00	
31	<i>Halipegus ovocaudatus</i>	0,43%	1,00	
32	<i>Нaplometra cylindracea</i>	0,43%	2,00	0
33	<i>Pleurogenes claviger</i>	0,43%	2,00	0
34	<i>Astiotrema monticelli</i>	0,43%	1,00	
35	Общая ЭИ, %	48,02%	9,03	11,44

Инвазия *Rhabdias bufonis* происходит или перорально, или при активном проникновении через кожу амфибии (Шульц, Гвоздев, 1972), *Oswaldocruzia filiformis* – на суше, вследствие заглатывания их яиц вместе с пищевыми объектами, которые могут являться резервуарными хозяевами последних (Чихляев, 2004). Нематода *Thelandros tba* представляет собой «детского» паразита и встречается у головастиков амфибии.

Заражение озерной лягушки личиночными формами гельминтов происходит путем прямого активного перкутанного и/или перорального проникновения в организм хозяина, реже – в результате потребления промежуточных или резервуарных хозяев. Многообразие видов гельминтов, обнаруженных на личиночной стадии, свидетельствует о широком участии озерной лягушки как промежуточного и/или резервуарного хозяина в циркуляции паразитов рептилий, птиц и млекопитающих.

В исследованных нами водоемах на территории Ульяновской области были зарегистрированы личиночные формы нематод *Ascarops strongylina* (ЭИ=4,76%), *Eustrongylides excesus* (ЭИ=1,73%), *Spirocerca lupi* (ЭИ=7,79%), *Spiroxys contortus*

(ЭИ=3,03%), трематод *Encyclometra colubrimurorum*, *Holostephanus volgensis* *Astiotrema monticelli* (ЭИ=0,43%), цестоды *Spirometra erinaceieuropei*.

Являясь промежуточным хозяином метацеркарий *Encyclometra colubrimurorum* и резервуарным – личинок *Spirochys contortus*, озерная лягушка участвует в циркуляции паразитов пресмыкающихся: обыкновенного и водяного ужей, обыкновенной и степной гадюк, болотной черепахи (Дубинин, 1952; Шевченко, 1957, 1958; Шарпило, 1959, 1964, 1976; Шевченко, Вергун, 1960; Шульц, Гвоздев, 1972; Рыжиков, Шевченко, 1976; Кириллов, 2000).

Взрослые формы *Eustrongylides excisus* являются паразитами ряда рыбоядных веслоногих птиц *Steganopodes*: большого и малого бакланов, розового и кудрявого пеликанов (Дубинин, 1949; Карманова, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972), реже другие рыбоядные птицы. Озерная лягушка в этом случае служит резервуарным хозяином.

Окончательным хозяином *Spirocercia lupi* служат собаки, волки, лисы (Назарова, 1960). Значительную роль в их жизненном цикле играют резервуарные хозяева – амфибии. Подобную роль амфибии играют и в жизненном цикле другой нематоды *Ascarops strongylina*, половозрелая форма которой паразитирует у свиней (Шмытова, 1959, 1961, 1963).

Потребителями амфибий и рептилий, по исследованиям, проведенным на территории Мордовии, являются не менее 15 видов позвоночных – обыкновенный уж, беркут, болотный и луговой луни, змеяяд, канюк, черный коршун, сова-сплюшка, лисица, енотовидная собака, лесной хорь, европейская норка, барсук, в том числе и сами лягушки - озерная и остромордая (Ручин, Рыжов, 2003; Рыжов, 2007).

Заражение амфибии плероцеркоидами *Spirometra erinaceieuropei* указывает на ее роль в передаче паразита псовым и кошачьим млекопитающим (Дубинина, 1951; Судариков, 1974).

Активно истребляя икру, головастиков и сеголеток собственного и других видов (Писаренко, 1987), озерная лягушка также играет роль резервуарного хозяина для ряда видов гельминтов, паразитирующих у самих амфибий, и в первую очередь трематод. Имеются сведения о переходе из тела головастиков и

сеголетков в организм взрослых особей метацеркарий *Strigea strigis*, *S.sphaerula*, *S.falconis* (Дубинина, 1950; Судариков, 1959a), мезоцеркарии *Alaria alata* (Судариков, 1959б) и плероцеркоидов *Spirometra erinaceieuropaei* (Дубинина, 1951). При поедании молоди собственного и других видов взрослыми амфибиями реализуются жизненные циклы трематод *Gorgoderina vitelliloba* и *Opisthioglyphes ranae* (Добровольский, 1965; Шульц, Гвоздев, 1972).

Таким образом, гельминтофауна озерной лягушки на территории Ульяновской области характеризуется видовым многообразием, сравнимым с гельминтофауной других регионов.

Так, на территории Самарской области у бесхвостых амфибий зарегистрировано 50 видов гельминтов, относящихся к 6 таксономическим группам (Чихляев, 2008), в том числе у *R.ridibunda* – 41 вид, *R.lessonae* – 24 вида, *R.arvalis* – 23 вида.

На территории Вологодской области (Радченко, Шабунов, 2008) у амфибий зарегистрировано 22 вида гельминтов, в том числе у *Triturus vulgaris* – 2 вида нематод, у *Rana temporaria* – 21 вид, у *R.arvalis* – 7 видов, *Bufo bufo* – 7 видов.

В то же время, например, гельминтофауна монгольской жабы *Bufo raddei* Strauch, 1876, по данным Н.А. Щепиной, Д.Р. Балдановой (2008), обеднена и включает 11 видов нематод. Доминантным видом в гельминтофауне монгольской жабы по индексу обилия является *Oswaldocruzia filiformis*, субдоминантными видами – *Rhabdias bufonis* и *Aplectana acuminata*. Авторы отмечают обогащение видового состава и рост индекса обилия с возрастом хозяина.

Н.М. Радченко, А.А. Шабунов (2008) отмечают половые различия в зараженности *R.temporaria*, объясняя данный факт более высокой пищевой активностью самцов амфибий, по сравнению с самками, что находит отражение на зараженности их некоторыми видами гельминтов: трематода *Pleurogenes claviger* у травяной лягушки встречается у ♂ в 17,9% случаев, у ♀ - в 7,3%; у *B.bufo* - ♂ - 22%, ♀ - 16,6%. Нематоды *Aplectana acuminata* (♂ - 14,5%, ♀ - 11,7%; ♂ - 33,3%, ♀ - 16,6%) и *Neoxysomatium brevicaudatum* (♂ - 18,4%, ♀ - 12,3%; ♂ - 11,1%, ♀ - 8,3%) соответственно.

Установлено (Минева, 2007), что для паразитических гельминтов характерны более значительные колебания индекса

обилия в период с мая по октябрь, чем показателя экстенсивности заражения.

Увеличение зараженности амфибий трематодами может быть связано со снижением приспособленности промежуточных хозяев (Moore, Gotelli, 1990; Kuris, 1997; Poulin, 1998). В связи с тем, что завершение цикла развития этих паразитов зависит от хищничества промежуточных хозяев окончательными хозяевами (трофическая передача), отбор благоприятствует снижению приспособленности промежуточного хозяина, способствующей избеганию хищников. Классическим примером (Bethel, Holmes, 1977) такого отбора считается поведение амфипод, инвазированных акантоцефалами, которые хаотично плавали на поверхности воды, и, соответственно, более часто поедались утками, которые являются окончательными хозяевами паразитов.

Аналогичным образом, трематоды *Ribeiroia*, вызывающие развитие аномалий конечностей у лягушек, увеличивают вероятность того, что инвазированные лягушки будут съедены окончательными хозяевами *Ribeiroia*, которыми являются ондатры, водоплавающие птицы и хищники. Как и для многих других паразитов, для *Ribeiroia* характерна зависимость патогенности от интенсивности инвазии: увеличение ИИ вызывает большую выраженность пороков развития конечностей (Kuris, 1997; Johnson et al., 1999).

В отличие от большинства других паразитов, *Ribeiroia* вызывает глубокие структурные изменения в строении тела хозяина. Подобные изменения в морфологическом развитии хозяина (таких, как количество конечностей) довольно необычны среди многих других средств паразитарной манипуляции, чаще выражающиеся в изменении поведения промежуточного хозяина (Moore, 1983, 1984a, б; Lafferty, Morris, 1996) или физической выраженности (Camp, Huizinga, 1979; Bakker et al., 1997). Механизм, посредством которого *Ribeiroia* влияет на развитие конечностей, не известен, но, вероятно, включает механические нарушения в развивающихся областях конечностей (Sessions et al., 1999), секрецию паразитом фактора роста конечностей (например, ретиноиды, FGF-8), или их комбинацию (Johnson et al., 1999).

4.2. Динамика инвазированности в зависимости от размера и возрастной структуры популяции

Для определения календарного возраста бесхвостых амфибий применяют метод изучения слоистости костной ткани, метод мечения лягушек (Александровская, Котова, 1986; Гоголева, 1988; Смирин, 1989). Биологический возраст (морфофизиологический статус) животного наиболее четко проявляется в пропорциях тела, под которыми обычно понимают соразмерность различных его частей и элементов. Поэтому, при изучении структурно-функциональной организации природных популяций бесхвостых амфибий физиологический статус (биологический возраст) животных мы определяли по пропорциям тела (Песков, Коцержинская, 2004). К таким признакам относятся приведенные (относительные) значения промеров как головы (L.c., D.g.o., D.n.o., L.o., Lt.p., Lt.c., Sp.c.r., Sp.p., Sp.n., L.tym.), так и конечностей (F., T, C.s., D.p., C.int.), широко используемые в систематике (Банников, Даревский, Ищенко и др., 1977; Песков, Коцержинская, 2004).

В изученной нами популяции озерной лягушки пределы изменчивости по длине тела составили: минимальная длина тела – 28 мм, максимальная – 120 мм. Распределение особей по длине тела соответствует нормальному распределению. Чаще всего встречались особи со средней длиной тела 51,00-66,00 мм.

С целью анализа возрастной динамики инвазированности мы использовали классификацию Дубининой (1950) и P. Kyriakopoulou-Sklavounou, P. Stylianou, A. Tsiora (2008), однако, статистический анализ размерно-возрастной динамики позволил нам внести модификации в представленную классификацию и выделить когорты F0 и F6.

Статистический анализ изменчивости по длине тела в зависимости от пола, инвазированности показал недостоверные различия между этими группами. Однако, среднее значение длины тела самцов оказалось немного выше, чем у самок. Значительное перекрытие разных возрастных классов по общим размерам тела было установлено при определении календарного возраста бесхвостых амфибий по слоистости костной ткани, а также в экспериментах по мечению лягушек (Александровская, Котова, 1986; Гоголева, 1988; Смирин, 1989; Kyriakopoulou-Sklavounou,

Stylianou, Tsiora, 2008). При этом следует заметить, что подсчет линий склеивания в костной ткани позволяет определить лишь примерный (из-за резорбции у взрослых животных первой, а иногда частично и второй линий склеивания) календарный (но не биологический) возраст амфибий. Биологический возраст (морфофизиологический статус) животного наиболее четко проявляется в пропорциях тела, под которыми обычно понимают соразмерность различных его частей и элементов.

По данным В.Н. Пескова, И.М. Коцержинской (2004) половые различия по длине тела имели статистически достоверные различия только для третьей возрастной группы – самки были значительно крупнее самцов. Авторы отмечают, что выборки самцов и самок, которые по длине тела традиционно рассматриваются в качестве взрослых и используются в сравнительно-морфологических исследованиях при изучении различных вопросов изменчивости и систематики, на самом деле по пропорциям тела отчетливо дифференцируются на 3 возрастные группы, которые статистически достоверно различаются, в том числе и по признакам, используемым в таксономии. Максимум половых различий наблюдается у взрослых лягушек возрастной группы *adultus-II*.

У озерной лягушки также существуют географические различия в выраженности полового диморфизма по разным признакам (Александровская, 1981). Длина тела озерной лягушки в значительной степени определяется климатическими особенностями (Tryjanowski, Sparks, Rybacki, Berger, 2006).

По данным Аврамовой и соавт. (1976), в условиях Присамарья половозрелые самцы появляются в группе животных с длиной тела 61-60 мм (18,5%), а половозрелые самки составляют 66,3% особей размерной группы 61-70 мм. Взрослые самцы преобладают (88-100%) среди лягушек с длиной тела $L=61-90$ мм, а самки (99-100%) в группе животных с длиной тела $L=71-90$ мм.

Скелетохронологический анализ, основанный на исследовании фаланг пальцев *Rana ridibunda* на территории северо-востока Греции показал значительные различия в размерах самцов и самок: $69,03 \pm 12,6$ мм для самцов и $82,38 \pm 13,27$ мм для самок. Ростовый коэффициент (К) был определен для самцов 0,57 и 0,54 для самок (Kyriakopoulou-Sklavounou, Stylianou, Tsiora, 2008).

Анализ возрастной динамики инвазированности озерной лягушки представлен на рис.63-64. В возрастной группе F0 инвазированных особей не было обнаружено (ЭИ=0%). В следующей возрастной группе F1 общая экстенсивность инвазии составила 57,14%. В возрастных группах F2-F4 экстенсивность инвазии последовательно снижалась до 43,18%. Максимальная инвазированность была отмечена у амфибий F5 – 62,50%.

В возрастной динамике инвазированности отмечается изменение соотношения трематодозов и нематодозов (рис.29). В возрастных группах F2, F3, F4 мы наблюдали преобладание трематодозов в структуре гельминтозов озерной лягушки, причем наибольшее видовое разнообразие было у лягушек возрастной группы F2 (рис. 30). У лягушек старшего возраста соотношение трематодозов и нематодозов меняется в сторону преобладания нематодозов как по экстенсивности инвазии, так и по видовому разнообразию (рис.29, 30).

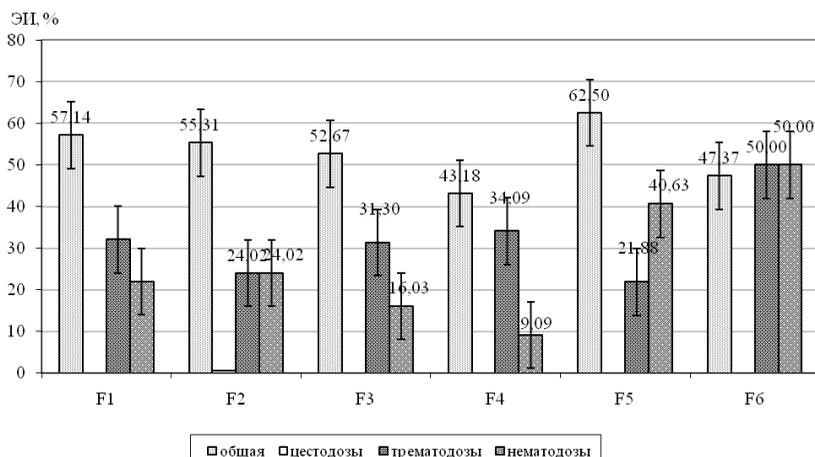


Рис.29. Экстенсивность инвазии озерной лягушки в разных возрастных группах (%)

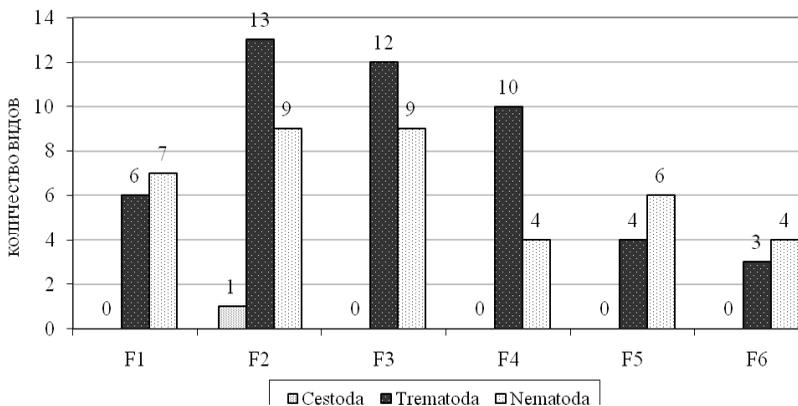


Рис.30. Видовое разнообразие паразитофауны озерной лягушки разных возрастных когорт

Оценка возрастного разнообразия популяции озерной лягушки, отражающий реакцию популяции на пресс отбора, разная направленность и интенсивность которого во многом определяет возрастную структуру популяции, показала увеличение показателя у инвазированных особей (рис.31).

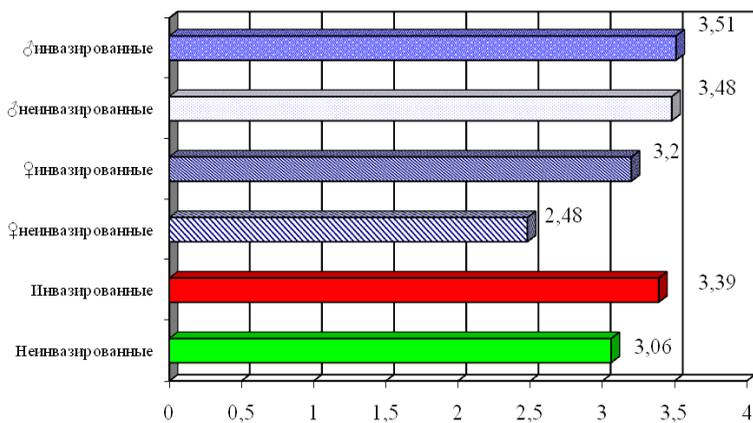


Рис. 31. Оценка влияния инвазированности на возрастное разнообразие озерной лягушки

Увеличение возрастного разнообразия способствует стабильности популяции, поскольку различные стадии жизненного цикла обладают различной устойчивостью к действию экологических факторов.

У лягушек 1-й возрастной группы (F1) было найдено 13 видов гельминтов (рис.32): наиболее часто встречались *Opisthoglyphe ranae* (12,50%) и *Encyclometra colubrimurorum* (12,50%). Экстенсивность инвазии *Pneumonoeces variegatus* и *Oswaldocruzia filiformis* составила 9,38%. Экстенсивность инвазии *Pneumonoeces asper*, *Skjabinooeces breviansa*, *Spirocerca lupi*, larvae и *Rhabdias bufonis* составила 6,25%. Более редко встречались: *Diplodiscus subclavatus* (3,13%), *Eustrongylides excisus*, larvae (3,13%), *Aplectana acuminata* (3,13%), *Spiroxys contortus*, larvae (3,13%), *Ascarops strongylina*, larvae (3,13%).

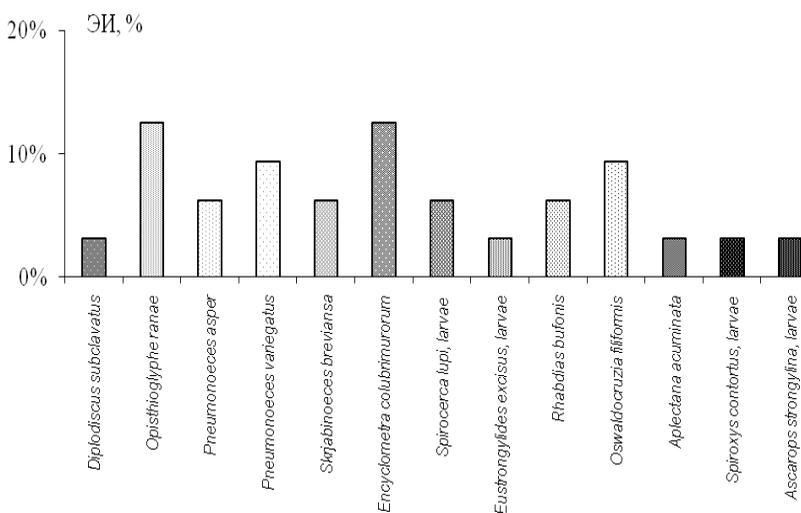


Рис.32. Структура гельминтозов озерной лягушки F1 (n=32)

Гельминтофауна лягушек 2-й возрастной группы значительно обогащается и представлена 23 видами гельминтов, из которых 11 видов - новые (рис.33): *Spirometra erinaceieuropei* 1,01%, *Gorgoderina vitelliloba* 1,01%, *Haplometra cylindracea* 1,01%,

Skrjabinoeces similis 2,02%, *Pleurogenes intermedius* 1,01%, *Pleurogenoides medians* 4,04%, *Pleurogenoides stromi* 3,03%, *Holostephanus volgensis*, larvae 1,01%, *Strongyloides* sp. 5,05%, *Neorailletnema praeputiale* 1,01%, *Thelandros tba* 2,02%.

Наиболее часто в этой возрастной группе регистрировали: *Pneumonoeces asper* (11,11%), *Skrjabinoeces breviansa* (10,10%), *Spirocerca lupi*, larvae (9,09%), *Oswaldocruzia filiformis* (9,09%). По сравнению с 1-й возрастной группой произошло увеличение зараженности следующими видами: *Diplodiscus subclavatus* (до 5,05%), *Pneumonoeces asper* (до 11,11%), *Skrjabinoeces breviansa* (10,10%), *Spiroxys contortus*, larvae (до 4,04%), *Ascarops strongylina*, larvae (5,05%), *Spirocerca lupi*, larvae (9,09%).

Инвазированность *Opisthioglyphe ranae* (2,02%), *Pneumonoeces variegatus* (6,06%), *Encyclometra colubrimurorum* (3,03%), *Eustrongylides excisus*, larvae (2,02%) снизилась. Инвазированность *Rhabdias bufonis* (6,06%) снизилась незначительно.

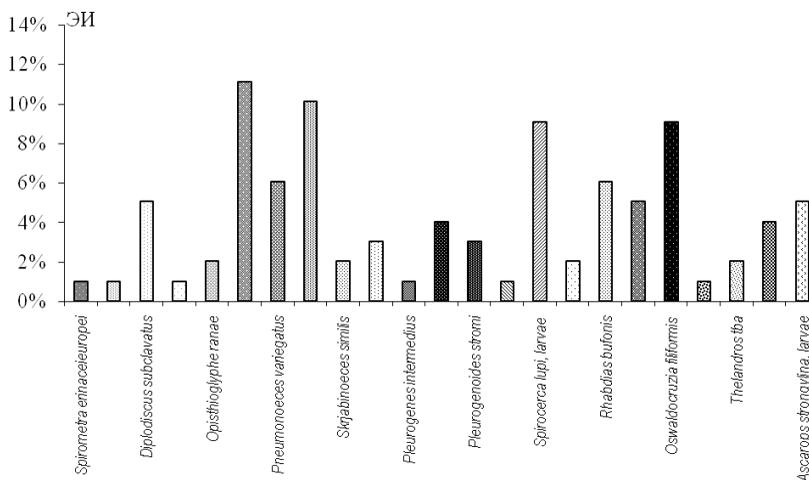


Рис.33. Структура гельминтозов озерной лягушки F2 возрастной когорты (n=99)

Гельминтофауна 3-й возрастной группы была представлена 21 видом паразитических червей (рис.34). При этом были «потеряны» 6 видов от предыдущей возрастной группы и «приобретены» 4 новых вида: *Skrjabinoeces sp.* (2,86%), *Glypthelmins diana* (1,43%), *Gorgoderina skrjabini* (1,43%), *Paraplectana brumpti* (2,86%). Наиболее часто лягушки были инвазированы легочными трематодами *Pneumonoeces variegatus* (12,86%), *Pneumonoeces asper* (10,00%) и *Skrjabinoeces breviansa* (8,57%), кишечной трематодой *Opisthioglyphe ranae* (11,43%). В третьей возрастной группе увеличилась инвазированность *Opisthioglyphe ranae* – в пять раз по сравнению с предыдущей возрастной группой, при этом приблизившись к значениям инвазированности лягушек 1-й возрастной группы.

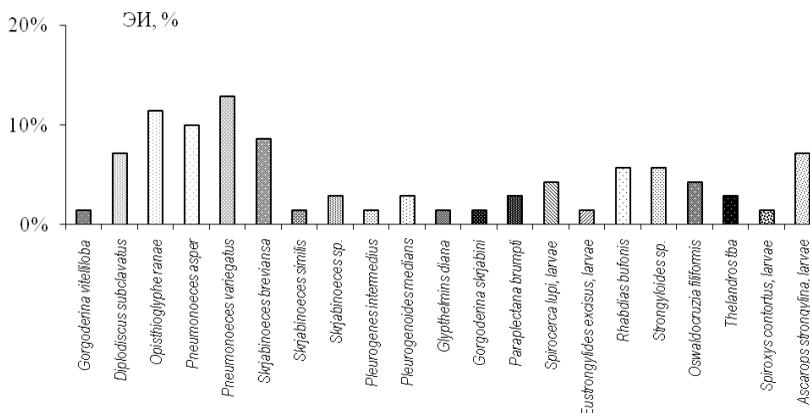


Рис.34. Структура гельминтозов озерной лягушки F3 возрастной когорты (n=70)

Также продолжала увеличиваться инвазированность *Diplodiscus subclavatus* (до 7,14%), *Pneumonoeces variegatus* (12,86%) и *Ascarops strongylina* (7,14%). Напротив, уменьшение инвазированности наблюдали для следующих видов: *Pneumonoeces asper* (10,00%), *Skrjabinoeces breviansa* (8,57%), *Skrjabinoeces similis* (1,43%), *Pleurogenoides medians* (2,86%), *Eustrongylides excisus* (1,43%), *Oswaldocruzia filiformis* (4,29%), *Spiroxys contortus* (1,43%),

Spirocerca lupi (4,29%). Инвазированность *Gorgoderina vitelliloba* (1,43%) *Pleurogenes intermedius* (1,43%), *Rhabdias bufonis* (5,71%), *Strongyloides* sp. (5,71%) изменилась незначительно по сравнению с предыдущей возрастной группой.

В четвертой возрастной группе было найдено 14 видов гельминтов (рис.35). По сравнению с предыдущей группой было «потеряно» 10 видов и «приобретено» - 2 вида кишечных трематод: *Pleurogenes claviger* (5,26%) и *Pleurogenoides stromi* (5,26%). Максимальная инвазированность в этой группе приходилась на *Opisthoglyphe ranae* - 21,05%, причем отмечается двукратный рост инвазии по сравнению с 3-й возрастной группой.

Рост инвазированности был характерен также для кишечной трематоды *Diplodiscus subclavatus* (до 10,53%), легочной трематоды *Skrjabinoeces similis* (в 4 раза – до 5,26%), *Pleurogenes intermedius* (в 4 раза - 5,26%), *Pleurogenoides medians* (в 2 раза - 5,26%), *Spiroxys contortus*, larvae (в 4 раза - 5,26%), *Oswaldocruzia filiformis* (до 5,26%), *Spirocerca lupi*, larvae (5,26%). Снижение инвазии наблюдалось для *Pneumonoeces variegatus* (10,53%), *Pneumonoeces asper* (5,26%), *Skrjabinoeces breviansa* (5,26%) и незначительное снижение - *Rhabdias bufonis* (5,26%).

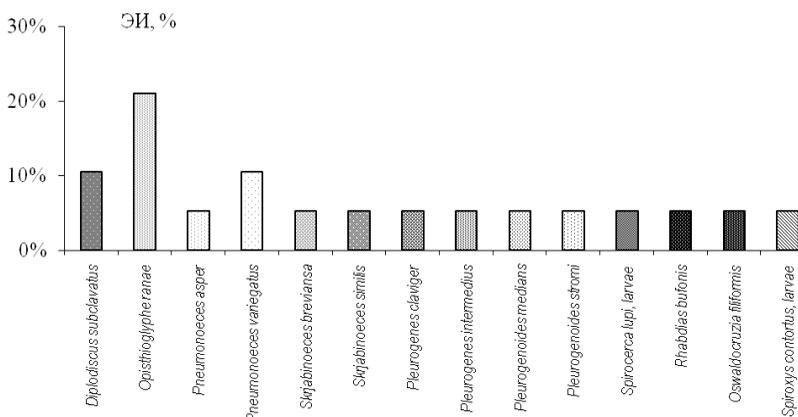


Рис.35. Структура гельминтозов озерной лягушки F4 возрастной когорты (n=19)

Гельминтофауна лягушек пятой возрастной группы включала 10 видов (рис.36), из которых 8 входили в гельминтофауну лягушек четвертой возрастной группы, а два «новых» вида - *Paraplectana brumpti* (15,00%) и *Neoxysomatium brevicaudatum* (5,00%). Максимально лягушки данной возрастной группы были инвазированы кишечной геонематодой *Oswaldocruzia filiformis* (20,00%), причем инвазированность почти в 4 раза превышает инвазированность амфибий 4-й возрастной группы. Рост инвазии также был отмечен для следующих гельминтов: легочной трематоды *Pneumonoeces asper* (10,00%) и кишечных гельминтов - *Pleurogenoides stromi* (15,00%) и *Spirocerca lupi, larvae* (10,00%). Инвазированность кишечной трематодой *Diplodiscus subclavatus* снизилась в два раза и достигла значения 5,00%. Незначительное снижение инвазированности характерно для *Pleurogenoides medians* (5,00%) и *Rhabdias bufonis* (5,00%). У лягушек данной возрастной группы вновь были обнаружены личиночные формы нематоды *Ascarops strongylina* (10,00%), не найденные у лягушек четвертой возрастной группы.

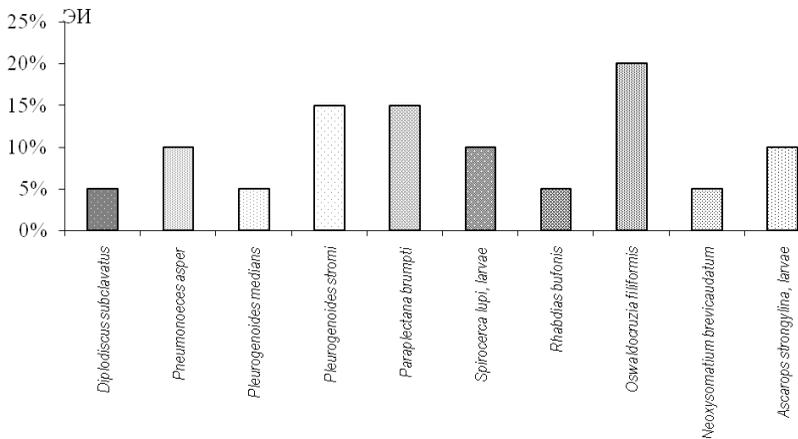


Рис.36. Структура гельминтозов озерной лягушки F5 возрастной когорты (n=20)

Гельминтофауна шестой возрастной группы была

значительно беднее во видовом составе и представлена 7 видами (рис.37).

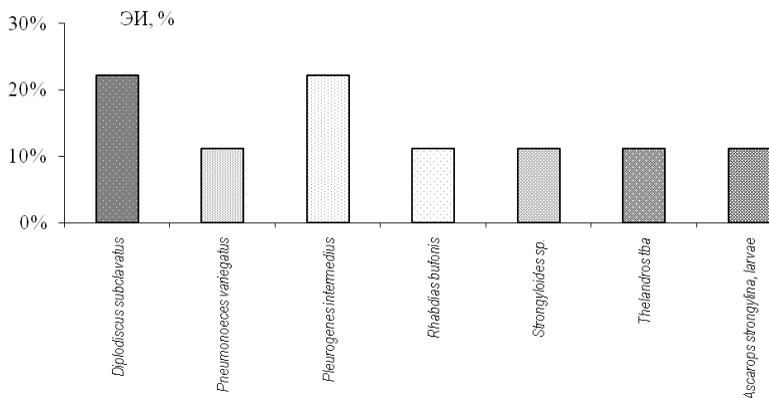
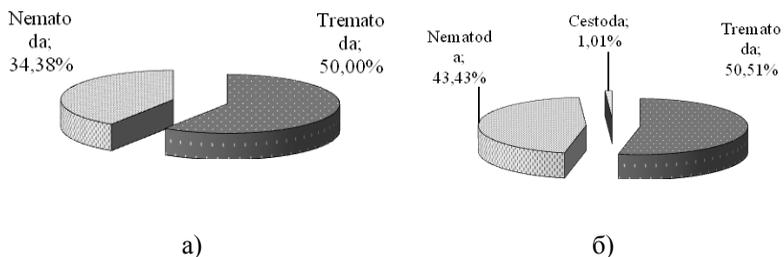


Рис.37. Структура гельминтов озерной лягушки F6 возрастной когорты (n=9)

Максимальная инвазированность была отмечена для трематод *Diplodiscus subclavatus* (22,22%) и *Pleurogenes intermedius* (22,22%). Инвазированность остальными пятью видами (*Pneumonoeces variegatus*, *Rhabdias bufonis*, *Strongyloides sp.*, *Thelandros tba*, *Ascarops strongylina*) была одинаковой и составляла 11,11%.

Анализ зараженности паразитами разных таксонов в разных когортах хозяина представлен на рис.38.



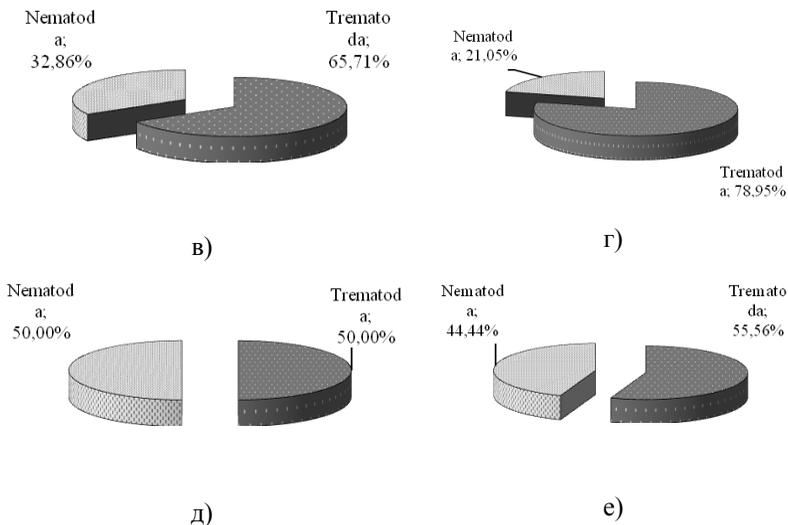


Рис.38. Возрастная динамика структуры гельминтозов озерной лягушки: а) 1-я когорта; б) 2-я когорта; в) 3-я когорта; г) 4-я когорта; д) 5-я когорта; е) 6-я когорта

Экстенсивность инвазии нематодозами минимальна у животных 4-й когорты и максимальна – в 5-й. Доля инвазии трематодозами во всех когортах достаточно высока и достигает максимума в 4-й когорте.

Возрастной анализ паразитофауны озерной лягушки позволяет выделить следующие группы гельминтов:

1. Гельминты, встречающиеся в 5 и более возрастных группах. Из 34 видов, встречающихся у озерной лягушки, к этой категории мы отнесли 7 видов: *Diplodiscus subclavatus*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Ascarops strongylina*, *Spirocerca lupi* (рис.39-40).

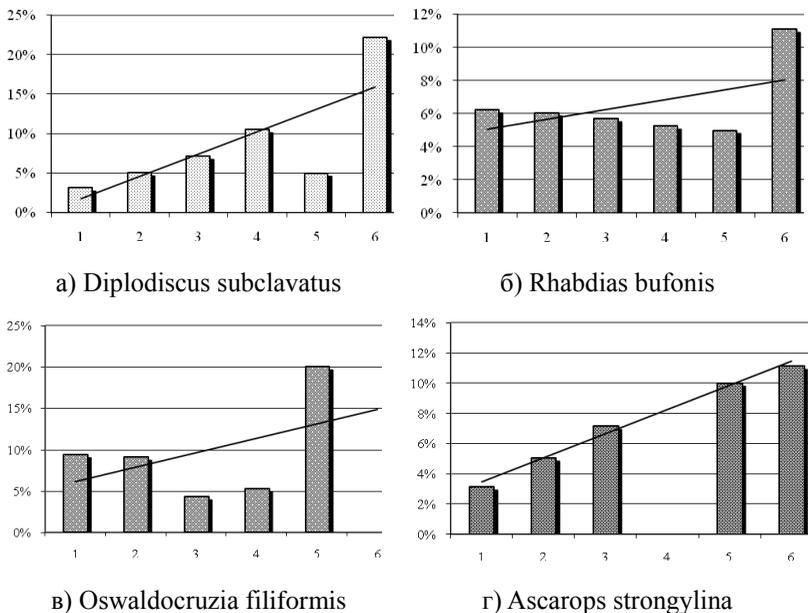


Рис. 39. Возрастная динамика гельминтов, встречающихся во всех возрастных группах хозяина

2. Паразиты, встречающиеся до 3-й возрастной группы хозяина. Сюда относятся 10 видов: *Spirometra erinaceieuropei*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Haplometra cylindracea*, *Skrjabinoeces sp.*, *Holostephanus volgensis*, *Glypthelmins diana*, *Gorgoderina skrjabini*, *Eustrongylides excisus*, *Aplectana acuminata*, *Neorailletnema praeputiale*.

3. Паразиты, встречающиеся только в 4-6-й возрастных группах. В эту группу мы включили только два вида: *Pleurogenes claviger*, *Neoxysomatium brevicaudatum*.

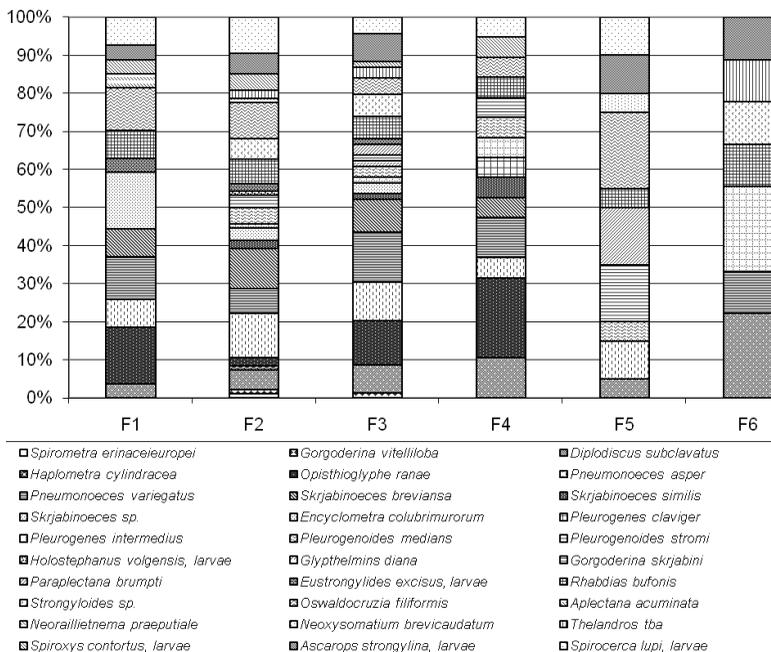


Рис. 40. Структура гельминтозов озерной лягушки разного возраста

Обширные исследования изменений паразитофауны в связи с возрастом хозяина провел В.А. Догель (1958), высказавший предположение, что в большинстве случаев с возрастом рыбы численность и разнообразие ее паразитов увеличиваются. Анализ литературы по данному вопросу показывает, что инвазия многими видами паразитов ясно приурочена к определенному возрасту хозяина (Горбунова, 1936; Saad-Fares, Combes, 1992). Закономерности, установленные для паразитофауны рыб, оказались верными и для паразитофауны других видов хозяев, что свидетельствует об общности данной закономерности.

4.3. Пространственная динамика паразитоценозов

Изучение географического распространения паразитических гельминтов, использующих в качестве хозяина озерную лягушку, показало, что наиболее часто были инвазированы лягушки,

обитавшие в водоемах Заволжской агроклиматической зоны (57,19%), а наименее часто – в Западной агроклиматической зоне (30,77%) (рис.41). Распределение паразитарных видов в отдельных экосистемах Ульяновской области неравноценное (рис.42).

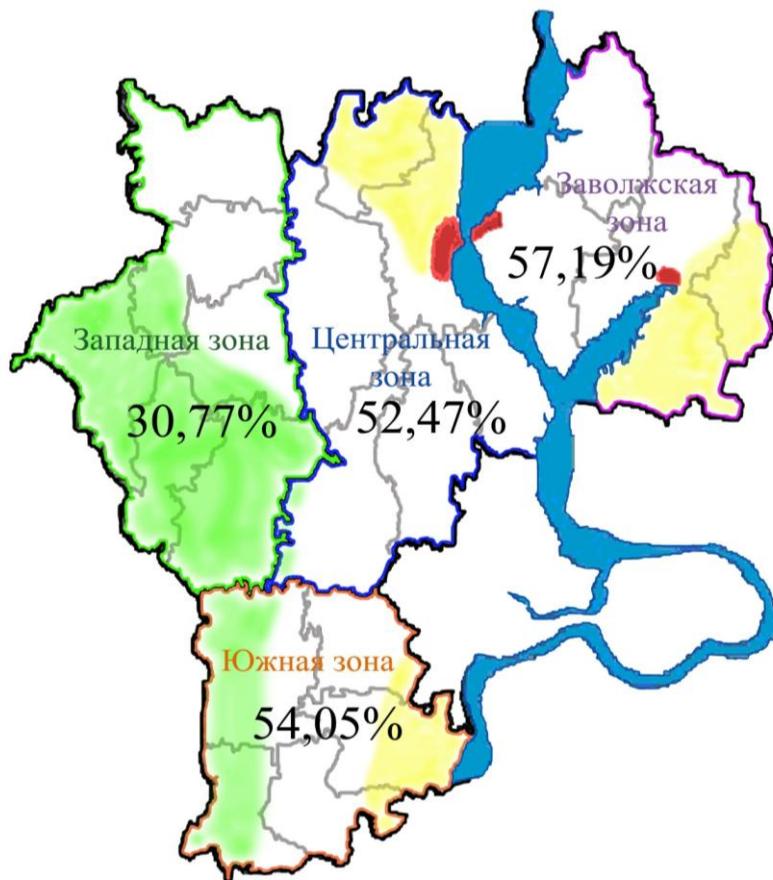


Рис. 41. Экстенсивность инвазии озерной лягушки в разных агроклиматических зонах Ульяновской области

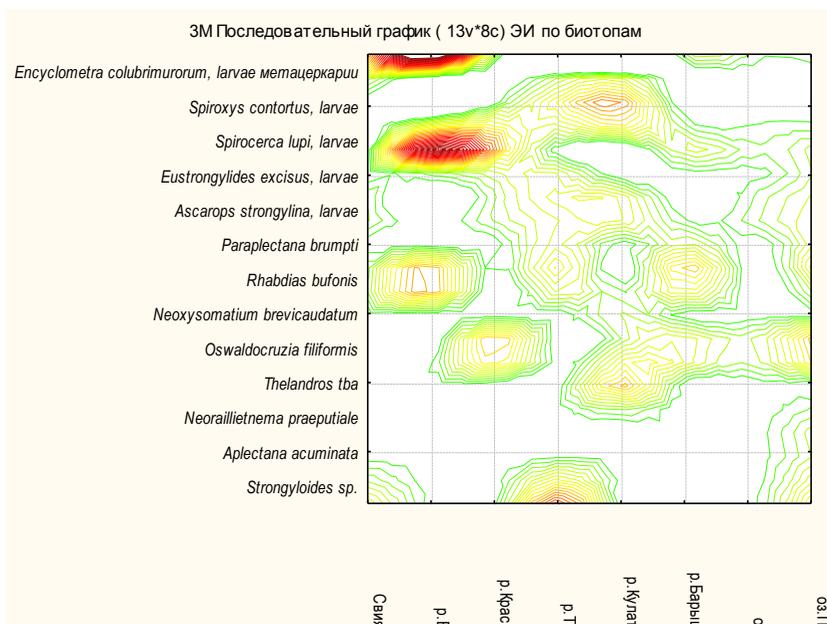


Рис. 42. 3М-последовательный график ЭИ озерной лягушки в экосистемах Ульяновской области

Наиболее часто в изученных экосистемах Ульяновской области встречались трематоды рода *Pneumonoeces*: *Pneumonoeces asper* (ЭИ=6,85±3,35%), *Pneumonoeces variegatus* (ЭИ=4,88±3,18%) (рис.43). Эти паразиты были зарегистрированы в 7 (ЭИ=87,5%) из 8 исследованных экосистем: озерах села Ундоры (ЭИ=0,76% и 1,53% соответственно), Песчаное (ЭИ=7,69% и 9,62%), реках Барыш (ЭИ=10,35% и 3,45%), Свияга (ЭИ=3,92% и 8,82%), Томышевка (ЭИ=9,09% и 4,55%), Красная (ЭИ=7,41% и 1,85%), Кулатка (ЭИ=8,70% и 4,35%). Заражение этими трематодами лягушек происходит при поедании вторых промежуточных хозяев, которыми являются личиночные и имагинальные стадии насекомых, кроме того, жизненный цикл этих видов трематод осуществляется при участии первых промежуточных хозяев – пресноводных моллюсков.

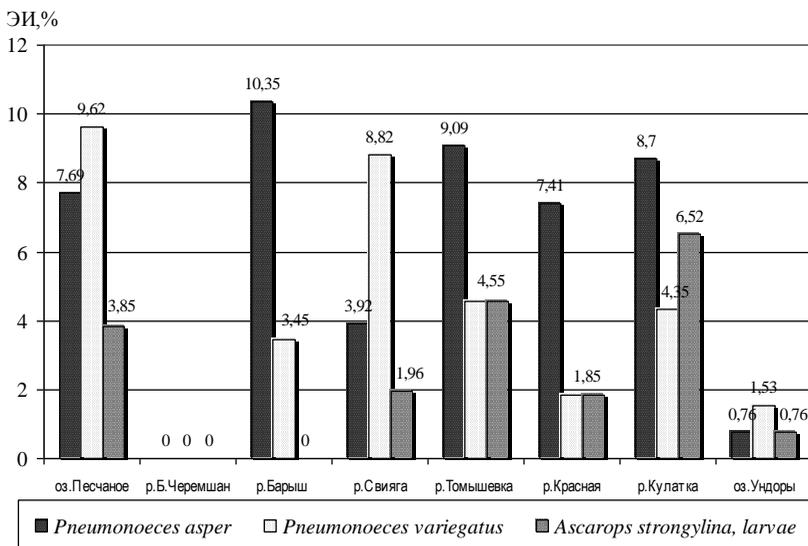


Рис.43. Распределение инвазированности озерной лягушки трематодами *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Ascarops strongylin* в экосистемах Ульяновской области

В 75% (6 из 8) экосистемах у озерной лягушки в желудочно-кишечном тракте были найдены личинки нематоды *Ascarops strongylin* (ЭИ=3,25±2,12%) (рис. 80, 81): озерах с.Ундоры (ЭИ=0,76%) и Песчаное (ЭИ=3,85%), реках Свияга (ЭИ=1,96%), Томышевка (ЭИ=4,55%), Красная (ЭИ=1,85%) и Кулатка (ЭИ=6,52%).

В 62,5% исследованных экосистемах были обнаружены два вида трематод: *Pleurogenoides medians* (ЭИ=3,27±2,69%), в жизненном цикле которой первым промежуточным хозяином являются брюхоногие моллюски, а вторым – личинки и имаго стрекоз, ручейники, жуки, и специфичный паразит семейства *Ranidae* *Skrjabinoeces breviansa* (ЭИ=6,40±6,02%) (рис.44). С такой же частотой встречаемости находились нематоды: *Oswaldokruzia filiformis* (ЭИ=7,71±5,08%), *Rhabdias bufonis* (ЭИ=7,94±4,87%), *Spirocera lupi* (ЭИ=9,00±0,62%).

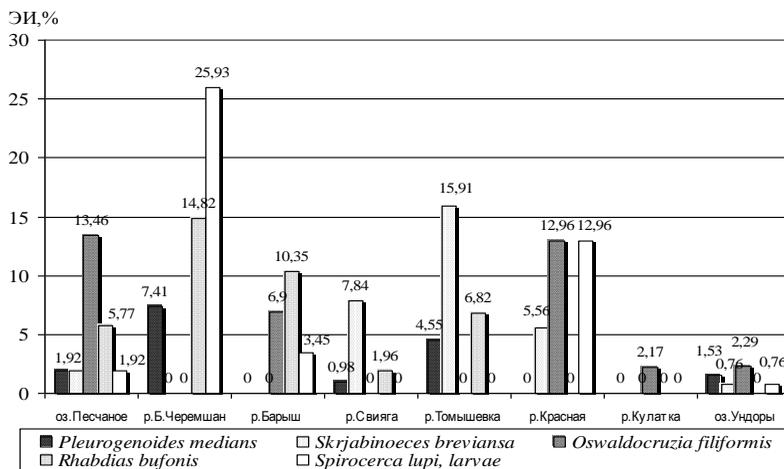


Рис.44. Распределение инвазированности озерной лягушки трематодами *Pleurogenoides medians*, *Skrjabinoeces breviansa* и нематодами *Oswaldokruzia filiformis*, *Rhabdias bufonis*, *Spirocerca lupi* в экосистемах Ульяновской области

В 50% исследованных экосистем были обнаружены трематоды *Opisthioglyphe ranae* (ЭИ=6,94±3,83%): в озерах села Ундоры, реках Свияга, Томышевка и Красная (рис.45). В озерах села Ундоры, реках Свияга и Томышевка был зарегистрирован специфичный паразит амфибий семейства Ranidae трематода *Pleurogenes intermedius* (ЭИ=2,35±1,92%). Также в трех исследованных биотопах были найдены трематоды *Skrjabinoeces similis* (ЭИ=2,84±1,62%): в реках Свияга и Красная, озере Песчаное.

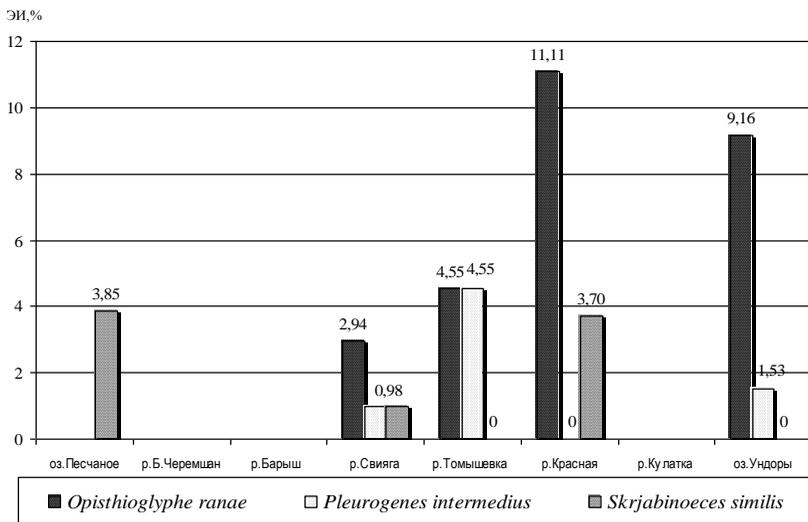


Рис.45. Распределение инвазированности озерной лягушки трематодами *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes intermedius*, *Skrjabinoeces similis* в экосистемах Ульяновской области

В 37,5% (3 из 8) исследованных экосистемах встречались трематоды: *Diplodiscus subclavatus* (ЭИ=10,52±6,09%), *Pleurogenes intermedius* (ЭИ=2,35±1,92%), *Skrjabinoeces similis* (ЭИ=2,84±1,62%) (рис.46). Широкоспецифичный паразит амфибий *Diplodiscus subclavatus*, для которого промежуточными хозяевами чаще всего являются брюхоногие моллюски, был найден в оз.Песчаном и озерах с.Ундоры, в реке Кулатка. Специфичный паразит амфибий семейства Ranidae *Pleurogenes intermedius* был зарегистрирован в реках Свияга и Томышевка, озерах с.Ундоры. Специфичный паразит озерной лягушки, а также прудовой и травяной *Skrjabinoeces similis* встречался в оз.Песчаном, реках Свияга и Красная.

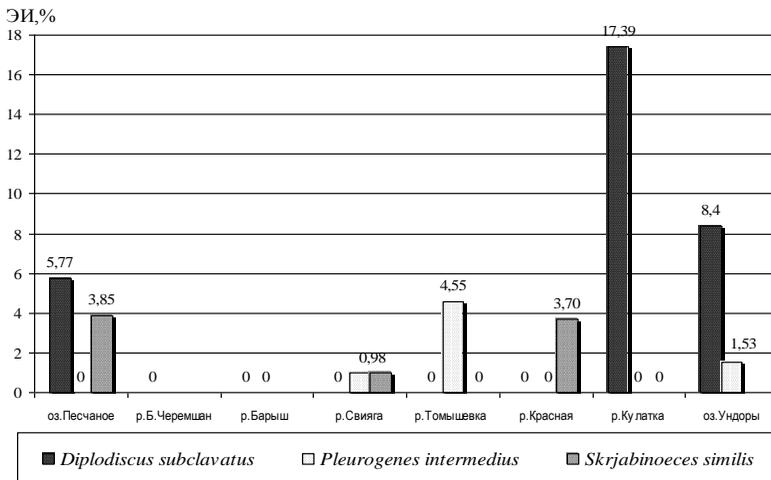


Рис.46. Распределение инвазированности озерной лягушки трематодами *Diplodiscus subclavatus*, *Pleurogenes intermedius*, *Skrjabinoeces similis* в экосистемах Ульяновской области

В 37,5% (3 из 8) исследованных экосистемах встречались нематоды (рис.47): *Eustrongylides excisus* (ЭИ=2,77±1,54%), *Paraplectana brumpti* (ЭИ=3,95±0,56%), *Spiroxys contortus* (ЭИ=2,75±1,56%), *Strongyloides sp.* (ЭИ=5,93±3,08%). Паразит желудка веслоногих птиц *Eustrongylides excisus*, для которого озерная лягушка является резервуарным хозяином, была найдена в оз.Песчаном, реках Томышевка и Красная. Нематода *Paraplectana brumpti*, для которой лягушка также является резервуарным хозяином, встречалась в оз.Песчаном, реках Барыш и Томышевка.

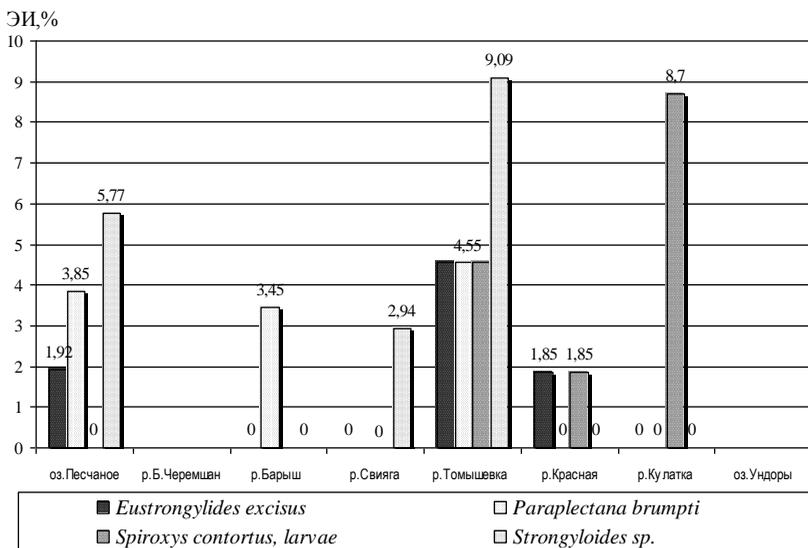


Рис.47. Распределение инвазированности озерной лягушки нематодами *Eustrongylides excisus*, *Paraplectana brumpti*, *Spiroxys contortus*, *Strongyloides sp.* в экосистемах Ульяновской области

В 25% (2 из 8) исследованных экосистем встречались трематоды: *Encyclometra colubrimurorum* (ЭИ=6,16±1,77%), *Gorgoderina vitelliloba* (ЭИ=2,07±0,31%), *Pleurogenoides stromi* (ЭИ=4,19±0,52%), *Skrijabinoeces sp.* (ЭИ=1,85± 1,54%) (рис.48).

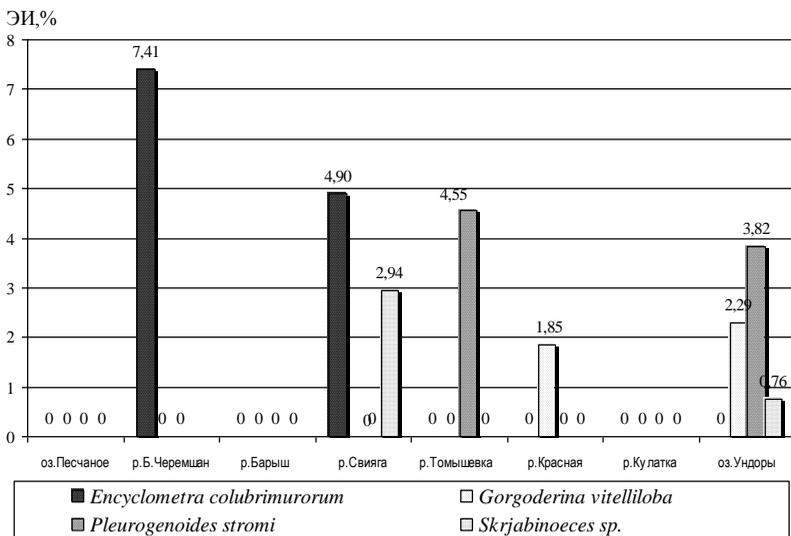


Рис.48. Распределение инвазированности озерной лягушки гельминтами *Encyclometra colubrimurorum*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Pleurogenoides stromi*, *Skrjabinoeces sp.* в экосистемах Ульяновской области

В одной из 8 обследованных экосистем (12,5%) встречались 10 видов паразитов озерной лягушки (рис.49). Чуть меньше (9) видов были найдены в трех экосистемах: в реке Кулатка – *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Thelandros tba*, *Glythelmins diana*; озера с.Ундоры – *Gorgoderina skrjabini*, *Holostephanus volgensis*, larvae, *Pleurogenes claviger*; озеро Песчаное – *Aplectana acuminata*, *Neoraillietnema praeruptiale*, *Haplometra cylindracea*. Цестода *Spirometra erinaceieuropei* встречалась только в р.Свияга.

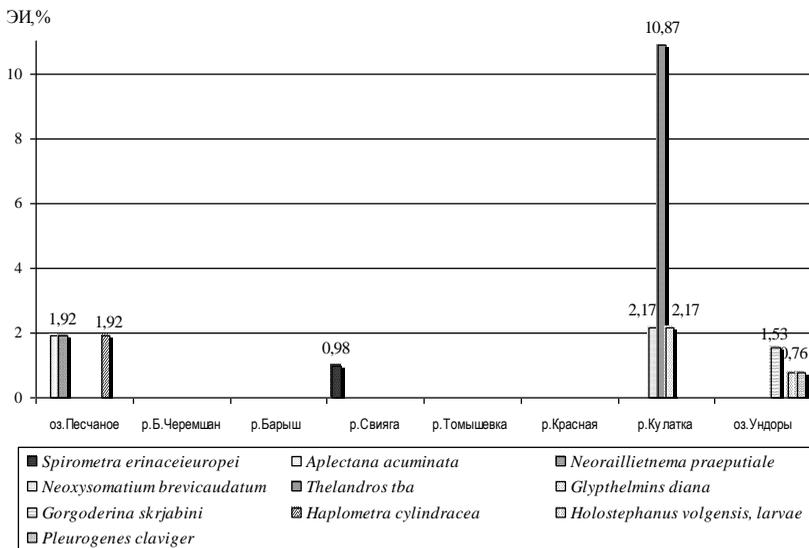


Рис.49. Распределение инвазированности озерной лягушки редкими видами гельминтов *Spirometra erinaceieuropaei*, *Aplectana acuminata*, *Neorailletnema praeputiale*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Thelandros tba*, *Glypthelmins diana*, *Gorgoderina skrjabini*, *Haplometra cylindracea*, *Holostephanus volgensis*, *Pleurogenes claviger* в экосистемах Ульяновской области

Среди исследованных рек наибольшее видовое разнообразие гельминтофауны было характерно для амфибий, обитающих в реке Свияга. В реке Свияга гельминтофауна озерной лягушки была представлена 13 видами: цестодой *Spirometra erinaceieuropaei*, 3 видами нематод – *Ascarops strongylina*, *Rhabdias bufonis*, *Spirocerca lupi*; 9 видами трематод – *Encyclometra colubrimurorum*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes intermedius*, *Pleurogenes medians*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Skr.similis*, *Skr.sp.* (рис.50).

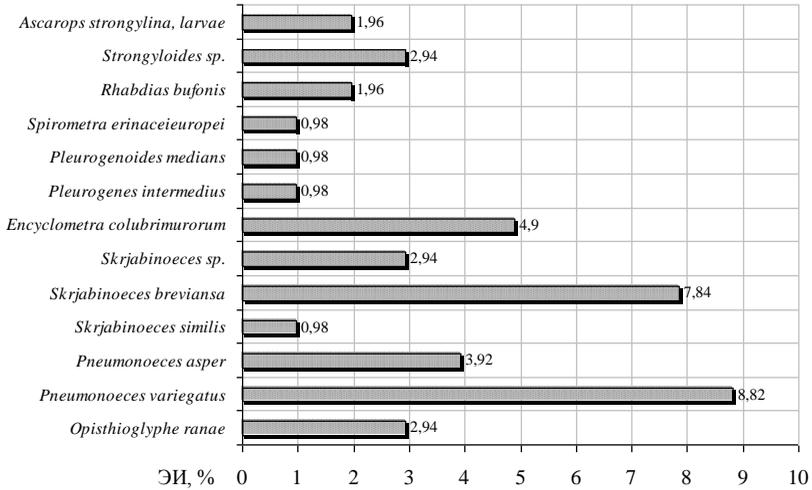


Рис. 50. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Свяга

В р.Красная гельминтофауна озерной лягушки была представлена 11 видами: 5 видами нематод – *Ascarops strongylina*, *Eustrongylides excicus*, *Paraplectana brumpti*, *Rhabdias bufonis*, *Spiroxys contortus*, *Strongyloides sp.*; 7 видами трематод – *Gorgoderina vitelliloba*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Skr.similis* (рис.51).

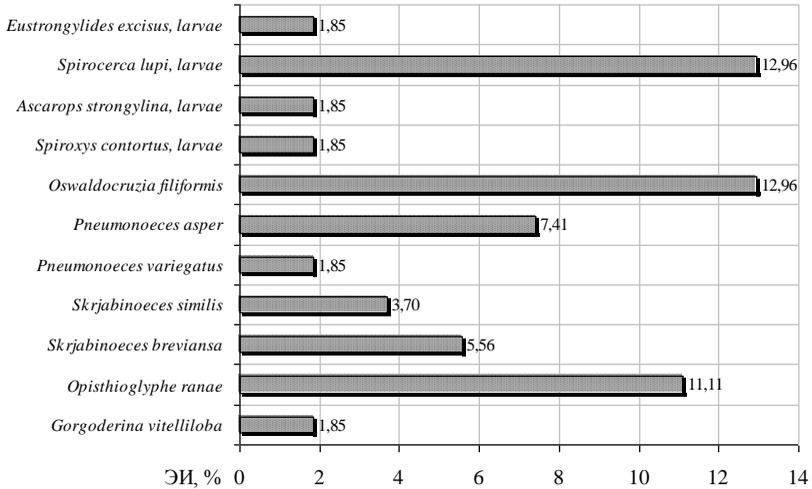


Рис. 51. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Красной

В р. Кулатка гельминтофауна озерной лягушки была представлена 9 видами: 5 видами нематод – *Ascarops strongylina*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Spiroxys contortus*, *Thelandros tba*; 4 видами трематод – *Diplodiscus subclavatus*, *Glypthelmins diana*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, (рис.52).

В р.Б.Черемшан гельминтофауна озерной лягушки представлена 4 видами: 2 видами нематод – *Rhabdias bufonis*, *Spirocerca lupi*; 2 видами трематод – *Encyclometra colubrimurorum*, *Pleurogenoides medius* (рис.53).

В р.Барыш гельминтофауна озерной лягушки была представлена 6 видами: 4 видами нематод – *Oswaldocruzia filiformis*, *Paraplectana brumpti*, *Rhabdias bufonis*, *Spirocerca lupi*; 2 видами трематод – *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus* (рис.54).

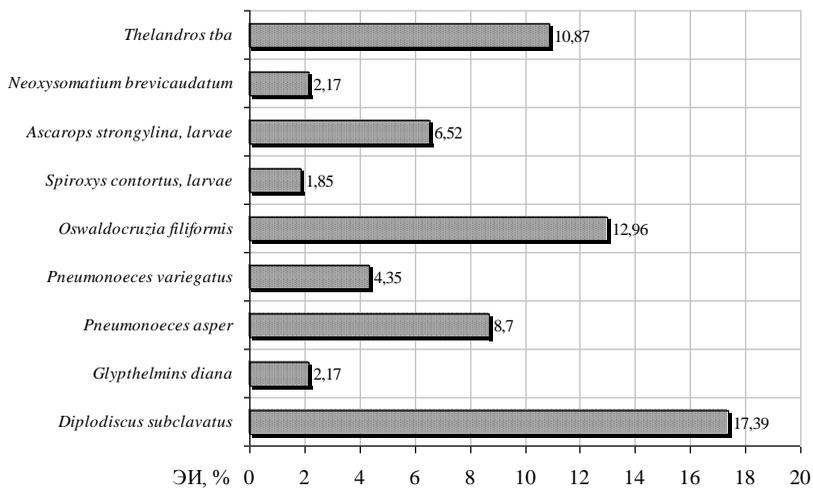


Рис. 52. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Кулатка

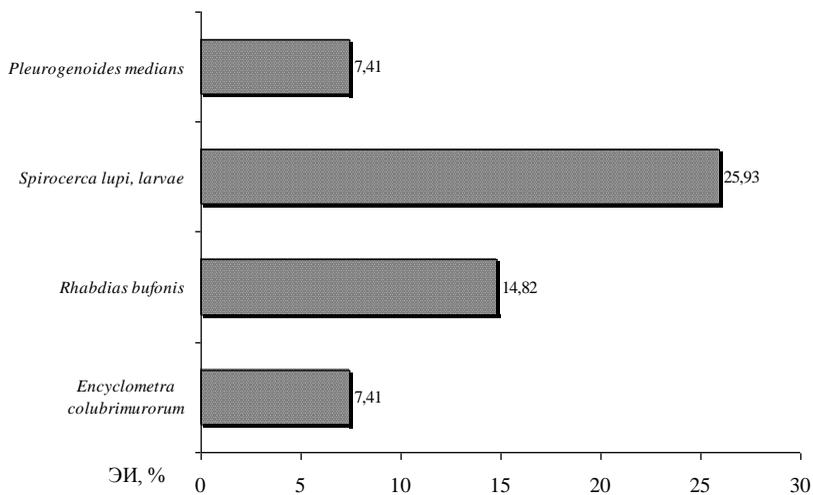


Рис. 53. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Б. Черемшан

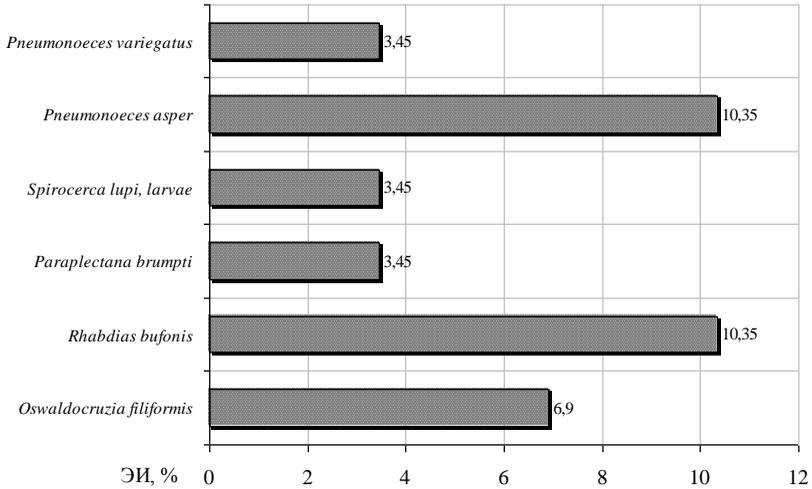


Рис. 54. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Барыш

В р. Томышевка гельминтофауна озерной лягушки была представлена 13 видами: 6 видами нематод – *Ascarops strongylina*, *Eustrongylides excicus*, *Paraplectana brumpti*, *Rhabdias bufonis*, *Spiroxys contortus*, *Strongyloides* sp.; 7 видами трематод – *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes intermedius*, *Pleurogenoides medians*, *Pleurogenoides stromi*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa* (рис.55).

В оз. Песчаное гельминтофауна озерной лягушки была представлена 16 видами: 9 видами нематод – *Aplectana acuminata*, *Ascarops strongylina*, *Eustrongylides excicus*, *Neorailletnema praeputiale*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Paraplectana brumpti*, *Rhabdias bufonis*, *Spirocercia lupi*, *Strongyloides* sp.; 7 видами трематод – *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*, *Pleurogenoides medius*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Skr.similis* (рис.56).

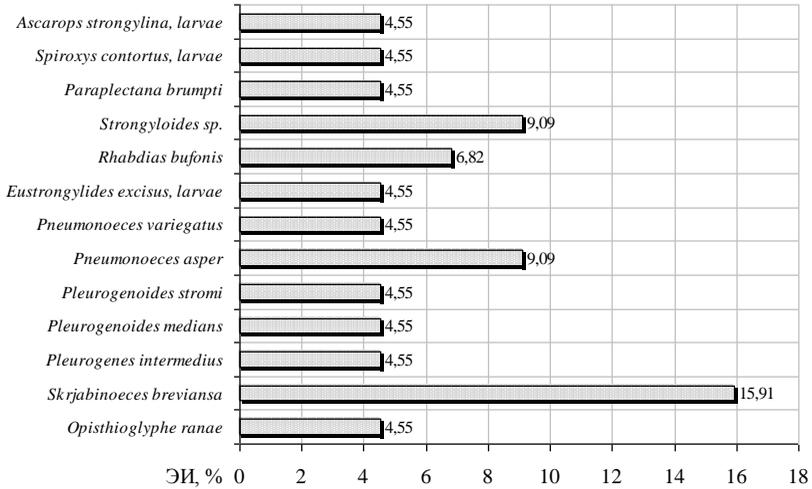


Рис. 55. Гельминтофауна озерной лягушки в р. Томышевка

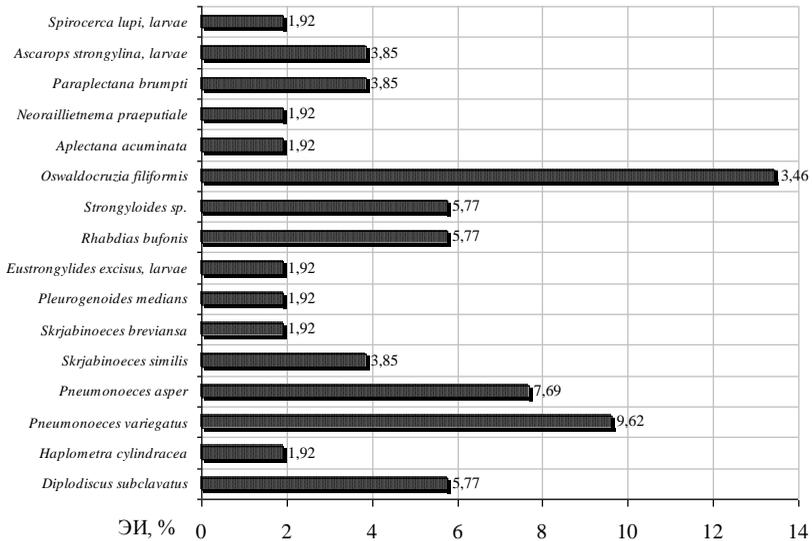


Рис. 56. Гельминтофауна озерной лягушки в оз. Песчаное

В оз. с.Ундоры гельминтофауна озерной лягушки была

представлена 16 видами: 3 видами нематод – *Ascarops strongylina*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Spirocerca lupi*, *Strongyloides* sp.; 13 видами трематод – *Diplodiscus subclavatus*, *Gorgoderina skrjabini*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Holostephanus volgensis*, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenes intermedius*, *Pleurogenoides medius*, *Pleurogenoides stromi*, *Pneumonoeces asper*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Skr. similis* (рис.57).

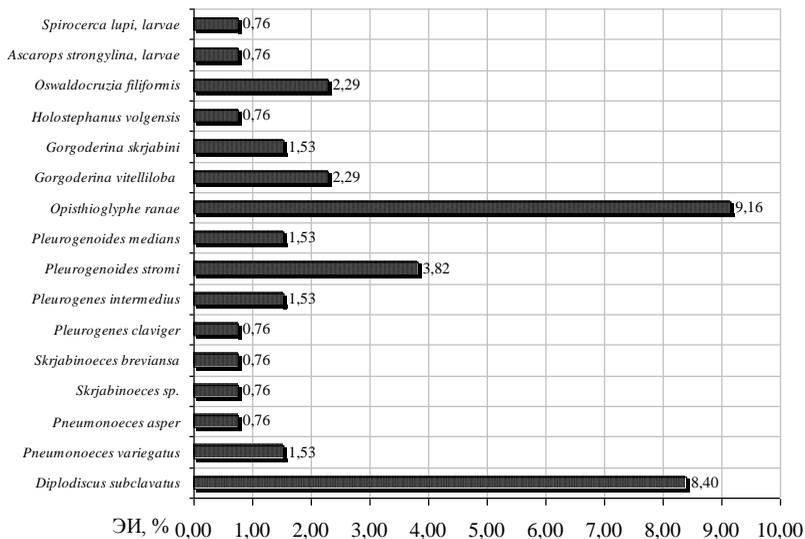


Рис. 57. Гельминтофауна озерной лягушки в оз. с. Ундоры

Анализ совместной встречаемости и экстенсивности инвазии озерной лягушки по отдельным экосистемам показал значимость коэффициента корреляции Пирсона для следующих видов гельминтов (табл.12).

Следует отметить, что, как правило, озерная лягушка четко различается по предпочитаемым экосистемам, что связано с ее происхождением. Озерная лягушка в основном встречается по берегам крупных водоемов открытых ландшафтов, но по руслам рек она может попадать и в лесные массивы; кроме того, она охотно заселяет водоемы антропогенного ландшафта. Прудовая лягушка

предпочитает лесные массивы, в которых обитает в различных типах водоемов — от мелких луж до пойменных водоемов. Съедобная лягушка, имея гибридную природу и особый генетический (неменделевский) механизм наследования, сочетает экологические особенности родительских видов и поэтому экологически очень пластична. Это позволяет ей жить в самых разнообразных биотопах (Ананьева, Боркин, Даревский, Орлов, 1998; Ручин и др., 2005).

Таблица 13. Значения коэффициента корреляции Пирсона встречаемости и экстенсивности инвазии озерной лягушки в экосистемах Ульяновской области

Виды гельминтов	r	Достигнутый уровень значимости p	Биотоп
Rhabdias bufonis + Ascarops strongylina	0,998	0,037	Оз. Песчаное, р.Свияга, р.Томышевка
Rhabdias bufonis +Pleurogenoides medians	0,955	0,045	Оз. Песчаное, р. Б.Черемшан, р.Свияга, р. Томышевка
Rhabdias bufonis +Pneumonoeces asper	0,967	0,033	Оз.Песчаное, р. Барыш, р. Свияга, р.Томышевка
Spirocerca lupi + Pleurogenoides medians	0,999	0,012	Оз.Песчаное, р.Б.Черемшан, оз.с.Ундоры
Pneumonoeces asper + Skrjabinoeces similis	0,999	0,013	Оз.Песчаное, р.Свияга, р.Красная

Если на естественных береговых участках рост численности озерной лягушки сдерживается целым рядом хищников, то в антропогенно трансформированных экосистемах пресс хищников часто ослаблен. Поэтому в таких условиях в популяциях лягушки возрастает каннибализм по типу взрослый-сеголеток, взрослый-личинка, при этом увеличивается интенсивность заражения паразитофауной (Ручин, Рыжов, 2003).

Н.М. Радченко и А.А. Шабунов (2008) выявили различия в зараженности *R. temporaria* в различных районах исследования. Так,

в районах с высокой антропогенной нагрузкой видовое разнообразие гельминтофауны составляет 3-4 вида, что в 4-5 раз меньше по сравнению с экологически более благополучными районами, где ими обнаружено 13-15 видов. Кроме этого в составе гельминтофауны загрязненных районов отмечается значительная редукция трематодного компонента.

Нематодозная инвазия ускоряла развитие ранних этапов онтогенеза: инвазированные головастики лягушки-быка (*Rana catesbeiana*) в среднем на 16 дней быстрее проходили метаморфоз. У головастиков, инвазированных кишечной нематодой (*Gyrinicola batrachiensis*), активнее шла ферментация пищи (Pryor, Vjørndal, 2005).

Использование кластерного анализа на основании индекса общности Чекановского-Серенсена и Жаккара позволило выделить три основные группы экосистем, сообщества паразитических гельминтов озерной лягушки в которых наиболее близки по видовому составу: в первую группу вошли экосистемы р.Барыш и р.Б.Черемшан; во вторую – р.Красная, р.Свияга, р.Томышевка, оз.Ундыры, оз.Песчаное; в третью группу – р. Кулатка (рис.58).

Сообщества паразитарных видов предъявляют более строгие требования к среде обитания, чем организмы-хозяева, что вызвано необходимостью наличия в одной экосистеме для осуществления жизненного цикла паразита целого круга хозяев: окончательного, нескольких промежуточных хозяев.

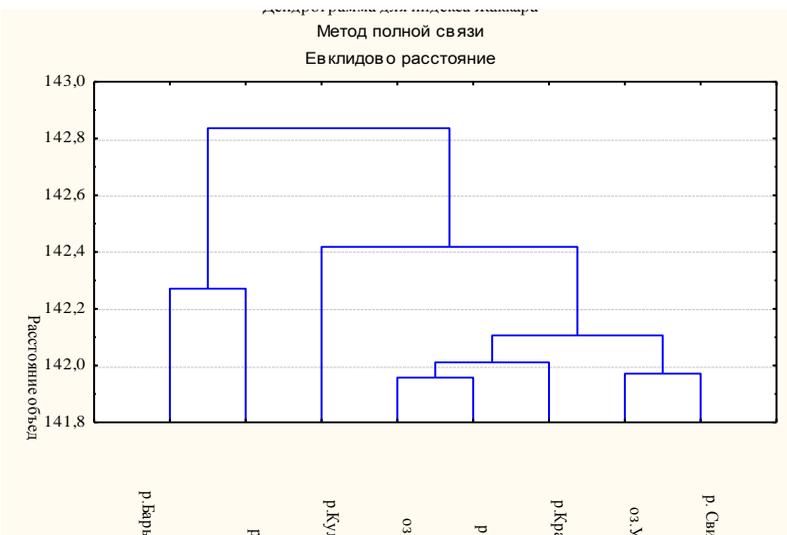
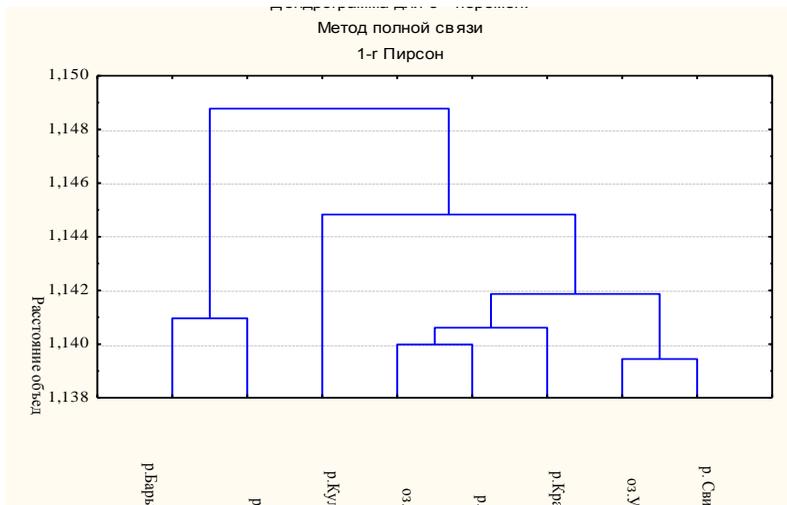


Рис. 58. Диаграмма сходства отдельных водоемов по видовому составу паразитофауны озерной лягушки, на основе индекса Чекановского-Серенсена (а) и Жаккара (б)

При анализе распространения паразитофауны лягушек следует учитывать антропогенное воздействие: пересеченный рельеф способствует смыванию удобрений и ядохимикатов с сельхозугодий в пониженные участки, заполненные водой, где размножаются амфибии. Поймы крупных водоемов в течение длительного времени остаются затопленными водой, что является также причиной гибели многих видов моллюсков, в которых размножаются трематоды амфибий.

По данным Госдоклада (2007) на протяжении ряда лет в области прослеживается стабильная тенденция ухудшения санитарного состояния малых рек, в т.ч. и внутригородских водоёмов. Причинами, способствующими ухудшению санитарного состояния малых рек, являются уменьшение их проточности, заиливание и эвтрофикация, а также массовая застройка водоохраных зон индивидуальным жильем, неэффективная система удаления бытовых отходов, поступление в водоёмы неочищенных ливнево-дренажных вод и поверхностного стока с неблагоустроенных территорий населенных пунктов области. Высокая антропогенная нагрузка обуславливает потенциальную опасность ухудшения качества воды и нарушения условий водопользования на отдельных участках малых рек, повышает вероятность кишечных инфекций и интоксикаций у населения в связи с поступлением в реки сточных вод, содержащих патогенные микроорганизмы, пестициды, соли тяжелых металлов и др. Эти факторы можно отнести к категории ограничивающих распространение паразитарной биоты.

Подводя итог проведенным исследованиям следует отметить, что водные экосистемы можно классифицировать по общности биоразнообразия гельминтофауны озерной лягушки и по частоте встречаемости отдельных видов гельминтов.

Таким образом, наиболее высокая инвазированность озерной лягушки характерна для популяций, обитавших в водоемах Заволжской зоны, а наименее низкая – в Западной зоне. Во всех агроклиматических зонах зарегистрированы трематоды рода *Rhynchopoees*, тогда как для большинства видов гельминтов характерна локальная встречаемость, приуроченная к определенным агроклиматическим зонам и экосистемам.

ГЛАВА 5. СООТНОШЕНИЕ БИО/ГЕОГЕЛЬМИНТОВ В ЗООЦЕНОЗАХ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Гельминтофауна пресноводных моллюсков на территории Ульяновской области представлена трематодами, жизненные циклы которых включают целый ряд позвоночных животных – рыб, амфибий, млекопитающих, птиц.

Анализ гельминтофауны озерной лягушки на территории Ульяновской области показал, что основу ГФК составляют трематоды (ЭИ=74,87%), представленные как взрослыми, так и личиночными формами (рис.59а). На их долю приходилось 57% видов от общего числа видов паразитофауны озерной лягушки и 74,87% экстенсивности инвазии (ЭИ нематодозами составила 47,16%). Биогельминтами было инвазировано - 92,61% особей, тогда как геогельминтами – 27,26% (рис.59б).

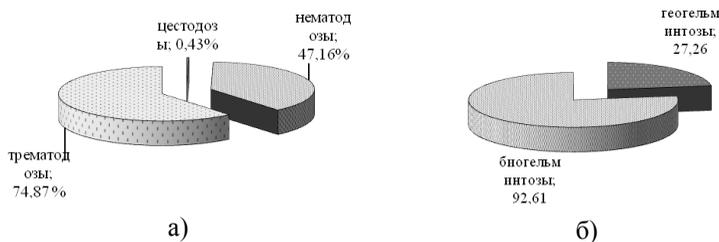


Рис.59. Структура гельминтозов озерной лягушки (ЭИ, %)

Среди биогельминтов преобладали трематоды (рис.60) со сложным жизненным циклом.

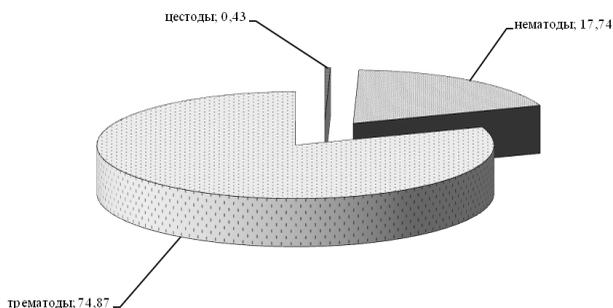


Рис.60. Структура биогельминтозов озерной лягушки (ЭИ, %)

Структура нематодозов озерной лягушки представлена биогельминтами и геонематодами (рис.61).

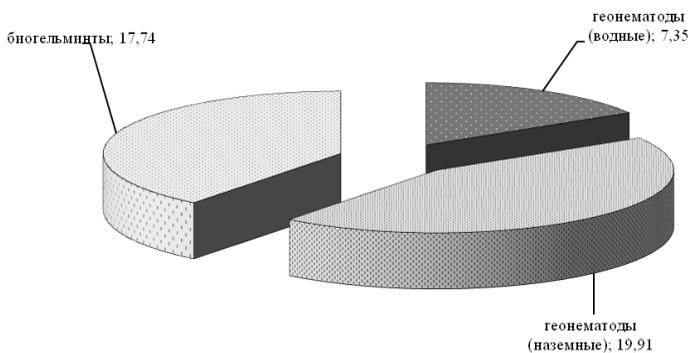


Рис.61. Структура нематодозов озерной лягушки (ЭИ, %)

Преобладание биогельминтов в гельминтофауне озерной лягушки обусловлено водным образом жизни озерной лягушки, населяющей открытые водоемы и широким спектром ее питания. Пищевой рацион *Rana ridibunda* отличается неизбирательностью: потребляется все, что движется и соответствует по размерам

пищевым объектам (Ручин, Рыжов, 2003; Вершинин, Иванова, 2006; Ручин, Рыжов, 2006). Озерные лягушки потребляют как наземных (пауки, уховертки, прямокрылые, двукрылые, перепончатокрылые, многоножки), так и водных (стрекозы, жуки, ручейники, моллюски, клопы, ракообразные) беспозвоночных. Последние являются промежуточными хозяевами трематод (Рыжиков и др., 1980). Широко известны случаи потребления взрослыми лягушками мальков рыб (Маркузе, 1964), личинок и сеголеток других видов земноводных (Ляпков, 1989), канибализм в отношении собственной молоди (Писаренко, 1987). У озерной лягушки обнаружено хорошо выраженное сезонное изменение состава пищи (Шляхтин, Завьялов, Шляхтина, Табачишин, 2001; Лапин, 2002). Первый период характеризуется преобладанием в пище насекомых, второй – потреблением головастиков собственного вида и молоди рыб, третий – преобладанием в пище молоди рыб (по встречаемости до 25%). Соотношение разных экологических групп кормов зависит не только от сезона, но также от специфики сообщества, в котором обитают амфибии (Вершинин, Иванова, 2006).

В пищевом рационе сухопутной бесхвостой амфибии – остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, обитающей в условиях Мордовии (Лукиянов, Ручин, Рыжов, 2006) обнаруживается более 130 видов различных животных: в подавляющем большинстве это беспозвоночные, среди которых преобладают Arthropoda, в меньшем количестве встречаются Molluska и Annelida. А.Т. Макаров и В.И. Астрадамов (1975) подсчитали, что 10 тыс. экземпляров остромордой лягушки, обитающие на площади 100 га, за 5 месяцев уничтожают 15 млн. экземпляров животных, из них 9 млн. «вредных».

Основу питания озерной лягушки, независимо от степени антропогенной нагрузки на биотоп, составляют моллюски (34,5%), жесткокрылые (27,1%), пауки (9,5%), полужесткокрылые (7,0%) и стрекозы (6,9%). Доля остальных групп в трофическом спектре незначительна (Никашин, 1999; Никашин, Языков, Цуриков, 2001).

Согласно литературным данным, относящимся к территории Мордовии, потребителями амфибий и рептилий являются не менее 15 видов позвоночных – озерная и остромордая лягушки, обыкновенный уж, беркут, болотный и луговой луны, змеяед,

канюк, черный коршун, сова-сплюшка, лисица, енотовидная собака, лесной хорь, европейская норка, барсук (Ручин, Рыжов, 2003; Рыжов, 2007).

Основу гельминтофауны озерной лягушки составляют трематоды, представленные половозрелыми формами. Данное обстоятельство, с одной стороны, обусловлено водным образом жизни амфибии; с другой – широким спектром ее питания. Последний охватывает не только беспозвоночных (личинки и имаго насекомых, моллюски, ракообразные), но и позвоночных (головастики и сеголетки земноводных) животных, являющихся промежуточными хозяевами в цикле развития трематод (Рыжиков и др., 1980; Ruchin, Ryzhov, 2002). Заражение озерной лягушки большинством половозрелых форм трематод происходит при употреблении в пищу разнообразных пресноводных членистоногих (Гаранин, 1983).

Обнаружение *Gorgodera pagenstecheri*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* и *Prosotocus confusus* указывает на интенсивное питание насекомыми, среди которых преобладают личинки и имаго стрекоз. Инвазия *Prosotocus confusus*, *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides medians* связана также с поеданием личинок и имаго жесткокрылых, ручейников и вислокрылок. Находка *Pneumonoeces variegatus* и *Pleurogenoides medians* свидетельствует о наличии в пищевом рационе хозяина личинок двукрылых. В заражении амфибии *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides medians* принимают участие равноногие ракообразные и бокоплавы.

Помимо членистоногих, поступление некоторых видов трематод может осуществляться также через ряд других групп промежуточных хозяев.

Заражение озерной лягушки многими взрослыми формами трематод осуществляется при употреблении в пищу разнообразных пресноводных членистоногих. Присутствие в гельминтофауне озерной лягушки таких видов трематод, как *Pneumonoeces asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians*, *Gorgodera pagenstecheri*, *Halipegus ovocaudatus*, *Prosotocus confusus* свидетельствует об интенсивном питании насекомыми, среди которых преобладают личинки и имаго стрекоз (Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962; Добровольский, 1965а; Краснолобова, 1970;

Илюшина, 1975; Краснолобова, Илюшина, 1991; Grabda, 1960). Инвазия видами *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* также связана с поеданием личинок и имаго жуков, ручейников, вислокрылок (Шевченко, Барабашова, 1960; Шевченко, Вергун, 1961; Шевченко, 1962, 1976; Vojtkova, 1970, 1974; Grabda-Kazubska, 1971). Наличие таких видов, как *Pneumonoeces variegatus* и *Pleurogenoides medians* свидетельствует о поедании озерной лягушкой личинок двукрылых. Заражение *Pleurogenes claviger*, *Pleurogenoides medians* также могло произойти при поедании равноногих ракообразных и бокоплавов.

Инвазия *Opisthioglyphe ranae* происходит в результате потребления озерной лягушкой брюхоногих моллюсков, а также головастика и сеголетков земноводных, играющих роль вторых промежуточных хозяев паразита. Последнее свидетельствует о распространении каннибализма и межвидового поедания со стороны взрослых амфибий по отношению к их личиночному поколению.

Инвазия *Diplodiscus subclavatus* и *Opisthioglyphe ranae* происходит при потреблении озерной лягушкой брюхоногих моллюсков, занимающих одно из центральных мест в ее пищевом рационе. При этом адолескарии *D.subclavatus* инцистируются преимущественно на коже амфибий, и лягушки заражаются, поедая линные шкурки собратьев с адолескариями (Шульц, Гвоздев, 1972; Калабеков, 1976). Для второго вида лягушки являются вторым промежуточным хозяином (Добровольский, 1965б; Шульц, Гвоздев, 1972). Трематода *Diplodiscus subclavatus* может проникать в организм окончательного хозяина как при питании зараженными моллюсками, так и непосредственно из окружающей среды (с током воды, частицами ила и т.д.).

Обнаружение метацеркарий *Holostephanus volgensis* свидетельствует об участии озерной лягушки в циркуляции возможных паразитов утят, пустельги, сороки, галки, лысухи и домового сыча (Vojtkova, 1962).

Нематодофауна озерной лягушки представлена 12 видами, относящимися к 12 родам 8 семейств, что составляет 40% видового состава паразитов озерной лягушки. Большая часть нематодофауны представлена водными и наземными формами геогельминтов, инвазия которыми носит случайный характер. Так, заражение

Strongyloides spiralis осуществляется в воде при пероральном проникновении инвазионных личинок;

Инвазия *Rhabdias bufonis* происходит или перорально, или при активном проникновении через кожу амфибии (Шульц, Гвоздев, 1972), *Oswaldocruzia filiformis* – на суше, вследствие заглатывания их яиц вместе с пищевыми объектами, которые могут являться резервуарными хозяевами последних (Чихляев, 2004). Нематода *Thelandros tba* представляет собой «детского» паразита и встречается у головастиков амфибии.

Заражение озерной лягушки личиночными формами гельминтов происходит путем прямого активного перкутанного и/или перорального проникновения в организм хозяина, реже – в результате потребления промежуточных или резервуарных хозяев. Многообразие видов гельминтов, обнаруженных на личиночной стадии, свидетельствует о широком участии озерной лягушки как промежуточного и/или резервуарного хозяина в циркуляции паразитов рептилий, птиц и млекопитающих.

Являясь промежуточным хозяином метацеркарий *Encyclometra colubrimurorum* и резервуарным – личинок *Spirochus contortus*, озерная лягушка участвует в циркуляции паразитов пресмыкающихся: обыкновенного и водяного ужей, обыкновенной и степной гадюк, болотной черепахи (Дубинин, 1952; Шевченко, 1958; Шарпило, 1964, 1976; Добровольский, 1969; Шульц, Гвоздев, 1972; Рыжиков, Шевченко, 1976; Кириллов, 2000).

Половозрелые формы *Eustrongylides excisus* являются паразитами ряда рыбоядных веслоногих птиц Steganopodes: большого и малого бакланов, розового и кудрявого пеликанов (Карманова, 1968; Шульц, Гвоздев, 1972), реже другие рыбоядные птицы. Озерная лягушка в этом случае служит резервуарным хозяином.

Окончательным хозяином *Spirocerca lupi* служат собаки, волки, лисы (Назарова, 1960). Значительную роль в их жизненном цикле играют резервуарные хозяева – амфибии. Подобную роль амфибии играют и в жизненном цикле другой нематоды *Ascarops strongylina*, половозрелая форма которой паразитирует у свиней (Шмытова, 1963).

Заражение амфибии плероцеркоидами *Spirometra*

erinaceieuropei указывает на ее роль в передаче паразита псовым и кошачьим млекопитающим (Дубинина, 1951; Судариков и др., 1991).

Активно истребляя икру, головастиков и сеголеток собственного и других видов (Писаренко, 1987), озерная лягушка также играет роль резервуарного хозяина для ряда видов гельминтов, паразитирующих у самих амфибий, и в первую очередь трематод. Имеются сведения о переходе из тела головастиков и сеголетков в организм взрослых особей метацеркарий *Strigea strigis*, *S.sphaerula*, *S.falconis*, мезоцеркарии *Alaria alata* (Судариков, 1959б) и плероцеркоидов *Spirometra erinaceieuropeaei* (Дубинина, 1951). При поедании молоди собственного и других видов взрослыми амфибиями реализуются жизненные циклы трематод *Gorgoderina vitelliloba* и *Opisthioglyphe ranae* (Добровольский, 1965; Шульц, Гвоздев, 1972).

В исследованных нами водоемах на территории Ульяновской области были зарегистрированы личиночные формы нематод *Ascarops strongylina* (ЭИ=4,76%), *Eustrongylides excesus* (ЭИ=1,73%), *Spirocerca lupi* (ЭИ=7,79%), *Spiroxys contortus* (ЭИ=3,03%), трематод *Encyclometra colubrimurorum*, *Holostephanus volgensis*, *Astiotrema monticelli*, larvae (ЭИ=0,43%), цестоды *Spirometra erinaceieuropei*.

Паразитарные системы - это устойчивые саморегулирующиеся структуры (Безр, 1998, 2002). Изменения численности сочленов паразитарных систем в естественных экосистемах могут колебаться в очень широких пределах, однако, благодаря процессам саморегуляции, это не приводит к разрушению систем. Однако под влиянием антропопрессии происходит нарушение механизмов саморегуляции и удлинение периодов, необходимых для стабилизации паразитарных систем на качественно иных уровнях (например, при стабильно сохраняющейся более высокой численности хозяев паразитов и переносчиков: насекомых, грызунов, моллюсков и др.). Возникающая при этом паразитологическая ситуация приводит к паразитарному загрязнению (Сонин, Безр, Ройтман, 1997, 1999), которое в совокупности с другими видами и типами загрязнений, является одной из причин (и механизмов!) многих изменений происходящих в биоразнообразии.

ГЛАВА 6. ПУТИ ЦИРКУЛЯЦИИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ НА ТЕРРИТОРИИ УЛЬЯНОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Паразиты способны оказывать серьезное воздействие на экологические взаимодействия, что хорошо документировано в растущем объеме теоретических и эмпирических данных (см. напр. Sukhdeo, Hernandez, 2005). Тем не менее ряд фундаментальных вопросов экологии паразитарных видов до сих пор остаются без ответа. Например, как паразитофауна вписывается в структуру пищевой сети? Это сложный вопрос, затрагивающий много уровней. Было проведено несколько исследований, которые попытались включить паразитов в трофическую структуру экосистемы (например, Goldwasser, Roughgarden, 1993; Nuxham, Raffaelli, Pike, 1993, 1995; Leaper, Nuxham, 2002). Очень мало работ сопровождаются теоретическими моделями, объясняющими, как паразиты могут включаться в пищевые сети таким же образом, как хищник или жертва включены в структуру пищевой сети (Leaper, Raffaelli, 1999). Таким образом, несмотря на общепризнанное воздействие паразитов на поведение хозяина и его популяционную динамику, последствия этих явлений на уровне экосистемы, как правило, остаются обычно без выводов и обсуждений (Moore, 2002; Mouritsen, Poulin, 2002).

Паразиты являются законными участниками трофических сетей, и соответственно, интегрированы в поток энергии и круговороты веществ в экосистеме. Попытаемся на основе наших данных о биоразнообразии паразитов на территории Ульяновской области представить естественные пищевые цепи, включающие паразитов.

На основании собственных и литературных данных определено 30 пищевых цепей в экосистемах Ульяновской области, в которые включены паразитические гельминты. В семнадцати трофических цепей экосистем участвуют трематоды:

1. Моллюск → рыба: *Sanguinicola* spp., *Phyllodistomum angulatum*, *Asymphyiodora tincae* (церкариеум);
2. Моллюск → птица: *Leucochloridiomorpha* sp. (минимум 2 вида). Характерной особенностью у видов рода *Leucochloridiomorpha* Gover, 1983 является отсутствие в жизненном

цикле инцистированных метацеркарий, их заменяет стадия церкариеума (Метацеркарии трематод..., 2002);

3. Моллюск → птица: *Notocotylus* spp. (3 вида+?);
4. Моллюск → млекопитающее: *Fasciola hepatica*, *Paramphistomum ichikawai*;
5. Моллюск → пиявка или ракообразное → рыба: *Sphaerostomum bramae*;
6. Моллюск → насекомое или ракообразное → земноводное: *Gorgoderina skrjabini*, *Pleurogenes claviger*;
7. Моллюск → насекомое или амфибия → амфибия: *Opisthioglyphe ranae*;
8. Моллюск → насекомое → земноводное: *Gorgoderina vitelliloba*, *Gorgoderina pagenstecheri*, *Haplometra cylindracea*, *Pneumonoeces variegatus*, *Pneumonoeces asper*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*; *Skrjabinoeces similis*
9. Моллюск → земноводное → рептилия: *Astiotrema monticelli*;
10. Моллюск → земноводное → птица: *Holostephavirus volgensis*;
11. Моллюск → насекомое → птица: *Plagiorchis elegans*, *Plagiorchis laricola*, *Plagiorchis multiglandularis*;
12. Моллюск → моллюск, амфибия, рыба → птица: семейство Echinostomatidae (*Echinostoma robustum*, *Echinoparyphium aconiatum*, *Hypoderaeum conoideum*, *Moliniella anceps*, *Neoacanthopatyphium echinotoides*, Echinostomatidae gen.sp.)
13. Моллюск → рыба → птица: *Diplostomum* sp., Cyatocotilidae gen. sp.;
14. Моллюск → насекомое → млекопитающее: *Dicrocoelium lanceatum*;
15. Моллюск → рыба → млекопитающее: *Metorchis* sp.;
16. Моллюск → амфибия → млекопитающее: *Alaria alata*;
17. Моллюск → ракообразное → насекомое → амфибия: *Halipegus ovocaudatus*.

Для большинства из обнаруженных трематод характерен триксенный жизненный цикл. Как минимум десять видов трематод имеют диксенный жизненный цикл. Наибольшая роль в

циркуляции трематод на территории Ульяновской области принадлежит моллюскам. По крайней мере, из 76 видов 71 используют моллюсков на этапах своего развития в качестве первых–вторых промежуточных хозяев. При этом у трех видов (*Leucochloridiomorpha constantiae*, *L.sp.*, *Asymphylogora tincae*) наблюдается замена стадии метацеркарии – церкариеумом, развивающемся внутри редий в теле промежуточного хозяина – моллюска. При этом церкарии, из которых развиваются церкариеумы, не покидают тело промежуточного хозяина, и церкариеумы инцистируются внутри редий или в тканях моллюска. Роль дополнительного или метацеркарного хозяина здесь играет промежуточный хозяин – моллюск (Метацеркарии трематод..., 2002).

Спектр окончательных хозяев трематод включает представителей всех классов позвоночных (рис.62). Большинство сосальщиков на этом этапе развития использует в качестве хозяев птиц, в большинстве своем рыбоядных.

Ключевую роль в жизненных циклах трематод играют пресноводные моллюски, служащие не только источником пищи и местом репродукции для трематод, но также играющие роль транспорта, благодаря которому паразиты могут найти своего следующего хозяина (Lockyer et al., 2004). Уникальность взаимоотношений между этими организмами подтверждается тем фактом, что большинство из 18 000 известных видов трематод используют моллюсков в качестве облигатного первого промежуточного хозяина (Littlewood, Bray, 2001). Многие исследователи не сомневаются в том, что первоначально трематоды были связаны только с моллюсками, и только в ходе дальнейшего эволюционного развития происходит включение в их жизненный цикл организмов других таксономических групп (Pojmaska, Grabda-Kazubska, 1985; Cribb et al., 2001).

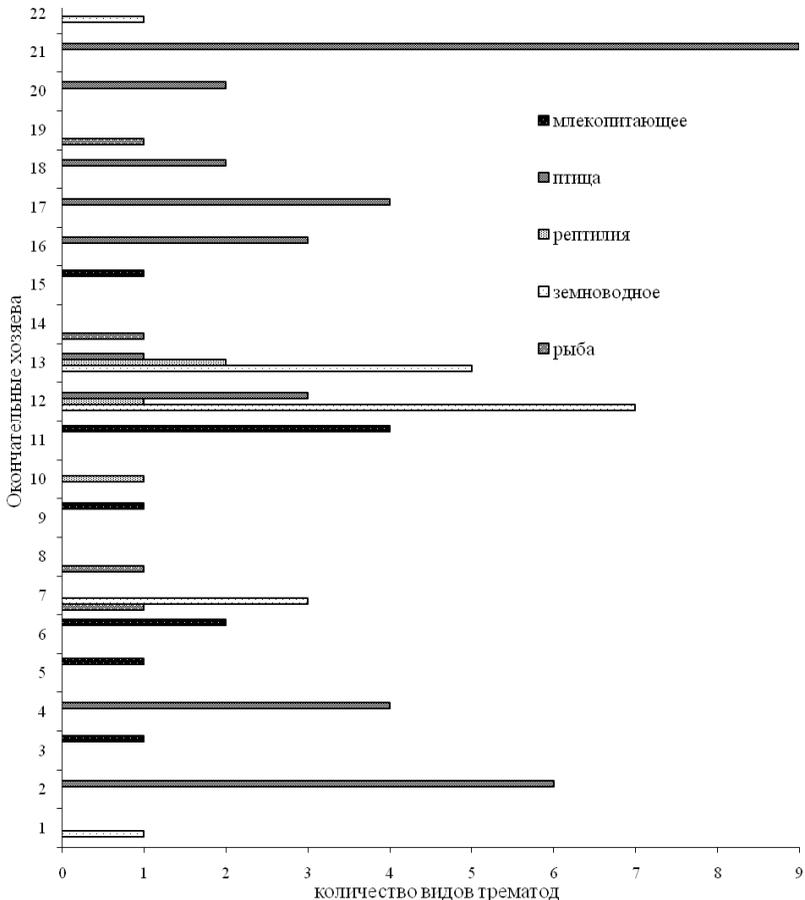


Рис. 62. Количество видов трематод, развивающихся с участием определенных окончательных хозяев: 1 – *Diplodiscidae*, 2 – *Echinostomatidae*, 3 – *Fasciolidae*, 4 – *Notocotylidae*, 5 – *Paramphistomatidae*, 6 – *Opisthorchiidae*, 7 – *Gorgoderidae*, 8 – *Opecoelidae*, 9 – *Dicrocoeliidae*, 10 – *Encyclometridae*, 11 – *Lecithodendriidae*, 12 – *Plagiorchiidae*, 13 – *Pleurogenidae*, 14 – *Monorchhiidae*, 15 – *Alariidae*, 16 – *Leucochloridiomorphidae*, 17 – *Cyathocotylidae*, 18 – *Diplostomidae*, 19 – *Sanguinicolidae*, 20 – *Schistosomatidae*, 21 – *Strigeidae*, 22 – *Halipegidae*.

Для обнаруженных цестод реализуется шесть путей циркуляции в экосистемах Ульяновской области.

1. Ракообразное → земноводное, рептилия, млекопитающее → млекопитающее: *Spirometra erinaceieuropaei*;

2. Ракообразное → рыба → млекопитающее: *Diphyllbothrium latum*;

3. Клещ → млекопитающее: *Moniezia expansa*, *M.benedeni*

4. Клещ → земноводное, рептилия, птица, млекопитающее → млекопитающее: *Mesocestoides lineatus* (сем. Mesocestoididae)

5. Насекомое → млекопитающее: *Dipylidium caninum*, *Thysaniezia giardi*

6. Млекопитающее → млекопитающее: сем. Taeniidae (*Hydatigera taeniaformis*, *Echinococcus granulosus*, *Multiceps multiceps*, *Taenia hydatigena*), *Cysticercus bovis*, *Cysticercus cellulosae*, *C.tenuicollis*

Для цестод характерны триксенный и диксенный жизненные циклы (рис.63).

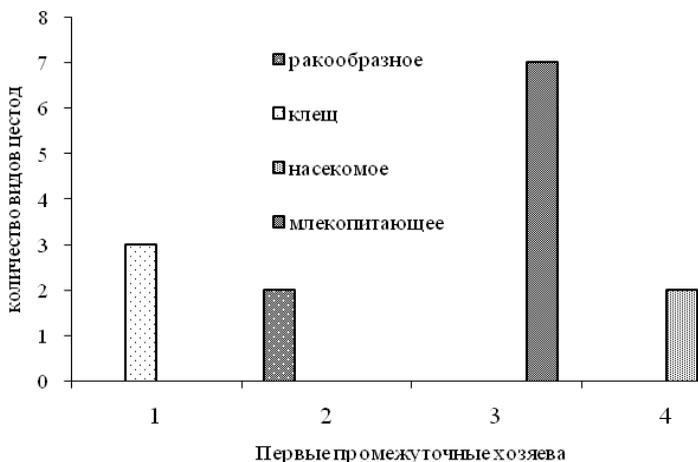


Рис. 63. Количество видов цестод, развивающихся с участием определенных первых промежуточных и окончательных хозяев: 1 – *Moniezia*, *Mesocestoides lineatus*, 2 – *Diphyllbothriidae*, 3 – *Taniidae*, 4 – *Dipylidium caninum*, *Thysaniezia giardi*.

Для зарегистрированных нематод реализуется 7 путей циркуляции в экосистемах Ульяновской области (рис.64).

1. Олигохеты → рыба → птица: *Eustrongylides excisus*, *Capillaria* sp.;

2. [BC] → земноводное: *Rhabdias bufonis*, *Strongyloides spiralis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Neoraillietnema praeputiale*, *Tlelandros tba*

3. [BC] → млекопитающее: *Trichocephalus ovis*, *T.suis*, *T.vulpis*, *Strongyloides papillosus*, *Neascaris vitulorum*, *Dictyocaulus viviparus*, *D.filaria*, *Chabertia ovina*, *Chabertia ovina*, *Bunostomum trigonocephalum*, *Oesophagostomum venulosum*, *O.dentatum*, *Ostertagia ostertagi*, *Marschallagia marschalli*, *Haemonchus contortus*, *Nematodirus filicollis*, *N.helvetianus*, *Trichostrongylus colubriformes*, *Parascaris equorum*, *Ascaris suum*, *Toxocara canis*, *Toxocara mystax*, *Toxascaris leonina*, *Uncinaria stenocaphala*,

4. Ракообразное → рептилия: *Spiroxys contortus*

5. Насекомое → млекопитающее: *Thelazia rodhesi*, *Dirofilaria* sp., *Spirocerca lupi*, *Ascarops strongylina*,

6. Млекопитающее → млекопитающее: *Trichinella spiralis*, *Ollulanus suis*

7. Моллюск → млекопитающее: *Muellerius capillaries*, *Protostrongylus kochi*

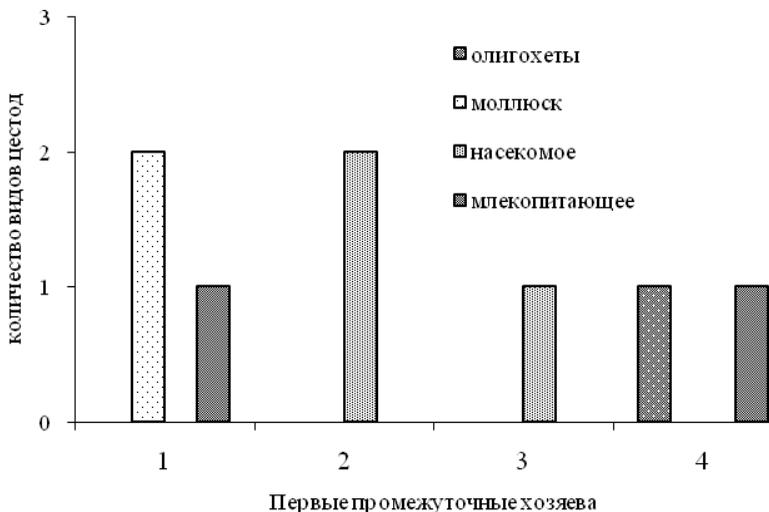


Рис. 64. Количество видов нематод, развивающихся с участием определенных первых промежуточных и окончательных хозяев: 1 – *Strongylata*, 2 – *Spirurata*, 3 – *Filariata*, 4 – *Trichocephalata*.

Рыбы, обитающие в водоемах Ульяновской области, подвергаются заражению метацеркариями трематод, которое совершается следующими путями (Ибрагимов, 2004):

1. Моллюск → рыба → птица: семейства *Syathocotyliidae*, *Diplostomidae*, *Strigeidae*.
2. Моллюск → моллюск, амфибия, рыба → птица: семейство *Echinostomatidae*.
3. Моллюск → рыба → млекопитающее, птица: семейство *Opisthorchidae*.
4. Моллюск → рыба: семейство *Oprescoelidae*.
5. Моллюск, рыба, амфибия, пиявка → птица: семейство *Syathocotyliidae*.

Пути заражения птиц, в большинстве случаев рыбоядных, можно представить следующим образом:

1. Моллюск → птица: семейство *Notocotyliidae*.

2. Моллюск → птица, амфибия, рептилия: *Plagiorchis*, *Haplometra*, *Opisthioglyphe* семейства Plagiorchiidae.

3. Моллюск → насекомое → птица, амфибия, рептилия: *Plagiorchis*, *Skrjabinoeces* семейства Plagiorchiidae.

Анализ особенностей путей циркуляции паразитических червей и их ценологических связей позволил наметить 10 общих и наиболее характерных типов циркуляции гельминтов, которые осуществляются по следующим схемам (Юшков, 1998):

1 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – дефинитивный хозяин.

2 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – резервуарный хозяин – дефинитивный хозяин.

3 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин.

4 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – промежуточный хозяин – резервуарный хозяин – дефинитивный хозяин.

5 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – первый промежуточный хозяин – внешняя среда – второй промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин.

6 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – первый промежуточный хозяин – второй промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин.

7 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – промежуточный хозяин – внешняя среда – дефинитивный хозяин.

8 тип. Дефинитивный хозяин – внешняя среда – первый промежуточный хозяин – внешняя среда – второй промежуточный хозяин – резервуарный хозяин – дефинитивный хозяин.

9 тип. Дефинитивный хозяин – дефинитивный хозяин.

10 тип. Дефинитивный хозяин – промежуточный хозяин – дефинитивный хозяин.

Цестоды развиваются по 3, 4, 6; трематоды - 5, 7, 8; акантоцефалы - 4; нематоды – 1,2, 3, 4, 9,10 типам. При этом типы 1, 2, 9, 10 свойственны только нематодам. Это, видимо, и определяет высокую репрезентативность нематод в фауне млекопитающих. Большинство гельминтов млекопитающих

проводят определенный период своего развития вне организма дефинитивного хозяина. У одних видов часть развития проходит во внешней среде (27 видов), у других – в промежуточных хозяевах (16 видов), у третьих - во внешней среде и промежуточных хозяевах (12 видов). Лишь единичные виды способны развиваться без выхода во внешнюю среду.

Гельминты со сложными циклами развития составляют значительное большинство паразитических червей (75%). В качестве промежуточных и резервуарных хозяев гельминты используют как беспозвоночных, так и позвоночных животных.

Статистический анализ структуры трофической сети, включающий паразитов в пищевые сети, рассматривает паразитов как всеядных животных, питающихся на различных трофических уровнях. Включение паразитов в анализ пищевой сети меняет ряд ее статистических параметров, в том числе увеличивается длина цепи питания, увеличиваются связи всеядных животных и увеличивается видовая ассоциированность в экосистеме (Memmott, Martinez, Cohen, 2000; Leaper, Nuxham, 2002). Увеличение длины цепи питания и трофических связей всеядных животных довольно легко объяснить, однако смысл изменений в ассоциированности видов менее очевиден. Теория пищевых сетей концентрируется вокруг идеи ассоциированности, являющейся мерой устойчивости системы. Это часть всех потенциальных трофических связей, которые фактически наблюдаются в ряде наблюдаемых пищевых сетей, и рассчитываются как максимальное число бинарных трофических связей в видовом разнообразии экосистемы (Cohen, 1989; Pimm, 1982).

Упрощение пищевых сетей, несомненно, приводит к игнорированию ряда взаимодействий, которые могут играть важную роль в формировании структуры пищевых сетей экосистемы, рассматриваемой как трофические взаимодействия популяций видов. Следовательно, понимание в целом пищевой сети экосистемы требует знания и понимания динамики популяции каждого вида, включенного в экосистему, каждого парного взаимодействия между видами, а также прямого и косвенного влияния всей системы взаимодействий в экосистеме на эти взаимоотношения. Если принять современные оценки численности видов паразитов за истинные (>50% всех видов на Земле; Price,

1980), тогда добавление паразитов в эту систему неизмеримо ее усложняет. С другой стороны, именно простые трофические цепи – это основные единицы, с которых можно начать изучать экологическую роль паразитов. В некотором смысле такой подход подтвержден многочисленными эмпирическими исследованиями с использованием простых цепей питания, на которые были экстраполированы основные правила пищевых сетей (Lawler, 1993; Ellison et al., 2002).

Обычно паразиты не включаются в экологические пирамиды, хотя по оценке (Sukhdeo, Hernandez, 2005) через общую биомассу паразитов проходит энергетический поток, составляющий ~ 4,5% от трофического уровня хищников, что согласуется с термодинамическими принципами трофической неэффективности, впервые разработанными Линдеманом.

Пирамида чисел с учетом паразитических гельминтов, представленная на рис. 65, показывает, что в простой пищевой цепи гельминты располагаются на вершине пирамиды чисел. Конечно же, пирамида чисел имеет свои недостатки, однако интересен сам факт того, что пирамида чисел для этих данных – это перевернутая пирамида чисел над уровнем хищников, что согласуется с единичными подобными исследованиями (Sukhdeo, Hernandez, 2005).

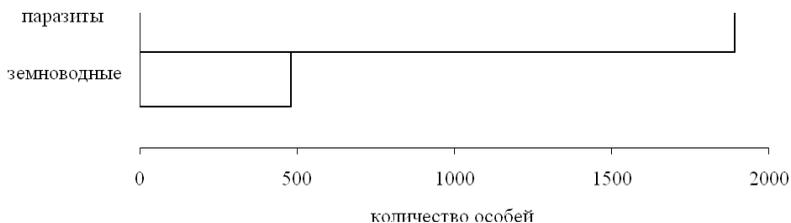


Рис. 65. Пирамида числа для трофической цепи земноводные-паразиты водоемов Ульяновской области.

Причем составление пирамиды числа для трофических цепей по отдельным экосистемам подтверждает эту тенденцию (рис.66).

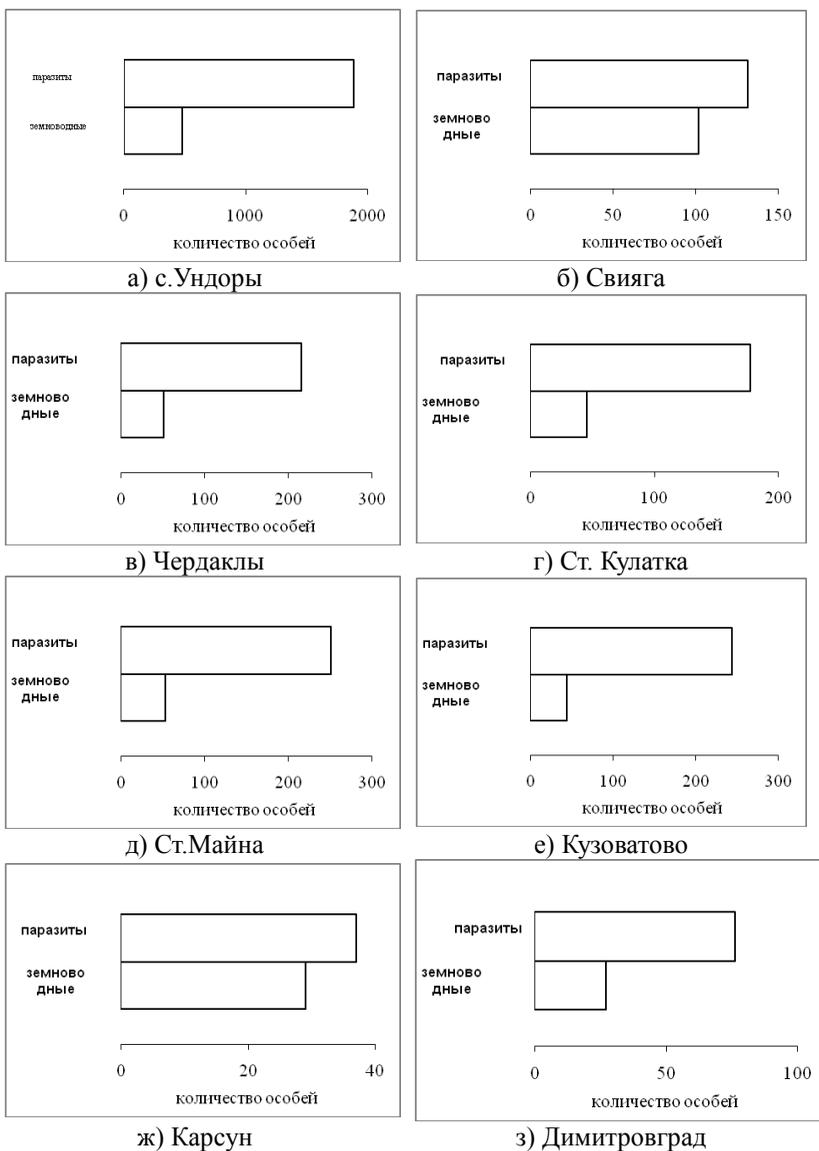


Рис. 66. Пирамида числа для трофической цепи земноводные-паразиты

Паразиты обычно не считаются важным трофическим

уровнем в потоке энергии в трофической сети, и существуют некоторые гипотезы о том, как паразиты могут оказывать основные регуляторные эффекты на популяцию хозяев и все же делают это без большого потребления энергии (Polis, Strong, 1996). Альтернативное объяснение может быть связано с трофическими ограничениями в потреблении энергии. Естественно, что паразиты должны быть частью энергического потока. Паразитофауна – это устойчивый компонент всех экосистем, и они подчиняются тем же термодинамическим принципам, которые управляют коэволюцией их хозяев.

Пирамида биомассы служит концептуальной основой трофической структуры, включающей в себя паразитов, и, хотя мы должны быть осторожными при экстраполяции наших данных, пирамида предполагает, что паразиты могут заслуживать того, чтобы иметь четкий трофический уровень. Такая интерпретация может быть спорной, но это та идея, которая легко проверяется в этой области.

Таким образом, в экосистемах Ульяновской области определено 30 трофических цепей, в которые интегрированы паразитические черви: 17 – для трематод, 6 – для цестод и 7 – для нематод, и которые объединяются в 10 наиболее характерных типов.

ГЛАВА 7. БИОТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ПАРАЗИТОЦЕНОЗАХ

В паразитарных системах число сосуществующих в организме хозяина видов паразитов будет определяться главным образом биотическими взаимодействиями. В отношении видов, конкурирующих за какой-нибудь ресурс, ключевую роль играет вопрос о том, сколь велико может быть сходство между двумя видами, при котором оба они продолжают совместное существование. Иными словами, каковы допустимые пределы сродства для сосуществующих конкурентов? Как показывают результаты ряда полевых наблюдений, и разностороннее теоретическое рассмотрение, для того чтобы виды, конкурирующие главным образом за какой-то один ресурс (например, отличающиеся друг от друга только величиной выбираемых ими пищевых объектов), могли сосуществовать, среднее различие между ними в использовании этого ресурса (выбираемая величина пищевого объекта) должно быть больше, чем разброс в пределах каждого вида (или примерно равно ему) (Мэй, 1981).

Изучение микстинвазий, возникающих при одновременном паразитировании разных видов гельминтов в организме хозяина, может иметь общепаразитологическое значение с точки зрения приложения известного принципа Ле-Шателье в определении устойчивости системы паразит-хозяин: всякая система подвижного равновесия под действием внешнего воздействия изменяется так, что эффект внешнего воздействия сводится к минимуму.

Изучение микстинвазии хозяина множественными паразитами имеет, кроме того, важное биомедицинское и эпидемиологическое значение. Так, по данным А.А. Шепелевой (2006), микстинвазии двумя и более паразитами составляют от 11,2 до 17,4% от общего числа паразитарных инвазий детей в Пермском крае России.

У паразитов обычно отсутствует межвидовая конкуренция за ограниченные ресурсы благодаря различным потребностям разных видов и их различной локализации (Кеннеди, 1978). Однако, в ряде случаев паразиты разных видов «сталкиваются» (Кеннеди, 1978) и, соответственно, воздействуют друг на друга. Это может происходить как во время миграции, вследствие того, что

большинство паразитов попадают в организм хозяина через желудочно-кишечный тракт, так и в местах окончательной локализации. Один из возможных типов взаимоотношений между популяциями разных видов паразитов – конкуренция. Любое изменение в количестве особей паразита или в использовании ими пространства ниши, по сравнению с тем, что наблюдается при моноинвазии, свидетельствует о том, что виды гельминтов взаимодействуют друг с другом (Poulin, 2001).

Существует два различных подхода к изучению взаимодействий видов гельминтов при микстинвазиях. Первый состоит в изучении ответных реакций отдельного вида гельминтов при микстинвазии и требует проведения определенных лабораторных экспериментов. Второй подход может обеспечить лишь косвенное свидетельство о взаимодействии видов и состоит в анализе наблюдаемых особенностей микстинвазий или в распределении богатства видов при микстинвазиях хозяина, в видовом составе микстинвазий, или анализ парных ассоциаций между видами гельминтов внутри сообщества.

В нашей работе мы использовали второй подход и проанализировали существование ассоциаций и взаимодействий на примере гельминтофауны озерной лягушки.

С целью характеристики сообщества трематод была сравнительно оценена частота встречаемости одиночных и множественных инвазий и дана качественная и количественная характеристика микстинвазий амфибий на примере озерной лягушки (табл.14).

В большинстве случаев регистрировались только одиночные заражения – моноинвазии (79,22%) (рис. 43), при этом наиболее часто лягушки инвазировались трематодами (62,51%), в 36,84% случаев моноинвазии были образованы нематодами, и лишь в исключительных случаях (0,66%) встречались цестоды (табл.14).

Трематодофауна при моноинвазии озерной лягушки была представлена 19 видами: *Opisthioglyphe ranae*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces breviansa*, *Diplodiscus subclavatus*, *Pneumonoeces asper*, *Encyclometra colubrimurorum*, *Skrjabinoeces similis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Skrjabinoeces sp.*, *Astiotrema monticelli*, *Glyphelmins diana*,

Gorgodera pagenstecheri, *Gorgoderina skrjabini*, *Halipegus ovocaudatus*, *Haplometra cylindracea*, *Holostephanus volgensis*, *Pleurogenes intermedius*. Наиболее часто амфибии были заражены *Opisthioglyphe ranae* (11,84%). *Opisthioglyphe ranae* локализуется в желудке и кишечнике лягушек. У самок и самцов озерной лягушки данная трематода встречалась с частотой 7,89% и 3,95%, соответственно. В два раза реже встречалась другая кишечная трематода *Diplodiscus subclavatus* (6,58%) при ИИ=1-79 экз./особь.

Таблица 14. Частота встречаемости межвидовых ассоциаций паразитов озерной лягушки, %

Тип ассоциаций	Среди инвазированных (n=231)	Среди микстинвазий (n=48)	Общий по выборке (n=481)
моноинвазия	79,22	-	38,05
биинвазия	15,58	75,00	7,48
триинвазия	3,46	16,67	1,66
тетраинвазия	0,87	4,17	0,42
полиинвазия (5-6 видов)	0,86	4,16	0,42
Всего:	100	100	48,02

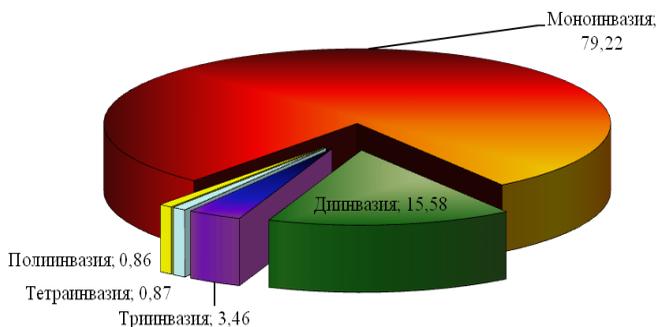


Рис.67. Частота встречаемости одиночных и множественных инвазий озерной лягушки

На втором месте по частоте встречаемости при моноинвазии находились легочные трематоды: *Pneumonoeces variegatus* (ИИ = 1-15 экз./особь, ЭИ = 9,87%), *Skrjabinoeces breviansa* (8,55%, ИИ= 1-6 экз./особь), *Pneumonoeces asper* (6,58%, ИИ= 1-7 экз./особь), *Skrjabinoeces similis* (8,55%; ИИ = 2-7 экз./особь), *Skrjabinoeces sp.* (1,32%; ИИ=1-4 экз./особь).

Трематоды, локализующиеся в других внутренних органах, встречались с более низкой ЭИ (табл.15).

Таблица 15. ЭИ озерной лягушки отдельными видами гельминтов при моноинвазии, %

№	Виды гельминтов	ЭИ, %	ИИ, экз.	Самки		Самцы	
				ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.
	TREMATODA						
1.	<i>Opisthoglyphe ranae</i>	11,84	13,33±13,63	7,89	15,67	3,95	8,67
2.	<i>Pneumonoeces variegatus</i>	9,87	4,33±3,60	5,92	4,56	3,95	4,00
3.	<i>Skrjabinoeces breviansa</i>	8,55	2,31±1,44	4,61	2,14	3,95	2,50
4.	<i>Diplodiscus subclavatus</i>	7,89	25,08±24,34	3,95	23,67	3,95	26,50
5.	<i>Pneumonoeces asper</i>	6,58	4,10±1,91	5,26	4,75	1,32	1,50
6.	<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	3,95	2,17±1,60	2,63	2,25	1,32	2,00
7.	<i>Skrjabinoeces similis</i>	2,63	5,25±2,36	1,97	6,33	0,66	2,00
8.	<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	1,97	3,33±3,22	1,97	3,33	-	-
9.	<i>Pleurogenoides medians</i>	1,32	8,50±2,12	1,32	8,50	-	-
10.	<i>Prosotocus confusus</i>	1,32	4,00±1,41	0,66	3,00	0,66	3,00
11.	<i>Skrjabinoeces sp.</i>	1,32	2,50±2,12	-	-	1,32	2,50
12.	<i>Astiotrema monticelli</i>	0,66	1,00±0	-	-	0,66	1,00
13.	<i>Glypthelmins diana</i>	0,66	10,00±0	0,66	10,00	-	-
14.	<i>Gorgodera pagenstecheri</i>	0,66	2,00±0	0,66	2,00	-	-
15.	<i>Gorgoderina skrjabini</i>	0,66	3,00±0	0,66	3,00	-	-

№	Виды гельминтов	ЭИ, %	ИИ, экз.	Самки		Самцы	
				ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.
16.	<i>Halipegus ovocaudatus</i>	0,66	1,00±0	-		0,66	1,00
17.	<i>Haplometra cylindracea</i>	0,66	2,00±0	0,66	2,00	-	-
18.	<i>Holostephanus volgensis</i> , larvae	0,66	1,00±0	0,66	1,00	-	-
19.	<i>Pleurogenes intermedius</i>	0,66	1,00±0	-	-	0,66	1,00
20.	Всего:	62,51					
	CESTODA						
21.	<i>Spirometra erinaceieuropaei</i>	0,66	1,00	0,66	1,00	-	-
22.	Всего:	0,66					
	NEMATODA						
23.	<i>Rhabdias bufonis</i>	9,87	3,93±2,31	4,64	3,57	5,26	4,25
24.	<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	8,55	6,00±4,20	2,63	3,50	5,92	7,11
25.	<i>Spirocerca lupi</i>	7,89	6,92±3,70	1,32	5,00	6,58	7,30
26.	<i>Ascarops strongylinea</i>	3,95	4,17±1,97	1,97	5,00	1,97	3,33
27.	<i>Strongyloides sp.</i>	3,29	4,20±1,64	1,32	4,00	1,97	4,33
28.	<i>Spiroxys contortus</i>	1,97	2,33±0,58	1,32	2,50	0,66	2,00
29.	<i>Paraplectana brumpti</i>	1,32	3,00±1,41	0,66	2,00	0,66	4,00
30.	Всего:	36,84		53,9 5		46,0 5	

Нематоδοфауна при моноинвазии была представлена 7 видами: *Rhabdias bufonis* (9,87%), *Oswaldocruzia filiformis* (8,55%), *Spirocerca lupi*, larvae (7,89%), *Ascarops strongylinea*, larvae (3,95%), *Strongyloides sp.* (3,29%), *Spiroxys contortus*, larvae (1,97%), *Paraplectana brumpti* (1,32%). Наиболее часто нематодами при моноинвазии поражались легкие (*Rhabdias bufonis*) и желудочно-кишечный тракт.

Одиночная инвазия встречалась как у самок (53,95%), так и у самцов (46,05%) (табл.17). У самок озерной лягушки моноинвазия была представлена 23 видами гельминтов, у самцов – 19 видами, из которых 15 видов были общими для самок и самцов.

В 20,78% случаев среди инвазированных амфибий были зарегистрированы микстинвазии, образованные от 1 до 6 видами гельминтов, паразитирующих в разных внутренних органах хозяина.

В образовании микстинвазий озерной лягушки были зарегистрированы 26 видов из 34 видов гельминтов, обнаруженных в обследованных водоемах: 12 видов относились к нематодам и 14 видов были представителями трематод. Микстинвазии в 46,81% случаях образовывали сочетания трематода+трематода, в 34,04% трематоды сочетались с нематодами и в 19,15% - нематода+нематода.

В таблице 16 представлены данные по видам гельминтов, входящих в состав ассоциаций. Наиболее часто в случае микстинвазии встречалась трематода *Pneumonoeces asper* (27,08%), поражающая легкие лягушек, при ИИ от 1 до 7 экземпляров на особь. Почти также часто встречалась трематода *Diplodiscus subclavatus* (22,92%), паразитирующая в кишечнике, при ИИ от 2 до 72 экземпляра на одну особь. Немного реже встречались кишечная трематода *Opisthoglyphe ranae* (18,75%, ИИ=1-65 экз./особь) и легочная трематода *Pneumonoeces variegatus* (16,67%, ИИ=1-8 экз./особь).

Таблица 16. Виды гельминтов, входящих в состав межвидовых ассоциаций

Вид гельминта	ЭИ при моноинвазии, %	Частота встречаемости при микстинвазии, %	ИИ, экз.	самки		самцы	
				ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.
NEMATODA							
<i>Aplectana acuminata</i>	0	2,08	1,00±0	2,08	1,00	-	-
<i>Neoraillietnema praeputiale</i>	0	2,08	2,00±0	2,08	2,00	-	-
<i>Paraplectana brumpti</i>	1,32	6,25	2,67±2,887	2,08	1,00	4,17	3,50

Вид гельминта	ЭИ при моноинвазии, %	Частота встречаемости при микстинвазии, %	ИИ, экз.	самки		самцы	
				ЭИ, %	ИИ, экз.	ЭИ, %	ИИ, экз.
<i>Thelandros tba</i>	0	6,25	5,67±4,163	4,17	8,00	2,08	1,00
<i>Ascarops strongylina</i>	3,95	8,33	26,75±32,129	6,25	34,67	2,08	3,00
<i>Eustrongylides excisus</i>	0	8,33	1,50±0,577	8,33	1,50	-	-
<i>Spiroxys contortus</i>	1,97	8,33	3,25±3,304	4,17	1,00	4,17	5,50
<i>Strongyloides sp.</i>	3,29	8,33	6,50±1,915	8,33	6,50	-	-
<i>Spirocerca lupi</i>	7,89	12,50	3,17±2,858	6,25	4,00	6,25	2,33
<i>Rhabdias bufonis</i>	9,87	14,58	4,29±2,563	10,42	5,00	4,17	2,50
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	8,55	16,67	4,88±7,699	10,42	7,20	6,25	1,00
TREMATODA							
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	3,95	2,08	9,00±0	6,25	9,00	-	-
<i>Gorgoderina skrjabini</i>	0,66	2,08	2,00±0	-	-	2,08	2,00
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	1,97	2,08	8,00±0	-	-	2,08	8,00
<i>Pleurogenes claviger</i>	0	2,08	2,00±0	-	-	2,08	2,00
<i>Skrjabinoeces sp.</i>	1,32	4,17	5,00±5,657	2,08	9,00	2,08	1,00
<i>Skrjabinoeces similis</i>	2,63	6,25	3,67±4,619	6,25	3,67	-	-
<i>Pleurogenes</i>	0,66	8,33	26,75±23,343	2,08	6,00	6,25	33,67

Вид гельминта	ЭИ при моноинвазии, %	Частота встречаемости при микстинвазии, %	ИИ, экз.	самки		самцы	
				ЭИ,%	ИИ, экз.	ЭИ,%	ИИ, экз.
<i>intermedius</i>							
<i>Pleurogenoides stromi</i>	0	8,33	2,25±1,893	4,17	3,00	4,17	1,50
<i>Pleurogenoides medians</i>	1,32	12,50	8,00±12,066	10,42	9,40	2,08	1,00
<i>Skrjabinoeces breviansa</i>	8,55	12,50	4,33±3,266	10,42	5,50	2,08	1,00
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	9,87	16,67	3,38±1,598	12,50	2,83	4,17	5,00
<i>Opisthioglypheranae</i>	11,84	18,75	4,33±7,071	6,25	3,00	12,50	5,00
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	7,89	22,92	11,36±19,022	6,25	1,00	16,67	15,25
<i>Pneumonoeces asper</i>	6,58	27,08	4,23±2,351	20,83	4,10	6,25	4,67

Среди нематод в составе микстинвазий наиболее часто встречались: в желудочно-кишечном тракте - *Oswaldocruzia filiformis* (16,67%, ИИ=1-23 экз./особь) и *Spirocerca lupi, larvae* (12,50%, ИИ=2-26 экз./особь), в легких - *Rhabdias bufonis* (14,58%, ИИ=1-5 экз./особь).

Большинство микстинвазий представлено биинвазиями – 75% всех случаев ассоциаций. В состав биинвазий входили 9 видов нематод и 11 видов трематод (табл.17).

Таблица 17. Частота встречаемости отдельных видов гельминтов, входящих в состав микстинвазий озерной лягушки (%)

Вид гельминтов	Биинвазия	Триинвазия	Полиинвазия (4-6 видов)
NEMATODA			
<i>Aplectana acuminata</i>	-	12,50	-
<i>Ascarops strongylina</i>	2,86	25,00	25,00
<i>Eustrongylides excisus</i>	5,71	-	50,00
<i>Neorailletnema praeputiale</i>	-	-	25,00
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	11,43	25,00	50,00
<i>Paraplectana brumpti</i>	4,26	-	25,00
<i>Rhabdias bufonis</i>	14,29	-	50,00
<i>Spirocerca lupi</i>	14,29	12,50	-
<i>Spiroxys contortus</i>	5,71	25,00	-
<i>Strongyloides sp.</i>	5,71	-	50,00
<i>Thelandros tba</i>	5,71	12,50	-
TREMATODA			
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	17,14	37,50	50,00
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>	2,86	-	-
<i>Gorgoderina skrjabini</i>	-	-	25,00
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	-	-	25,00
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	17,14	25,00	25,00
<i>Pleurogenes claviger</i>	-	12,50	-
<i>Pleurogenes intermedius</i>	5,71	-	-
<i>Pleurogenoides medians</i>	5,71	25,00	50,00
<i>Pleurogenoides stromi</i>	5,71	25,00	-
<i>Pneumonoeces asper</i>	31,43	25,00	-

Вид гельминтов	Биинвазия	Триинвазия	Полиинвазия (4-6 видов)
<i>Pneumonoeces variegatus</i>	17,14	12,50	25,00
<i>Skrjabinoeces breviansa</i>	11,43	25,00	-
<i>Skrjabinoeces similis</i>	8,57	-	-
<i>Skrjabinoeces sp.</i>	5,71	-	-

Среди биинвазий чаще всего регистрировались следующие сочетания: *Diplodiscus subclavatus* + *Opisthioglyphe ranae* (11,43% среди биинвазий), *Pneumonoeces asper* + *Pneumonoeces variegatus* (8,57% всех биинвазий), *Rhabdias bufonis* + *Strongyloides sp.* (5,71%), *Skrjabinoeces breviansa* + *Spirocerca lupi, larvae* (5,71%). Остальные сочетания встречаются с частотой 2,86% (табл.18).

Биинвазии в большинстве случаев образовывали трематода+трематода (13 сочетаний из 28 = 46,43%). Совместное паразитирование нематода+нематода наблюдалось в 8 сочетаниях из 28 (28,57%), и 7 раз было зарегистрировано паразитирование нематода+трематода (25%). Среди микстинвазий были зарегистрированы паразитирование трех видов гельминтов в одном хозяине (триинвазия), четырех, пяти и шести видов гельминтов (мы объединили под общим названием «полиинвазии»).

Триинвазия у озерной лягушки была отмечена в 1,66% случаев и была образована 6 видами нематод и 8 видами трематод. Частота встречаемости каждого вида и участие в образовании триинвазии представлена в табл.17. Совместное паразитирование 4 видов гельминтов было зарегистрировано в 2 случаях (0,42%) и по одному случаю было зарегистрировано одновременное паразитирование 5 и 6 видов гельминтов (по 0,21%).

Пять видов нематод паразитировали в личиночной стадии. Большинство из этих видов были обнаружены при биинвазиях: 9 видов нематод и 11 видов трематод. При триинвазиях обнаруживались 6 видов нематод и 8 видов трематод, тогда как при микстинвазиях (4-6 видов) паразитировали одновременно 7 видов нематод и 6 видов трематод в разных сочетаниях. Наиболее часто и при всех типах микстинвазии встречались следующие виды: *Ascarops strongylina, larvae, Oswaldocruzia filiformis, Diplodiscus*

subclavatus, *Opisthioglyphe ranae*, *Pleurogenoides medians*, *Pneumonoeces variegatus* (табл.17).

Таблица 18. Структура видовых взаимодействий при биинвазиях

	<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	<i>Rhabdias bufonis</i>	<i>Spirocerca lupi, larvae</i>	<i>Strongyloides sp.</i>	<i>Thelandros tba</i>	<i>Diplodiscus subclavatus</i>	<i>Opisthioglyphe ranae</i>	<i>Pleurogenes intermedius</i>	<i>Pleurogenoides medians</i>	<i>Pleurogenoides stromi</i>	<i>Pneumonoeces asper</i>	<i>Pneumonoeces variegatus</i>	<i>Skrjabinocoes breviansa</i>	<i>Skrjabinocoes similis</i>	<i>Skrjabinocoes sp.</i>
<i>Ascarops strongylina</i>						1									
<i>Eustrongylides excisus</i>	1								1						
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	-		1							1	1				
<i>Paraplectana brumpti</i>		1	1												
<i>Rhabdias bufonis</i>		-	1	2									1		
<i>Spirocerca lupi</i>			-										2		
<i>Spiroxys contortus</i>					1					1					
<i>Thelandros tba</i>					-						1				
<i>Diplodiscus subclavatus</i>						-	4				1				
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>										1					
<i>Opisthioglyphe ranae</i>							-					1		1	

<i>Pleurogenes intermedius</i>								1				1			1
<i>Pneumonoeces asper</i>										-	3	1	1	1	
<i>Pneumonoeces variegatus</i>										-			1		

Редкость формирования множественных инвазий объясняется несколькими факторами. Если исходить из соотношения: 78,35% - одиночные; 16,35% - двойные, то вероятность формирования тройных инвазий должна быть еще на порядок ниже двойной – что и наблюдается: триинвазии – 3,90%, микстинвазии – 0,86%.

Кроме того, патогенность метацеркарий трематод выше по сравнению с маритами. Мариты трематод локализуются в различных отделах пищеварительного тракта, полостях, имеющих сообщение с внешней средой. Реже они локализуются в паренхиматозных органах, имеющих протоки, через которые яйца могут выходить наружу. Паразитирование в замкнутых полостях и тканях трематод требует гибели хозяина, без чего яйца не могут освободиться. Такой тип локализации встречается редко, поскольку паразит «не заинтересован» в гибели своего хозяина. Тогда как метацеркарии чаще всего локализуются в жизненно важных органах своих хозяев – на перикарде, в желудочках головного мозга, тканях глаза, спинномозговом канале, почках, печени и других паренхиматозных органах; реже в мускулатуре, полости тела и тканях покровов, так, например, метацеркарии трематод *Opisthoglyphe ranae*, *Pneumonoeces variegatus*, *Skrjabinoeces sp.*, *Pleurogenes intermedius* локализуются в легких и желудке озерной лягушки.

Из обнаруженных трематод 7 видов были встречены только при моноинвазиях: *Prosotocus confusus*, *Astiotrema monticelli*, *Glypthelmins diana*, *Gorgodera pagenstecheri*, *Halipegus ovocaudatus*, *Haplometra cylindracea*, *Holostephanus volgensis*. В то же время все виды нематод инвазировали хозяина как и в единственном виде, так и участвовали в образовании локальных паразитоценозов (Мачкевский, Гаевская, 2004).

Ряд видов гельминтов были обнаружены только в составе микстинвазий. Среди трематод только в составе микстинвазий были обнаружены 2 вида: *Pleurogenes claviger* и *Pleurogenoides stromi*. Четыре вида нематод не образовывали моноинвазий: *Aplectana acuminata*, *Neoraillietnema praeputiale*, *Thelandros tba*, *Eustrongylides excisus*.

Конкурентные инвазии гельминтами разных видов могут оказывать влияние на приживаемость паразитов в организме хозяина. Так, сравнительный анализ частоты встречаемости отдельных видов гельминтов при моно- и микстинвазиях показал, что для ряда паразитов наблюдается снижение зараженности (рис.68). Так, частота встречаемости нематоды *Ascarops strongyline* уменьшилась от 2,60% при моноинвазии до 1,73% при микстинвазии, при этом также снизилась средняя ИИ с 4,17 экз. при моноинвазии до 1,60 экз. при микстинвазии.

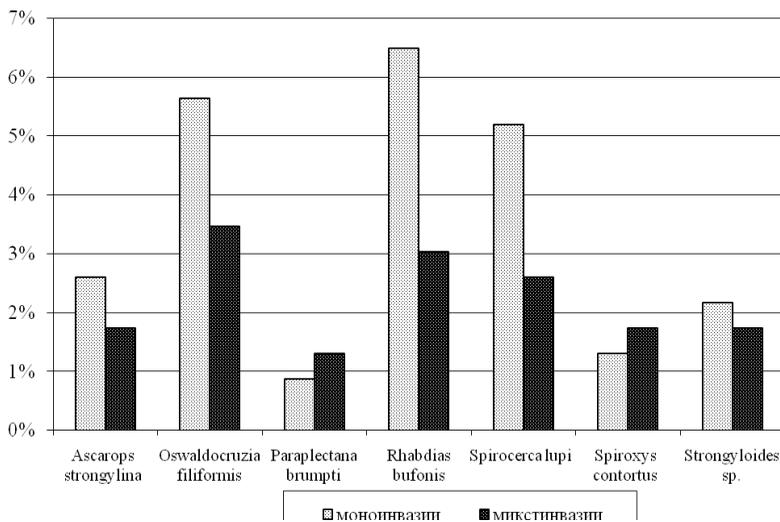


Рис. 68. Частота встречаемости нематод при моно- и микстинвазиях *R. ridibunda*

Подобная же тенденция была характерна для другой нематоды - *Oswaldocruzia filiformis*: частота встречаемости

снизилась с 5,63% при моноинвазии до 3,46% при микстинвазии, средняя ИИ при моноинвазии = 6,00 экз., при микстинвазии – 5,50 экз. Зараженность *Rhabdias bufonis* также уменьшилась с 6,49% до 3,03%, ИИ при моноинвазии – 3,93 экз., при микстинвазии – 2,43 экз. Среди нематод только два вида проявили обратную тенденцию: зараженность *Paraplectana brumpti* увеличилась от 0,87% до 1,30% (средняя ИИ снизилась с 3 экз. до 1 экз.), и *Spiroxys contortus* – от 1,30% до 1,73% (ИИ снизилась с 2,33 до 2 экз.) (рис.69).

Среди трематод выделялись также две группы гельминтов: к первой относятся паразиты, чья ЭИ снижалась при конкурентной инвазии с другими гельминтами: *Skrjabinoeces similis* (средняя ИИ оставалась на одном уровне), *Skrjabinoeces breviansa* (средняя ИИ увеличилась с 2,31 до 4,50 экз.), *Opisthioglyphe ranae* (средняя ИИ увеличилась незначительно с 13,33 до 14,00 экз.), *Gorgoderina vitelliloba* (средняя ИИ снизилась с 3,33 до 1 экз.), *Encyclometra colubrimurorum* (средняя ИИ не изменилась), *Diplodiscus subclavatus* (средняя ИИ снизилась с 25,08 до 19,00 экз.) (рис.69).

Ко второй группе относились трематоды, чья ЭИ увеличивалась при микстинвазиях: *Pneumonoeces asper* (средняя ИИ незначительно увеличилась с 4,10 до 4,23 экз.), *Pleurogenoides medians* (средняя ИИ увеличилась почти в 3 раза: с 8,50 до 22,67 экз.), *Pleurogenes intermedius* (средняя ИИ увеличилась многократно: с 1,00 до 21,25 экз.). У двух видов трематод конкурентные инвазии не изменили частоту встречаемости: *Gorgoderina skrjabini* (средняя ИИ уменьшилась с 3 до 1 экз.) и *Skrjabinoeces sp.* (средняя ИИ уменьшилась незначительно: с 2,50 до 2,00 экз.).

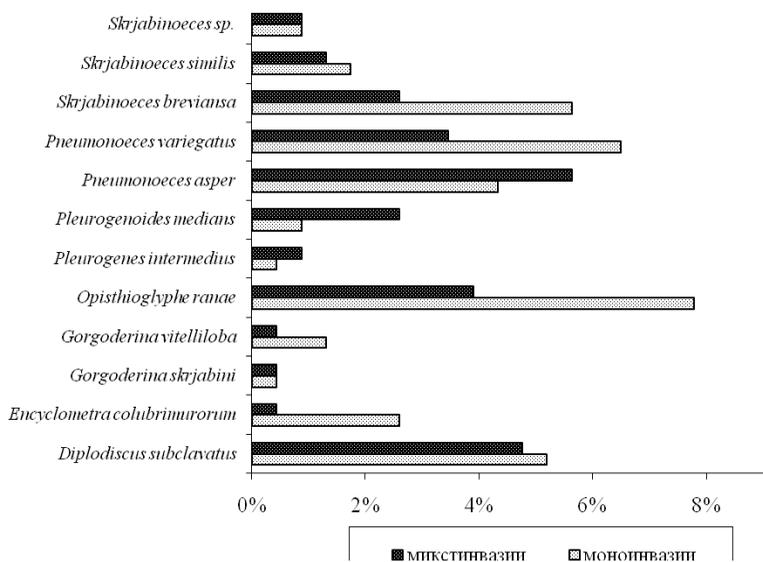


Рис. 69. Частота встречаемости трематод при моно- и микстинвазиях

В научной литературе мало работ посвящено влиянию конкурентных взаимодействий паразитических гельминтов при микстинвазиях. В 1991 г. S.L. Iorio, B. Fried и D.W. Hosier показали, что одновременная инвазия *E. caproni* и *E. trivolvis* мышей линии ICR увеличивала темпы восстановления обоих видов эхиностом. Восстановление *E. caproni* увеличилось с 38 до 73% при моноинвазии и смешанной инвазии, соответственно. Зараженность *E. trivolvis* была 6% при моноинвазии и 14% при смешанной инвазии. Частота встречаемости *E. paraensei* увеличивалась с 15 до 30% при смешанных инвазиях с *E. caproni* у мышей (Мееце, Nollen, 1996). В отличие от этого, скорость восстановления *E. caproni* была гораздо ниже при смешанных инвазиях, чем при моноинвазии (34% при смешанной инвазии по сравнению с 61% при моноинвазии). Muñoz-Antoli et al. (2004) сообщили, что на скорость восстановления эхиностоматид *Euparyphium albuferensis* не повлияла коинвазия *E. friedi*, а скорость восстановления этого последнего вида увеличилась с 8 до 17% при смешанной инвазии.

Кроме того, было показано, что первичная инвазия с

нематодой *Nippostrongylus braziliensis* может значительно влиять на приживаемость *E. caproni* и *E. trivolvis* у мышей (Fujino et al., 1996). Все метацеркарии *E. caproni* и *E. trivolvis*, использованные при контрольном заражении мышей, после первичного инвазирования *H. braziliensis*, были изгнаны из организма хозяина. В отличие от этого, значительное число *E. caproni* (67%) и *E. trivolvis* (49%) осталось в кишечнике хозяев при контрольном заражении на 16-й день после первичного инвазирования *H. braziliensis*. Интересно, что изгнание гельминтов совпало с максимумом бокаловидных клеток у мышей, зараженных *H. braziliensis* (Fujino et al. 1996).

R.L. Pullan et al. (2009), изучая коинвазии в популяции человека (Бразилия), установили значимую корреляцию между экстенсивностью инвазии нематодой *Necator americanus* и кровяным сосальщиком *Schistosoma mansoni*.

Практически все паразиты характеризуются вполне определенной локализацией в организме хозяина, причем нередко наблюдается четко выраженное предпочтение одних участков какого-либо органа другим (Кеннеди, 1978). Изучение локализации гельминтов, обитающих в организме озерной лягушки, ясно показало (табл.19), что в большинстве случаев локализация паразитов ограничена определенным органом.

Таблица 19. Локализация гельминтов во внутренних органах озерной лягушки

	ср.кишка	желудок	задняя кишка	печень	легкие	мочевой пузырь	полость тела	мышцы
NEMATODA								
<i>Aplectana acuminata</i>								
<i>Ascarops strongylina</i>								
<i>Eustrongylides excisus, larvae</i>								

	ср.кишка	желудок	задняя кишка	печень	легкие	мочевой пузырь	полость тела	мышцы
<i>Neorailletnema praeputiale</i>	■							
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i>								
<i>Oswaldocruzia filiformis</i>	■							
<i>Paraplectana brumpti</i>	■		■					
<i>Rhabdias bufonis</i>					■			
<i>Spirocercia lupi</i>		■						
<i>Spiroxys contortus</i>	■					■		
<i>Strongyloides sp.</i>	■							
<i>Thelandros tba</i>	■		■					
TREMATODA								
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	■							
<i>Encyclometra colubrimurorum</i>								
<i>Glythelmins diana</i>	■							
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>						■		
<i>Haplometra cylindracea</i>					■			
<i>Holostephanus volgensis, larvae</i>							■	
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	■	■						
<i>Pleurogenes intermedius</i>	■	■						■

	ср.кишка	желудок	задняя кишка	печень	легкие	мочевой пузырь	полость тела	мышцы
<i>Pleurogenoides medians</i>								
<i>Pleurogenoides stromi</i>								
<i>Pneumonoeces asper</i>								
<i>Pneumonoeces variegatus</i>								
<i>Skrjabinoeces breviansa</i>								
<i>Skrjabinoeces similis</i>								
CESTODA								
<i>Spirometra erinaceieuropei</i>								

У таких видов, как *Pneumonoeces asper*, наблюдается ясно выраженное предпочтение к легким, тогда как у других, например у *Pleurogenes intermedius*, можно отметить лишь тенденцию к более частой локализации в кишечнике, чем в желудке и мышцах. Почти все кишечные паразиты занимают определенные отделы пищеварительного тракта (табл.19).

Большинство паразитов, если не все, обитают как популяции, в нескольких пространственных средах обитания, причем организм хозяина становится для эндогенных паразитов ландшафтом, характеризующимся гетерогенностью по наличию пищевых ресурсов, представляющим определенный риск в выживании паразита (Holt, 1999). В организме хозяина паразиты одного вида формируют скопления, которые можно считать инфрапопуляцией, объединяющей всех особей данного паразитического вида в пределах организма хозяина (Guïgan, Morand, Poulin, 2005). Инфрапопуляции паразитических видов внутри отдельного хозяина объединяются в инфрасообщества, или

локальные паразитоценозы. В паразитологии данный феномен обозначается как микстинвазия. Следующий иерархический уровень представляет собой метапопуляцию, включающую в себя все инфрапопуляции паразитов данного вида хозяина в экосистеме. Кроме этого можно выделить совокупность всех паразитарных инфрасообществ внутри данной популяции хозяев - паразитоценоз.

Внутри паразитоценоза разные виды паразитов могут оказывать друг на друга разного рода неблагоприятные воздействия, ответные реакции на эти воздействия также весьма разнообразны, что сильно затрудняет какие-либо обобщения относительно межвидовых взаимоотношений. В данном случае можно говорить о предпочтительных ассоциациях разных видов гельминтов в локальных паразитоценозах в определенных органах хозяина (табл.20).

Таблица 20. Структура межвидовых ассоциаций во внутренних органах озерной лягушки

Структура ассоциации	% встречаемости
Средняя кишка	
<i>Pleurogenoides stromi</i> (ИИ=71 экз.) + <i>Diplodiscus subclavatus</i> (ИИ=31 экз.)	2,13
<i>Pleurogenoides medians</i> (ИИ=56) + <i>Strongyloides sp.</i> (ИИ=6)	2,13
<i>Pleurogenoides medians</i> (ИИ=35) + <i>Eustrongylides excisus</i> (ИИ=2)	2,13
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (ИИ=8) + <i>Thelandros tba</i> (ИИ=1)	2,13
<i>Pleurogenoides medians</i> (ИИ=28) + <i>Strongyloides sp.</i> (5) + <i>Oswaldocruzia filiformis</i> (ИИ=2) + <i>Neoraillietnema praeputiale</i> (ИИ=1)	2,13
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (ИИ=3-25) + <i>Opisthioglyphe ranae</i> (ИИ=1-65)	10,64
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (ИИ=2) + <i>Aplectana acuminata</i> (ИИ=1)	2,13
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (ИИ=23) + <i>Oswaldocruzia filiformis</i> (ИИ=1)	2,13
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (ИИ=1) + <i>Pleurogenoides stromi</i>	2,13

(ИИ=1)	
<i>Pleurogenoides medians</i> (ИИ=1) + <i>Pleurogenoides claviger</i> (ИИ=2)	2,13
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (ИИ=30) + <i>Spiroxys contortus</i> (ИИ=2)	2,13
<i>Pleurogenoides stromi</i> (ИИ=1-12) + <i>Spiroxys contortus</i> (ИИ=1-2)	4,26
Легкие	
<i>Pneumonoeces asper</i> (ИИ=1-7) + <i>Pneumonoeces variegatus</i> (ИИ=1-8)	8,51
<i>Pneumonoeces asper</i> (ИИ=5) + <i>Skrjabinoeces breviansa</i> (ИИ=3)	2,13
<i>Rhabdias bufonis</i> (ИИ=1) + <i>Skrjabinoeces breviansa</i> (ИИ=1)	2,13
<i>Pneumonoeces variegatus</i> (ИИ=5) + <i>Skrjabinoeces breviansa</i> (ИИ=5)	2,13
<i>Skrjabinoeces similis</i> (ИИ=2-5) + <i>Pneumonoeces asper</i> (ИИ=1-6)	4,26
<i>Pneumonoeces variegatus</i> (ИИ=2) + <i>Skrjabinoeces similis</i> (ИИ=5)	2,13
Мочевой пузырь	
<i>Gorgoderiva vitelliloba</i> (ИИ=1) + <i>Gorgoderina skrjabini</i> (ИИ=1)	2,13
Прямая кишка	
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (ИИ=23) + <i>Spirocercia lupi</i> (ИИ=26)	2,13

С.А. Беэр, С.М. Герман (2000) предполагают, что в природе вообще не существует условий, позволяющих сформироваться множественным микстинвазиям. Явление множественных микстинвазий может свидетельствовать о создании у хозяев (под влиянием дестабилизирующих факторов антропопрессии или в условиях лабораторного эксперимента) стойкого иммунодефицита, снижающего жизнеспособность хозяев.

Низкая частота встречаемости множественных микстинвазий также может свидетельствовать о конкурентных взаимоотношениях разных видов паразитических трематод,

возникающих между ними в процессе проникновения в организм хозяина (озерной лягушки).

Н.М. Радченко, А.А. Шабунов (2008) сообщают об антагонистических взаимоотношениях *Haplometra cylindracea* и *Rhabdias bufonis*: у травяной лягушки наблюдались различия в зараженности при раздельной и совместной встречаемости этих видов. ЭИ *Rhabdias bufonis* без трематод в 1,8 раза выше, чем совместно с *Haplometra cylindracea*.

Взаимоотношения, складывающиеся между сочленами паразитоценоза моллюсков, чаще всего носят антагонистический характер. Например, двойные инвазии моллюсков рода *Codiella* трематодами разных семейств встречаются в 0,6; тройные — в 0,002% случаев; т.е. двойные инвазии встречаются, в среднем, на один, а тройные — на три порядка реже одиночных (по отношению к числу моллюсков с одиночными инвазиями) (Беэр, 2005). Причины возникновения антагонистических отношений между партенитами разных видов или между партенитами и метацеркариями пока не выяснены.

Анализ случаев сопаразитирования трематод в пресноводных моллюсках на территории Ульяновской области показал (Игнаткин, 2008; Игнаткин, Романова, Индирякова, Видеркер, 2007), что в большинстве случаев у моллюсков наблюдались моноинвазии (96,5 %), в 3,5 % случаев инвазий моллюсков трематодами отмечались биинвазии, и лишь однажды (0,1 %) был выявлен случай паразитирования у моллюска личинок трематод трех видов (*H. conoideum*, *N. echinatoides*, *L. constantiae*). Факт триинвазии был отмечен у *V. viviparus* из р. Свияга. Чаще всего наблюдалось сопаразитирование, при котором трематоды одного вида находились на стадии партенит и церкарий, а другого — на стадии метацеркарий. Несколько реже отмечались биинвазии, в которых трематоды обоих видов находились на стадии партенит и церкарий. Почти вдвое реже в одном моллюске паразитировали трематоды двух видов на стадии метацеркарий. Наиболее часто при смешанных инвазиях регистрировались личинки трематод *Hypoderaeum conoideum*: в 31,7 % случаев они были обнаружены на стадии редий и церкарий, в 18,3 % — на стадии метацеркарий (Игнаткин, Романова, Индирякова, Видеркер, 2007; Видеркер, Игнаткин, Индирякова, 2010).

Исследования взаимодействия трематод и моллюсков как промежуточных хозяев свидетельствуют о продолжительной коэволюции паразита и хозяина (Webster, Davies, 2001). Паразиты в определенной мере управляют популяциями хозяев, контролируя их численность, при этом факторы окружающей среды могут воздействовать на процесс инвазии, сокращая или увеличивая вероятность встречи инвазионными стадиями паразита и хозяина (Morand, Pointier, Theron, 1999). И хотя моллюски играют значительную роль в циркуляции многочисленных паразитарных систем и можно было бы ожидать высокую степень вероятности микстинвазий моллюсков, однако по результатам наших исследований и данных других авторов (Гинецинская, Штейн, 1961; Гинецинская, 1968; Беэр, 2005; Ройтман, Спириг, 1987; Козминский, 1999; Moukrim, Rondelaud, 1992; Faltynkova, 2005) в природе наблюдается противоположное явление.

Редкость этого явления может объясняться длительностью коэволюции паразитарной системы «моллюск-трематода» и сложившейся системой узнавания паразита и хозяина даже на генетическом уровне (Reversat et al., 1991; Raghavan et al., 2003). В этом процессе участвуют поверхностные полисахариды трематод (Jourdane, 1982; Horak, 1995; Yoshino, Boyle, Humphries, 2001). Установлен факт антагонистических взаимоотношений между личинками разных видов трематод (Белякова, 1983; Юрлова, Бисерков, 2003; Sousa, 1992, 1993), хотя в ряде случаев межвидовой антагонизм отсутствует (Гинецинская, 1968).

При анализе встречаемости микстинвазий у свиней в большинстве случаев было зарегистрировано смешанное течение инвазий ($p < 0,01$): микстнематодозные инвазии отмечались в $61,28 \pm 5,09\%$ случаев, тогда как моноинвазии - в $38,72 \pm 5,09\%$ случаев (Видеркер, Индирякова, 2003). Среди смешанных инвазий подавляющее число случаев ($67,86 \pm 5,94\%$) приходилось на долю биинвазий ($p < 0,001$); $28,86 \pm 4,43\%$ микстинвазий образовано тремя сочленами, $3,28 \pm 1,92\%$ - четырьмя. При этом в группе поросят-сосунов двумя членами образовано $81,28 \pm 6,09\%$ смешанных инвазий, в группе свиноматок - $71,41 \pm 1,80\%$. У хряков на долю биинвазий приходилось $63,55 \pm 3,66\%$, у откормочных свиней - $55,20 \pm 23,14\%$. Трехчленные микстинвазии чаще всего встречались у свиней на откорме ($34,85 \pm 17,47\%$) и у хряков ($33,29 \pm 2,45\%$). У

свиноматок частота встречаемости триинвазий составляла $28,59 \pm 1,81\%$, у поросят-сосунов она минимальна – $18,72 \pm 6,09\%$. Четырехчленные ассоциации отмечались реже всего ($p < 0,001$) и встречались только в группе откорма ($9,96 \pm 6,70\%$) и у хряков ($3,16 \pm 1,80\%$).

Всего было выявлено одиннадцать вариантов сочетаний нематод. В ассоциациях чаще всего присутствовали аскариды, эзофагостомы и стронгилоидесы: они зарегистрированы в семи вариантах микстинвазий. Трихоцефалы входят в состав шести вариантов ассоциаций. Наибольшее разнообразие ассоциаций нематод (десять) было отмечено у свиней на откорме, наименьшее (шесть) – у поросят-сосунов. Анализируя совместную встречаемость нематод, было выявлено семь вариантов микстинвазий у свиноматок и девять у хряков (Видеркер, Индирякова, 2003).

Согласно нашим данным (Видеркер, Индирякова, 2003), у свиней наиболее часто встречается микстинвазия *A. suum* + *O. dentatum*: $24,52 \pm 8,19\%$ от общего числа инвазий и $36,04 \pm 9,83\%$ от общего числа микстинвазий, $p < 0,05$. Реже всего регистрировались смешанные инвазии *A. suum* + *T. suis* + *S. ransomi* ($2,27 \pm 1,28\%$ случаев микстинвазий), *T. suis* + *S. ransomi* ($3,50 \pm 3,50\%$), выявленные только у откормочного молодняка, и *O. dentatum* + *T. suis* ($4,54 \pm 2,95\%$), отмеченные у поросят в группе откорма и у свиноматок. Чаще всего в ассоциациях нематод совместно встречались *A. suum* и *O. dentatum*: $60,95 \pm 10,44\%$ микстинвазий имели в своем составе эту группировку ($p < 0,05$). Реже всего (в $7,99 \pm 3,48\%$ случаев микстинвазий) отмечалась совместная встречаемость *T. suis* и *S. ransomi*, что соответствует частотам встречаемости отдельных видов нематод.

У мелких плотоядных животных чаще встречались моноинвазии, чем микстинвазии. Так, по нашим данным (Романова, Индирякова, Зонина, 2008а, б) у кошек моноинвазии встречались в $73,6\%$ случаев, а микстинвазии – в $26,6\%$; у собак моноинвазия регистрировалась в $72,2 \pm 8,3\%$ случаев, тогда как на микстинвазии приходилось $27,7 \pm 8,3\%$.

Таким образом, анализ взаимоотношений гельминтов в организме хозяина показал увеличение частоты встречаемости сочетанных инвазий в следующем ряду:

моллюски (3,5%) > амфибии (20,78%) > млекопитающие
(26,6 ÷ 61,28%)

Подобный факт может быть объяснен с позиций экологической ниши, занимаемой паразитом в организме хозяина: при повышении интенсивности инвазии ширина ниши должна уменьшаться. Интенсивность инвазии положительно коррелирует с размерами тела хозяина: чем крупнее хозяин, тем более высокая интенсивность инвазии. Это правило соблюдается практически во всех исследованных нами и изученных другими авторами видов хозяев. Естественно, что размеры моллюсков значительно меньше по сравнению с амфибиями, и тем более млекопитающими. В ограниченном пространстве вероятность пересечения ниш разных видов паразитов возрастает, приводя к конкурированию за место обитания и питания. Подобный плотностно-зависимый эффект был зарегистрирован рядом авторов (Poulin, Valtonen, 2001; Byrne, Holland, Kennedy, Poole, 2003; Fredensborg, Poulin, 2005; Hamann, Kehr, González, 2006; Lagrue, Poulin, 2008).

Изучение пространственной неоднородности среды обитания свободноживущих организмов показало, что неоднородный характер среды при агрегированном распределении организмов может обеспечить сосуществование конкурирующих видов (Atkinson, Shorrocks, 1981). В средах с большей пространственной неоднородностью можно ожидать более высокого видового богатства из-за того, что в них разнообразнее микроместообитания, шире диапазон условий, больше типов укрытий и т.д. (География..., 2002). Отмеченные закономерности вполне применимы и к явлению паразитизма. Для паразита организм хозяина – полноценная среда обитания, и чем крупнее организм хозяина, тем более разнообразные микроместообитания существуют и тем более часто регистрируются микстинвазии, что мы и наблюдаем, сравнивая встречаемость микстинвазий у беспозвоночных и позвоночных животных.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Абакумов В. А., Сушня Л. М. Гидробиологический мониторинг пресноводных экосистем и пути его совершенствования // Экологические модификации и критерии экологического нормирования : труды международного симпозиума. - Л. : Гидрометеиздат, 1991. - С. 41-51.
2. Алексемицер М. Л., Бондарчук Л. И., Кубайчук В. П. Продукты пчеловодства - биоиндикаторы // Пчеловодство. - 1997. - № 3. - С.6-7.
3. Андреев В. В., Каниева Н. А., Григорьев В. А., Крючков В. К. Воздействие загрязнений АГК на содержание тяжелых металлов в теле рыб и в моллюсках // Медико-биологические проблемы Астраханского газового комплекса: тез. докл. обл. научно-практ. конф. - Астрахань, 1989. - С. 34-36.
4. Атаев Г.Л. Динамика инвазии *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia) трематодами / Атаев Г.Л., Козминский Е.В., Добровольский А.А. // Паразитология. – 2002 – Т.36, №3. – С.203-218.
5. Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биол. внутр. вод. - 2000. - № 1.- С. 68-82.
6. Бедова П. В. Содержание каротиноидов в тканях пресноводных моллюсков // Вторые Вавилонские чтения. - Йошкар-Ола, 1997. - С. 187-188.
7. Белякова Ю.В. Изменение взаимосвязей трематод с другими компонентами водных биоценозов под воздействием гидрологических факторов / Белякова Ю.В. // Тез. докл. 2 всесоюз. съезда паразитологов. – Киев, 1983. – С. 43-44.
8. Беспрозванных В.В. Биология трематод *Nenimandijea kashmirensis* and *Pleurogenoides medians* (Pleurogenidae) – паразитов лягушек в Maritime Territory] / Беспрозванных В.В. // Parazitologija. – 2000. – Т.34(4). – С.349-54.
9. Беэр С.А. Биология возбудителя описторхоза. - М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 336 с.
10. Беэр С.А. Паразитизм и вопросы биоразнообразия / Беэр С.А. // Теоретические и прикладные проблемы паразитологии. Труды ИНПА РАН.- Т.43. – М.: Наука, 2002. – С.25-36.

11. Беэр С.А. Подходы к проблеме устойчивости паразитарных систем/ Беэр С.А. // Теорет. и прикл. проблемы гельминтологии – М.: ИНПА РАН. – 1998. – С.97-107.
12. Беэр С.А., Воронин М.В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах – М.: Наука, 2007. – 240 с.
13. Беэр С.А., Герман С.М. Закономерности и механизмы регуляции взаимоотношений трематод и моллюсков / Беэр С.А., Герман С.М. // Актуальные проблемы общей паразитологии (Труды Ин-та паразитологии РАН. Т. 42) – М.: Наука. – 2000. – С. 5-32.
14. Билатов Ф. С., Колупаев Б. И., Скребнева Л. А. Определение загрязнения окружающей среды с помощью апи-мониторинга // Эколого-токсикологическая характеристика города Казани и пригородной зоны. - Казань, 1991. - С.78-86.
15. Бингам Ф.Т., Коста М., Эйхенбергер Э. Некоторые вопросы токсичности ионов металлов / Под. ред. Х. Зигеля, А. Зигель. – М.: Мир, 1993. - 368 с.
16. Богач Я. Жуки-стафилины (Coleoptera, Staphulinidae) как био-индикаторы экологического равновесия в ландшафте и влияние человека на примере города Праги // Биоиндикация в городах и пригородных зонах. - М., 1993. - С. 36-42.
17. Богомол Э. В. Изучение антропогенного влияния города на гидробионтов на примере реки Москва : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.32. – М , 2003. - 117 с.
18. Будалова Т.М. Новый аспект изучения изучения трематодофауны амфибий / Будалова Т.М., Радченко Н.М. // Гельминтология сегодня: проблемы и перспективы: Тез.докл.науч.конф. (г. Москва, 4-6 апреля 1989 г.). – М., 1989. – Т.1. – С.58
19. Будалова Т.М. Трематода *Haplometra cylindracea* как агент биологической борьбы с фасциолезом. Автореф.дис. ... канд.биол.наук. - М., 1986. – 17 с.
20. Булгаков Н. Г. Индикация состояния природных экосистем и нормирование факторов окружающей среды. Обзор существующих подходов // Усп. соврем. биол. - 2002. - Т. 122, № 2. - С. 115-135.
21. Бурдин К. С. Основы биологического мониторинга. - М. : Изд-во МГУ, 1985. - 158с.

22. Бурковский И.В. Структурно-функциональная организация и устойчивость морских донных сообществ. М.: Изд-во МГУ, 1992. - 208 с.
23. Вайнерт Э., Вальтер Р., Ветцель Т., Егер Э., Клауснитцер Б., Клоц С. Биоиндикация загрязнений наземных экосистем / под ред. Р. Шуберта. -М.: Мир, 1988. -350 с.
24. Венгеров П. Д. Ооморфологические показатели птиц в системе биологического мониторинга // Экология. - 1996. - № 3. - С. 209-214.
25. Верховина Е. В., Верховина В. А. Микроорганизмы – индикаторы антропогенных изменений в экосистеме озера Байкал // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: материалы Всероссийской конференции молодых ученых (24-27 апр. 2007 г.; Улан-Удэ): посвящается 50-летию СО РАН. - Улан-Удэ, 2007. - С. 249-250.
26. Вершинин В.Л. Специфика трофических связей вида-вселенца – *Rana ridibunda* Pallas, 1771 в зависимости от условий местообитаний / Вершинин В.Л., Иванова Н.Л. // Поволжский экологический журнал. – 2006. – №2/3. – С.119-128.
27. Видеркер М.А. Информационный ресурс «Атлас церкарий трематод Среднего Поволжья» / М.А. Видеркер, Д.С. Игнактин, Т.А. Индирякова. Библиотека РТО на портале ОФЭРНиО. Режим доступа: http://ofernio.ru/rto_files_ofernio/14125.doc. Дата обращения: 01.09.2010.
28. Видеркер М.А. О сущности паразитоценозов свиней и необходимости комплексного подхода к их ликвидации / М.А. Видеркер, Т.А. Индирякова // Актуальные проблемы и перспективы развития ветеринарии и зоотехнии: Сб. науч. тр. – Самара, 2003. – С. 48-50.
29. Викторов А. Г. Эколого-генетические стратегии животных биоиндикаторов на примере дождевых червей // Биоиндикация и биомониторинг. - М. : Наука, 1991. - С. 229-232.
30. Волгарь-Пастухова Л.Г. Паразитофауна бесхвостых земноводных дельты Дуная / Волгарь-Пастухова Л.Г. // Экологическая паразитология. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1959. – С.59-95.

31. Гаранин В.И. Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. – М.: Наука, 1983. – 176 с.
32. Гелетин Ю. В., Будаева Л. М. Структурные особенности литореофильных биоценозов высокогорных потоков Центрального Кавказа и их мониторинг // Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. - Л., 1993. - Т. 15. - С. 96-107.
33. География и мониторинг биоразнообразия / Н.В. Лебедева и др. – М.: Изд-во Науч. и учеб.-метод. центра. – 2002. – 432 с.
34. Гиляров М. С., Покаржевский А. Д. Почвенные беспозвоночные как объект экологического мониторинга // Охраняемые природные территории Советского Союза. - М., 1983. – С. 108-115.
35. Гинецинская Т.А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. I. Систематический обзор церкарий / Гинецинская Т.А. // Экологическая паразитология. - Л.: Изд-во ЛГУ, 1959а. – С.96-149.
36. Гинецинская Т.А. К фауне церкарий моллюсков Рыбинского водохранилища. II. Влияние экологических факторов на зараженность моллюсков партенитами трематод / Гинецинская Т.А. // Вестн. ЛГУ, 1959б. — №21. – С.62-77.
37. Гинецинская Т.А. Особенности паразитофауны беспозвоночных и применение основных правил экологической паразитологии к характеристике их зараженности / Гинецинская Т.А., Штейн Г.А. // Вестник ЛГУ. – 1961. – №15. – С. 60-71.
38. Гинецинская Т.А. Трематоды – их жизненные циклы, биология и эволюция. – Л.: Наука. – 1968. – 411 с.
39. Голикова М.Н. Эколого-паразитологическое изучение некоторых озер Калининградской области. Сообщ. IV. Фауна трематод беспозвоночных животных / Голикова М.Н. // Вестн. ЛГУ. - 1960б. - №21. – С.80-94.
40. ГОСТ Р 51592-2000. Вода. Общие требования к отбору проб.
41. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Ульяновской области в 2013 году» - Ульяновск, 2014.- 214с.

42. Дабахов М. В., Дабахова Е. В., Титова В. И. Тяжелые металлы: Экотоксикология и проблемы нормирования. – Н. Новгород, 2005. – 164 с.
43. Данилин И. А., Павловская В. В. Удельное содержание металлотиионеинов в тканях моллюсков – биоиндикатор загрязнения водоема тяжелыми металлами // Вестн. Рос. ун-та дружбы народов. Сер. Экол. и безопас. жизнедеят. – 2006. – № 2. – С. 87-91.
44. Дмитриев А. Н., Ботвиновский В. В., Мингазов И. Ф. Геологогеофизическое качество города как фактор, влияющий на здоровье населения // Актуальные вопросы современной медицины. Тез. докл.-Новосибирск, 1995.-Т.2.- С. 322 - 323.
45. Добровольский А.А. Жизненный цикл *Haplometra cylindracea* Zeder, 1800 (Trematoda, Ochetosomatidae) / Добровольский А.А., Райхель А.С. // Вестни ЛГУ.- 1973. – №3. – С. 5-16.
46. Добровольский А.А. Жизненный цикл *Pneumonoeces asper* Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneumonoecidae) / Добровольский А.А. // Материалы к науч.конф. ВОГ. – М. – 1965а. – Вып.4. – С.59-65.
47. Добровольский А.А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791) (Trematoda, Plagiorchiidae) / Добровольский А.А. // Helminthologia. – 1965б. – Т.6. – №1/4. – С.205-221.
48. Дубинин В.Б. Фауна личинок паразитических червей позвоночных животных дельты Волги / Дубинин В.Б. // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1952. – Т.14. – С.213-262.
49. Дубинина М.Н. О биологии и распространении *Diphyllobothrium erinacei-europei* (Rud., 1819) Iwata, 1933. / Дубинина М.Н. // Зоологический журнал. – 1951. – Т.30. – Вып. 5. – С.42.
50. Дубинина М.Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги / Дубинина М.Н. // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. – 1950. – Т.12. – С.300-350.
51. Есенин А. В., Покаржевский А. Д. Аккумуляция тяжелых металлов наземными моллюсками в городских парках //

Биоиндикация в городах и пригородных зонах. - М., 1993. - С. 72-75.

52. Жадан П. М., Альмяшова Т. Н., Ващенко М. А., Касьяненко Д. В. Смещение сроков нереста морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* как показатель загрязнения среды // Международная научно-практическая конференция «Морская экология 2007»: материалы конференции. - Владивосток, 2007. - С. 127-132.

53. Зейферт Д. В., Хохуткин И. М. Использование наземных моллюсков для оценки качества окружающей среды // Экология. - 1995. - № 4. - С. 307-310.

54. Зимбалева Л.Н., Плигин Ю.В., Хороших Л.А., и др. Структура и сукцессии литоральных биоценозов днепровских водохранилищ. - Киев: Наукова Думка, 1987 - 204 с.

55. Зинченко Т. Д. Биоиндикация как поиск информативных компонентов водных экосистем (на примере хирономид – *Diptera*, *Chironomidae*) // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова (21-23 марта 2005 г.; Владивосток). - Владивосток, 2005. - С. 338-359.

56. Ибрагимов Ш.Р. Пути циркуляции паразитов рыб в Каспийском море / Ибрагимов Ш.Р. // Основные достижения и перспективы развития паразитологии: Материалы Междунар. конф., посвящ. 125-летию К.И.Скрябина и 60-летию основания Лаб.гельминтологии АН СССР- Института паразитологии РАН (14-16 апр. 2004 г.). – М. – 2004. – С.117-118.

57. Игнаткин Д.С. Роль моллюсков рода *Lymnaea* в формировании очагов трематодозной инвазии в Ульяновской области / Игнаткин Д.С., Романова Е.М., Индирякова Т.А., Видеркер М.А. // Вестник Российского университета дружбы народов: Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности», 2007 – №2. – С.60-65.

58. Игнаткин Д.С. Роль пресноводных моллюсков в распространении трематодозов в Ульяновской области / Игнаткин Д.С., Индирякова Т.А., Романова Е.М. // Молодежь и наука XXI века: Мат. Межд. научн.-практ. конф. – Ч.І. – Ульяновск, 2006. – С.348-352.

59. Игнаткин Д.С. Сопаразитирование личинок трематод у пресноводных моллюсков в водоемах Ульяновской области /

Игнаткин Д.С., Видеркер М.А. // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: Мат. IV Всеросс. Съезда Паразитологического общества при РАН. – Т. 2. – СПб., 2008. С. 6 – 9.

60. Игнаткин Д.С. Эпизоотологические и экологические аспекты трематодозов в Ульяновской области / Игнаткин Д.С., Романова Е.М., Индирякова Т.А., Видеркер М.А. // Ветеринарный врач. – 2008. – №4. – С. 53-56.

61. Илюшина Т.Л. Роль водных насекомых в жизненных циклах трематод / Илюшина Т.Л. // Паразиты в природных комплексах Северной Кулунды. — М.: Наука, 1975. – Вып. 17. – С.53-94.

62. Калабеков А.Л. Зараженность гельминтами европейских бурых лягушек / Калабеков А.Л. // Тез. докл. конф. по итогам научно-исследов. работы за 1974 г. – Орджоникидзе, 1975б. – С. 129-130.

63. Калабеков А.Л. Циклы развития некоторых трематод амфибий / Калабеков А.Л. // Проблемы паразитологии: Мат. VIII науч. конф. паразитологов УССР. Ч.2. - Киев: Наукова думка, 1975а. – С.205-207.

64. Калабеков А.Л. Циклы развития некоторых трематод малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) / Калабеков А.Л. // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. – Орджоникидзе, 1976. – 42 с.

65. Карманова Е.М. Некоторые особенности биологии нематод отряда Diostrophumidea. / Карманова Е.М. // Паразиты человека, животных и растений и меры борьбы с ними. – М.: Наука. – 1968. – С.193-199.

66. Карманова Е.М. Обнаружение промежуточных хозяев нематоды *Eustrongylides excisus*, паразита водоплавающих птиц / Карманова Е.М. // Тр. ГЕЛАН, 1965. – Т.15. – С.86-87.

67. Карманова Е.М. Роль водных олигохет в биологических циклах гельминтов / Карманова Е.М. // Тез. докл. науч. конф. БОГ (Москва, декаб., 1962). – М., 1962. – С.68-69.

68. Карнаухов В. Н. Биологические функции каротиноидов / АН СССР, Ин-т биологической физики. - М. : Наука, 1988. – 241 с.

69. Карнаухов В. Н., Миловидова Н. Ю., Каргополова И. Н. Каротиноиды и устойчивость морских моллюсков к загрязнению

среды // Журнал эволюционной биохимии и физиологии. - 1997. - Т. 13, №2. – С. 134-138.

70. Картавых Т. Н. Эколого-биохимические изменения у перловиц в зоне влияния линии электропередачи в реке Сок Самарской области : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16, 03.00.04. - Самара, 2004. - 199 с.

71. Картавых Т. Н., Подковкин В. Г. Влияние изучения ЛЭП-500 кВ и тепловой нагрузки на содержание диеновых конъюгатов у моллюсков // Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2007», Москва, 11-14 апр., 2007. Секция «Биология»: тезисы докладов.- М., 2007. – С. 69.- 08.

72. Кеннеди К. Экологическая паразитология. – М.: Мир, 1978. – 230 с.

73. Кириллов А.А. Фауна гельминтов пресмыкающихся Самарской области / Кириллов А.А. // Известия Самарского научного центра РАН. – Т.2, №2. – 2000. – С.324-329.

74. Клишко О. К., Авдеев Д. В., Голубева Е. М. Особенности биоаккумуляции тяжелых металлов у моллюсков в аспекте оценки состояния окружающей среды // Докл. РАН. - 2007. - № 1. - С. 132-134.

75. Ковековдова Л. Т., Кику Д. П., Симоконь М. В. Микроэлементы в двусторчатых моллюсках залива Петра Великого (Японское море) // Экологические проблемы использования прибрежных морских акваторий: Международная научно-практическая конференция (26-28 окт. 2006 г.; Владивосток): материалы конференции. - Владивосток, 2006. - С. 103-106.

76. Козлов М. В. Влияние антропогенных факторов на популяции наземных насекомых // Итоги науки и техники. Сер. Энтомология. – М., 1990. – Т. 13. – 191 с.

77. Козминский Е.В. Популяционный анализ сообщества *Bithynia tentaculata* (Gastropoda: Prosobranchia) – партениты трематод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08. – С-Пб., 1999. – 16 с.

78. Комарова Г.И. Метацеркарии дигенетических трематод бентических членистоногих водоемов дельты Волги / Комарова Г.И. // Вестн. ЗРАН АН УССР, 1968. – №6. – С.7-14.

79. Королевская В. М. Фитопланктон водных объектов санитарно-защитной зоны Астраханского газового комплекса и сопредельных водоемов : автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Астрахань : Астрах. гос. ун-т, 2008. – 24 с.
80. Кошелева В. В., Мигаловский И. П., Новиков М. А. Реакции гидробионтов на загрязнение среды при разработке нефтегазовых месторождений шельфа Баренцева моря. – Мурманск : ПИНРО, 1997. - 91 с.
81. Красильникова Н. С. Результаты исследования степени загрязненности реки Свияга тяжелыми металлами по состоянию растений семейства рясковые // Природа Симбирского Поволжья: Сб. науч. тр. - Вып. 8. - Ульяновск, 2007. – С. 6-12.
82. Краснолобова Т.А. Зараженность стрекоз Латвийской ССР метациркариями трематод. / Краснолобова Т.А. // Зоол. журн. - 1970. - Т.49. - Вып.9. – С.1290-1297.
83. Краснолобова Т.А., Илюшина Т.Л. Стрекозы как промежуточные хозяева гельминтов / Краснолобова Т.А., Илюшина Т.Л. // Гельминты животных: Тр. ГЕЛАН, 1991. – Т.38. – С.59-70.
84. Кривоуццкий Д. А. Биоиндикация и экологическое нормирование / Д. А. Кривоуццкий, Ф. А. Тихомиров, Е. А. Федоров. // Влияние промышленных предприятий на окружающую среду. – М. : Наука, 1987. - С. 18-26.
85. Кривошеев В.А. Кадастр фауны: амфибии и рептилии Ульяновской области. Экология и охрана / В.А. Кривошеев. – Ульяновск: УлГУ, 2006. – 234 с.
86. Крупа Е. Г. Зоопланктон как индикатор органического и токсического загрязнения (на примере водоемов Казахстана) // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем: избранные доклады международной конференции (23-27 окт. 2006 г.; Санкт-Петербург). - СПб., 2007. - С. 231-236.
87. Кулакова А.П. Личинки трематод в моллюсках Куршского залива / Кулакова А.П., Быховская-Павловская И.Е. // II Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водн. беспозвоночных: Тез, докл. (Ленинград, 28-30 янв., 1976). — Л.: Наука, 1976.- С.37-38.
88. Кулаковская О.П. Особенности распространения паразитов в реках УССР / Кулаковская О.П. // Материалы совещания по зоогеографии суши. – Львов, 1957. – С.95-102.

89. Куперман Б. И. Паразиты рыб как биоиндикаторы загрязненн водоемов //Паразитология. - 1992. - № 6. - С. 479-482.
90. Ланге Э.Р. Фауна метацеркарий в водных личинках насекомых / Ланге Э.Р. // Учен. зап. Латв. ун-та, 1969. – Т.100. – С.95-113.
91. Лапин А.В. Питание озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) в дельте р.Волга / Лапин А.В. // Биология внутренних вод: проблемы экологии и биоразнообразия: Тез.докл. 12-й Междунар.конф.молодых ученых. – Борок, 2002. – С.81-82.
92. Лебедева И. В. Накопление тяжелых металлов птицами на юго западе России // Экология. - 1997. - N 1. - С. 45-50.
93. Лукьянова О. Н., Шмидт Т. Я. Концентрация каротиноидов морских беспозвоночных в условиях загрязнения // Биология моря. - 1993. - N 2. - С. 92-101.
94. Ляпков С.М. Выедание зелеными лягушками головастиков и сеголеток бурых / Ляпков С.М. // Земноводные и пресмыкающиеся Московской области: Мат-лы совещ. – М.: Наука. – 1989. – С.156-162.
95. Макаров А.Т. Особенности питания остромордой лягушки / Макаров А.Т., Астрадамов В.И. // Материалы II итоговой науч.конф.зоологов Волжско-Камского края. – Казань: Изд-во Казан.ун-та. – 1975. – С.99-102.
96. Маркелов А. В. Минеева Н. Я., Гордиенко П. В. Грибы в системе биоиндикации радиационных нагрузок // Биоиндикация и биомониторинг. - М., 1991. - С. 129-139.
97. Марфенина О. Е. Микологический мониторинг почв: возможности и перспективы // Почвоведение. - 1994. - N 1. - С.75-80.
98. Мачкевский В.К. Настоящее и будущее морской паразитологии в Украине / Мачкевский В.К., Гаевская А.В. // Экология моря. – 2004. – Вып. 65. – С.41-49.
99. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В.Е.Судариков, А.А. Шигин, Ю.В. Курочкин и др.; Отв.ред. В.И. Фрезе. – М.: Наука, 2002. – 298 с.

100. Методические рекомендации по использованию отдельных групп чешуекрылых и двукрылых для биоиндикации уровней загрязнения воздуха соединениями серы и фтора. - Л. : ВИЗ Р, 1991. - 15 с.
101. Мисейко Г.Н. Зообентос Гилевского и Склюихинского водохранилищ р. Алей Алтайского края // Рыбопродуктивность озер Западной Сибири. – Новосибирск: Наука, 1991. – С. 97-99.
102. Михайлов Т.К. Обнаружение яиц нематоды *Eustrongylides excisus* в осетре из Каспийского моря / Михайлов Т.К., Бунятова К.И., Насыров К.И. // Паразитология. – 1992. – Т.26, №5. – С.440-2.
103. Михеев М.И. Хром и его соединения. Вредные химические вещества. Неорганические соединения элементов V—VIII групп. — Л.: Химия. — 1989. — С. 297—313.
104. Москвитина Н. С., Москвитин С. С, Куранова В. Н., Сучкова Н. Г., Кравченко Л. Б., Незнамова Е. Г. Позвоночные животные в системе регионального экологического мониторинга // Проблемы взаимодействия природы и общества: Науч. тр. — Томск, 1995. — С. 47—51.
105. Мулатова Т. В. Биоразнообразие макрозообентоса водной системы реки Изварки и оценка ее экологического состояния (Ленинградская область) // Экология 2007 : материалы докладов Международной молодежной конференции (18-21 июня, 2007 г.; Архангельск). - Архангельск, 2007. - С. 200-202.
106. Мур Дж. В., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах. - М.: Мир, 1987. – 288 с.
107. Мэй Р.М. Эволюция экологических систем // В кн. Эволюция. – М.: Мир, 1981. – С.173-193.
108. Назарова Н.С. Биологический цикл *Spirocerca lupi* (Rudolphi, 1909), Nematoda, Spirurata. / Назарова Н.С. // Уч.зап. Горьк.пед.ин-та, 27, гельм.сб. – 1960. – №2. – С.121-132.
109. Неверова О. А., Еремеева Н. И. Опыт использования биоиндикаторов в оценке загрязнения окружающей среды. – Новосибирск, 2006. – 88 с.
110. Недосекин А. Г., Карташева Н. В. Диагностика качества вод в реках по структурным показателям планктона // 9 Съезд Гидробиологического общества РАН (18-22 сент. 2006 г.; Тольятти) : тезисы докладов. - Тольятти-Самара, 2006. – С. 56.

111. Никаноров А. М., Жулидов А. В. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах. - Л. : Гидрометеиздат, 1991. – С. 5-144.
112. Никаноров А.М. Гидрохимия. - Ленинград.: Гидрометеиздат, 1989.- 352 с.
113. Никашин И.А. Особенности питания прудовой (*Rana esculenta*) и травяной (*R. temporaria*) лягушек / Никашин И.А., Языков Е.Н., Цуриков М.Н. // Вопросы естествознания. – Липецк, 2001. – С. 18–20.
114. Новочацкая О.В. [On the occurrence of the nematode *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) in Karelia] / Новочацкая О.В. // Паразитология. – 2008. – 42(3). – 204-209.
115. Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 2: Паразитические многоклеточные (Первая часть). – Л.: Наука, 1985. – 425 с.; Т. 3: Паразитические многоклеточные (Вторая часть). – Л.: Наука, 1987. – 583 с.
116. Оскольская О. И., Тимофеев В. А., Бондаренко Л. В. Влияние загрязнения шельфовой зоны Черного моря на морфофизиологические характеристики мидии *Mytilus Gallorprovincialis* // Экология моря. - 1999. -Вып. 49. - С. 84-89.
117. Павлюк Р.С. Материалы по паразитам стрекоз (Insecta, Odonata) дельты Дуная / Павлюк Р.С. // IX конференция Украинского паразитологического общества: Тез. докл. - Киев: Наукова думка, 1980. — С.133-134.
118. Патин С. А. Эколого-токсикологические аспекты изучения и контроля качества водной среды // Гидробиологический журнал. - 1991, - Т. 27, № 3. - С. 75-77.
119. Пигулевский С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Ч.1 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. - М.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т.7. – С.605-760.
120. Пигулевский С.В. Семейство Gorgoderidae Looss, 1901. Ч.2 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. – М.: Изд-во АН СССР, 1953. – Т.8. – С.250-615.
121. Писаренко С.С. Каннибализм у бесхвостых земноводных (экологические и природоохранные аспекты). Автореф. дис. ... канд.биол.наук. – М. – 1987. – 23 с.

122. ПНД Ф 14.1:2:3:4.123-97 Количественный химический анализ вод. Методика выполнения измерений биохимической потребности в кислороде после n-дней инкубации в сточных и очищенных сточных водах.
123. Покаржевский А. Д. Геохимическая экология наземных животных. – М. : Наука, 1985. – 300 с.
124. Попченко В.И. Закономерности изменения сообществ донных беспозвоночных в условиях загрязнения природной среды // Науч.основы биомониторинга пресновод. экосистем: Тр.сов.-фр.симп. (9-12 сент. 1985 г.; Астрахань). - Л., 1988 -С. 135-141.
125. Пресман А.С. Электромагнитные поля и живая природа. М.: Наука, 1968. – 288 с.
126. Прозорова Л.А. К составу семейства Bithyniidae (Gastropoda, Pectinibranchia) юга Дальнего Востока СССР / Л.А. Прозорова, Я.И. Старобогатов // Зоол. журн. – 1991. – Т. LXX. – Вып. 1. – С.137–139.
127. Пястолова О. А., Вершинин В. А., Трубценка Е. А. Использование амфибий в биоиндикаторных исследованиях территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. - 1996. - № 5. - С. 378-382.
128. Радченко Н.М. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области / Радченко Н.М., Шабунов А.А. // Паразитология XXI веке – проблемы, методы, решения: Материалы IV Всероссийского Съезда Паразитологического общества при Российской академии наук, состоявшегося 20-25 октября 2008 г. в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге. – Т.3. – С.-Петербург, 2008. – С.72-75.
129. Ройтман В.А. Анализ пространственного распределения партенит и личинок некоторых видов трематод / Ройтман В.А., Спириин С.Л. // Труды ГЕЛАН. – Т. XXXV. – М., 1987. – С. 115-127.
130. Романова Е.М. Паразитарные аспекты биобезопасности в Ульяновской области / Романова Е.М., Индирякова Т.А., Видеркер М.А. // Труды Международного Форума по проблемам науки, техники и образования. – Т.2. – М.: Академия наук о Земле. – 2003. – С. 121-123.
131. Романова Е.М. Структура гельминтофауны желудочно-кишечного тракта собак на территории Ульяновской области /

- Романова Е.М., Индирякова Т.А., Зонина Н.В. // Молодежь и наука XXI века. Мат. II-й Открытой Всерос. научн.-практ. конф. молодых ученых. – Ч.1. – Ульяновск, ГСХА, 2008а. – С.133-137.
132. Румянцев Е. А. Паразиты рыб как экологические индикаторы эвтрофикации озер // Экология. - 1997. - № 5. - С. 391-395.
133. Ручин А. Б., Рыжов М. К. Амфибии и рептилии Мордовии: видовое разнообразие, распространение, численность. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2006. – 160 с.
134. Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – 279 с.
135. Рыжиков К.М. Таксономический обзор гельминтов амфибий фауны СССР / Рыжиков К.М., Шевченко Н.Н. // Тр. ГЕЛАН, 1976. – Т.26. – С.143-148.
136. Савинов В.А. Некоторые новые экспериментальные данные о резервуарном паразитизме у нематод / Савинов В.А. // Мат. к науч. конф. ВОГ (Москва, дек., 1963). - М.: АН СССР, 1963. – С.73-75.
137. Сазонова В. Е., Зализняк Л. А., Савельева Л. М. Использование биотестов при разработке мониторинга водной экосистемы // Экология. - 1997. - № 3. - С. 207-212.
138. Самоочищение и биоиндикация загрязненных вод: Труды совещ. 3-5 февр. 1977г. / отв. ред. М. М. Телитченко. – М. : Наука, 1980. – 277 с.
139. Семенова А. С. Применение показателей видового разнообразия зоопланктона для оценки качества воды Куршского залива. // Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России : материалы 6 Всероссийской школы по морской биологии (1-2 нояб. 2007 г.; Мурманск). - Мурманск, 2007. - С. 160-162.
140. Семенченко В. П. Анализ динамики численности устойчивости популяций *Cladocera* в эвтрофном озере // Экология. - 1996. - № 1. - С. 44-49
141. Семерной В. П. Об использовании олигохетных индексов в мониторинге пресноводных экосистем // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем : избранные доклады

Международной конференции (23-27 окт. 2006 г.; Санкт-Петербург). - СПб., 2007. - С. 288-293.

142. Сербина Е.А. Моллюски семейства Vithyniidae в водоемах юга Западной Сибири и их роль в жизненных циклах трематод: Автореф... дис. канд. биол. наук. / Сербина Е.А. – Новосибирск, 2002. – 22 с.

143. Сербина Е.А. Особенности размножения битиний (Mollusca: Gastropoda: Prosobranchia: Vithyniidae) в бассейне озера Чаны (юг Западной Сибири) / Сербина Е.А. // Сибирский экологический журнал. – 2005.– №2. – С. 267–278.

144. Сеницын Д.Ф. Материалы по естественной истории трематод: Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы // Изд-во Варшавск.ун-та, 1905. – 1-200 с. Цит.по: Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В.Е.Судариков, А.А. Шигин, Ю.В. Курочкин и др.; Отв.ред. В.И. Фрезе. – М.: Наука, 2002. – 298 с.

145. Скирина И. Ф., Качур А. Н. Использование лишайников для эколого-геохимической оценки состояния среды в условиях юга Дальнего Востока // Геохимия техногенеза.: тез. докл. 2 Всесоюз. совещ. - Минск, 1991. - С. 268-286.

146. Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. Основы трематодологии. – М.: Изд-во АН СССР. – 1953. – Т.VIII. – 618 с.

147. Смирнов А. М, Кадиров А. М., Кроль М. Ю. Пчелы как индикаторы загрязнения окружающей среды // Вестн. Рос. акад. с-х наук. – 2000. - № 4. - С. 63-65.

148. Соколов А. В., Соколова Е. Н. К состоянию малакофауны и малаконаселения Среднего и Нижнего Амура // Природные ресурсы и экологические проблемы Дальнего Востока : сборник научных трудов по итогам работы межрегиональной научно-практической конференции, посвященной 100-летию А. Н. Нечаева. - Хабаровск, 2007. - С. 167-176.

149. Сонин М.Д. Некоторые биосоциальные аспекты изучения разнообразия паразитических организмов / Сонин М.Д., Безр С.А., Ройтман В.А. // Взаимоотношения паразита и хозяина. – М., ИНПА РАН. – 1999. – С.93-100.

150. Сорокин Н. Д. Микробиологический мониторинг лесных экосистем Сибири при различных антропогенных воздействиях //

- Успехи современной биологии. - 1993. – Т. 113, вып. 2. – С. 131-140.
151. Спирина Е. В. Амфибии как биоиндикационная тест-система для экологической оценки водной среды обитания. - Ульяновск: УлГУ, 2009. – 162 с.
152. Спирина Е. В. Биоиндикация качества окружающей среды // Всероссийский конкурс инновационных проектов «Живые системы». – Киров : Вятский гос. ун-т, 2005. – С. 267-268.
153. Степанов А. М., Черненькова Т. В., Коробов Е. Д. Жужелицы (Coleoptera, Carabidae) как биоиндикаторы // Почвенная фауна и почвенное плодородие: тр. 9-го международного коллоквиума по почв. зоологии. – М., 1987. – С. 493-494.
154. Степанова И. К., Комов В. Т. Накопление ртути в рыбе из водоемов Вологодской области // Экология. - 1997. № 4. - С. 295-299.
155. Стукова О. Ю. Активность МК в донных отложениях Амурского лимана // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи: материалы Всероссийской конференции молодых ученых (24-27 апр. 2007 г.; Улан-Удэ). - Улан-Удэ, 2007. - С. 217-218.
156. Судариков В.Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Скрябин К.И. Трематоды животных и человека. – Т. 16. – 4.1. – М.: Изд-во АН СССР, 1959а. – С. 219-631.
157. Темурьянц Н.А., Владимирский Б.М., Тишкин О.Г. Сверхнизкочастотные электромагнитные сигналы в биологическом мире. Наукова думка, Киев, 1992.- 187 с.
158. Тимофеева Т.Н. Обнаружение трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 (Plagiorchiidae) на территории СССР / Тимофеева Т.Н. // Тр. ГЕЛАН, 1961. – Т.11. – С. 299-302.
159. Токарь О. Е. Фитоиндикация экологического состояния местообитаний водных экосистем // Полевые и экспериментальные исследования биологических систем : сборник тезисов Межвузовской научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых. (16 окт. 2006 г.; Ишим). - Ишим, 2007. - С. 103-106.
160. Трифонова И. С. Биоиндикация и в лимнологическом мониторинге // Биоиндикация в мониторинге пресноводных

экосистем: Избранные доклады Международной конференции (23-27 окт. 2006 г.; Санкт-Петербург). - СПб., 2007. - С. 23-28.

161. Тясто. М.И., Птицына Н.Г., Копытенко Ю.А., Воронов П.М., Копытенко Е.А., Виллорези Дж, Ючки Н. Влияние электромагнитных полей естественного и антропогенного происхождения на частоту появления различных патологий в Санкт-Петербурге. Биофизика.- 1995. - Т.40. - № 4.- С. 839-847.

162. Филков П. В., Коничев А. С. Изменение активности рибонуклеаз моллюска живородка речная (*Viviparus viviparus* L.) при отравлении тяжелыми металлами // Вестн. Моск. гос. обл. ун-та. Сер. Естеств. науки. - 2007. - № 1. - С. 12-17.

163. Ходырев Н. Н. Пресноводные нематоды (Nematoda) как индикаторы сапробности водоемов // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспекты : материалы Всероссийской научной школы (28-30 нояб. 2006 г.; Киров). - Киров, 2006. - С. 12-11.

164. Хотеновский И.А. Семейство *Pleurogenidae* Looss, 1899 // Скрыбин К.И. Трематоды животных и человека. — Т.23. — М.: Наука, 1970. — С.139-306.

165. Цихон-Луканина Е. А. Трофология водных моллюсков. – М. : Изд-во МГУ, 1987. – 221 с.

166. Чихляев, И.В. Гельминты земноводных (*Amphibia*) Среднего Поволжья (фауна, экология). Автореф. дисс... канд. биол. наук. – Ин-т паразитол. РАН. – Москва, 2004. – 20 с.

167. Чугунова М. В. Видовой состав микроскопических грибов как биоиндикатор загрязнения почв тяжелыми металлами // Биогеохим. индикация окруж. среды : тез. докл. к Всесоюз. семинару, посвященному 125-летию со дня рождения В. И. Вернадского (30 марта 1988 г.; Ленинград). - Л., 1988. - С. 59-60.

168. Шапиро И. А. Загадки растения-сфинкса: Лишайники и экологический мониторинг. - Л.: Гидрометеиздат., 1991. – 80 с.

169. Шарпило В.П. Личиночные формы нематод – паразиты рептилий фауны Украинской ССР / Шарпило В.П. // Проблемы паразитологии: Тр. УРНОП, №3. - Киев: Наукова думка, 1964. – С.104-106.

170. Шарпило В.П. Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР. – Киев: Наук.думка. – 1976. – 287 с.

171. Шарпило В.П. Рептилии фауны Украинской ССР как резервуарные и дополнительные хозяева / Шарпило В.П. // Проблемы паразитологии: Тр. IV науч. конф. паразитологов УССР. - Киев: Наукова думка, 1963. - С.104-106.
172. Шарпило В.П., Искова Н.И. Фауна Украины. Трематоды. Выпуск 3. Плагиорхиаты (Plagiorchiata). - Киев: Наук.думка. - 1989. - Т.34, вып.3. - 277 с. Цит.по: Метацицеркарии трематод - паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России / В.Е.Судариков, А.А. Шигин, Ю.В. Курочкин и др.; Отв.ред. В.И. Фрезе. - М.: Наука, 2002. - 298 с.
173. Шевченко Н.Н. Динамика инвазии водных беспозвоночных Северского Донца гельминтами в разные годы / Шевченко Н.Н. // II Всесоюз. симп. по болезням и паразитам водн. беспозвоночных: Тез. докл. (Ленинград, 28-30 янв., 1976). - Л.: Наука, 1976. - С.73.
174. Шевченко Н.Н. К гельминтофауне амфибий долины р. Северского Донца в Харьковской области / Шевченко Н.Н. // Краевая паразитология и природная очаговость трансмиссивных болезней. - Киев: Наукова думка, 1966. - С.159-168.
175. Шевченко Н.Н. О биологическом цикле одной трематоды ужа обыкновенного / Шевченко Н.Н. // Тез. докл. науч. конф ВОГ (Москва, дек., 1958). - М.: АН СССР, 1958. - С.170-171.
176. Шевченко Н.Н. О личинках гельминтов у водных насекомых реки и пойменных водоемов Северского Донца / Шевченко Н.Н. // Докл. АН СССР, 1962. - Т.142. - №4. - С.972-976.
177. Шепелева А.А. Полиморфизм как характерная особенность клинической картины микстинвазий / Шепелева А.А. // Современные наукоемкие технологии. - 2006. - № 3. - С.41-42.
178. Шляхтин Г.В. Функциональное значение озерной лягушки в экосистемах Волгоградского водохранилища / Г.В.Шляхтин, Е.В.Завьялов, Ю.В.Шляхтина, В.Г.Табачишин // Фундаментальные и прикладные аспекты функционирования водных экосистем: проблемы и перспективы гидробиологии и ихтиологии в XXI веке: Мат-лы Всерос.науч.конф. - Саратов: Изд-во Саратов.ун-та. - 2001. - С.199-202.
179. Шмытова Г.Я. Экспериментальное изучение резервуарного паразитизма у нематоды *Ascarops strongylina* (Rud., 1919). / Шмытова Г.Я. // Helminthologia. - 1963. - №4. - С.456-462.

180. Шуйский В.Ф. Зависимость продукции макрозообентоса литорали малых озер от трофических условий и пресса рыб // Современные проблемы гидроэкологии: Материалы международной конференции. - СПб., 1995. - С. 61.
181. Шульц Р.С., Гвоздев Е.В. Основы общей гельминтологии. Т.2. Биология гельминтов. - М.: Наука, 1972. - 516 с.
182. Шумакова Е. А., Лисун Н. М. Определение продуктов метаболизма синезеленых водорослей Шершневского водохранилища с помощью биоиндикатора – ракушковых рачков // Региональная межвузовская научно-техническая секция «Промышленность. Экология. Безопасность» (в рамках 56 Научно-технической конференции студентов, аспирантов, молодых ученых УГИТУ), (9-11 нояб. 2005 г.; Уфа) : материалы конференции. - Уфа, 2005. - С. 138-140.
183. Щипанов Н. А. Охрана природы и фундаментальная экология // Успехи современной биологии. - 1998. - Т. 118, вып. 1. - С. 5-23.
184. Экологический мониторинг. Методы биомониторинга : в 2-х ч. Ч. 2. / под ред. Д. Б. Гелашвили. - Н. Новгород : Изд-во ННГУ, 1995. - 272 с.
185. Экологический мониторинг. Методы биомониторинга: в 2-х ч. Ч. 1. / под ред. Д. Б. Гелашвили. - Н. Новгород : Изд-во ННГУ, 1995. - 192 с.
186. Юрлова Н.И., Бисерков В. Многолетняя динамика сообщества метацеркарий трематод в популяции моллюска *Lymnaea stagnalis* (Gastropoda: Lymnaeidae) в бассейне оз. Чаны (Западная Сибирь) / Юрлова Н.И., Бисерков В. // Проблемы современной паразитологии: Мат. Междунар. конф. и III Паразитол. общ. при РАН. - Ч. II. - С.-Пб., 2003. - С. 203-205.
187. Юшков В.Ф. Гельминты млекопитающих (Insectivora, Lagomorpha, Rodentia, Carnivora) европейского Северо-Востока России (фауна, экология, зоогеография, генезис, практическое значение). Автореф. дис. ... д-ра биол.наук: 03.00.19. / В.Ф.Юшков; РАН, Ин-т паразитологии. - М., 1998. - 42 с.
188. Atkinson, W.D., Shorrocks, B. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. // J. Anim. Ecol. - 1981. - V.50. - P.461-471.

189. Basch P.F., Lie K.J., Heyneman D. Experimental double and triple infection of snails with larval trematodes. //Southeast Asian. J. Trop. Med. Pub. Health. – 1970. – V.1. – P.129-137.
190. Bertman M. [*Diplodiscus subclavatus* (Pallas, 1760) (Trematoda) and *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788) (Acanthocephala) in grass snake – *Natrix natrix* (L.)] // Wiad. Parazytol. – 1993. – V.39(4). – P.405-406.
191. Bertman M. Sezonowa dynamika zarażenia generacjami przywr (Trematoda) błotniarki (*Lymnaea stagnalis* (L.)) w stawach rybnych na terenie rezerwatu “Stawy Milickie”. // Wiad. Parazytol. – 1980. – V.26. – P.23-29.
192. Bertman M., Okulewicz A. [Lizards (*Anguis fragilis* L.) and snakes (*Natrix natrix* (L.)) as new hosts of *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) Travassos 1917 (Nematoda)] // Wiad. Parazytol. – 1987. – V.33(2). – P.209-212.
193. Bertman M., Wojciechowska K. Fauna cercarii ślimaków słodkowodnych zbiorników wodnych Wrocławia i okolic. // Przegl. Zool. – 1974. – V.18. – P.354-359.
194. Blair D. Observations and experiments on some larval trematodes of freshwater snails and fish from southern Iceland. // J. Helminthol. – 1973. – V.47. – P.400-414.
195. Bock D. Cercarien und Parthenitae (Trematoda) aus Süßwasserschnecken des Naturreservates Obedska Bara bei Belgrad (Jugoslawien). // Zool. Jahrb Abt Syst – 1982a. – V.109: – P.211-267.
196. Bourgat R., Kulo S.D. [Research of the life cycle of a Paramphistomidae (Trematoda) of amphibians in Africa (author's transl)] // Ann. Parasitol. Hum. Comp. – 1977. – V.52(1). – P.7-12.
197. Boyer R, Grue CE. The need for water quality criteria for frogs. // Environ Health Perspect. – 1995. – V.103(4). – P.352-357.
198. Byrne C.J., Holland C.V., Kennedy C.R., Poole W.R. Interspecific interactions between Acanthocephala in the intestine of brown trout: are they more frequent in Ireland? // Parasitology. – 2003. – V.127(Pt 4). – P.399-409.
199. Cebrian Emma, Uriz Maria-J., Turon Xavier Sponges biomonitors of heavy metals in spatial and temporal surveys in northwestern Mediterranean: Multispecies comparison // Environ. Toxicol. and Chem.- 2007.- N 11.

200. Chatenet P., Froissard D., Cook-Moreau J. Populations of *Myriophyllum alterniflorum* L. as bioindicators of pollution in acidic to neutral rivers in the Limousin region // *Hydrobiologia*. - 2006. - N 1. - P. 61-65.
201. Cohen, J.E. Food webs and community structure. / In: *Perspectives in ecological theory*. (ed. J. Roughgarden, R.M. May and S.A. Levin). – Princeton, Princeton University Press, 1989. – P.181–202.
202. Combes C, Kechemir N. Nouvelles donnees sur le cycle *Halipegus ovocaudatus* Vulpian, 1860 // *Proc. II European MulticoU. Parasitol.* (Trogir), 1975. - P. 131-134.
203. Combes C. *Ekologia i ewolucja pasoytnictwa*. – PWN, Warszawa, 1999. – 628 p.
204. Cribb T.H., Bray R.A., Littlewood D.T. The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes. // *Int. J. Parasitol.* – 2001. – V.31(9). – P.997-1011.
205. Davoust B., Normand T., Bourry O., Dang H., Leroy E., Bourdoiseau G. Epidemiological survey on gastro-intestinal and blood-borne helminths of dogs in north-east Gabon. // *Onderstepoort. // J. Vet. Res.* – 2008. – 75(4). – P.359-64.
206. Du Toit C.A., Scholtz C.H., Hyman W.B. Prevalence of the dog nematode *Spirocerca lupi* in populations of its intermediate dung beetle host in the Tshwane (Pretoria) Metropole, South Africa. // *Onderstepoort. J. Vet. Res.* – 2008. – V.75(4). – P.315-321.
207. Düşen S. Helminths of the two mountain frogs, banded frog, *Rana camerani* Boulenger, 1886 and Uludağ frog *Rana macrocnemis* Boulenger, 1885 (Anura: Ranidae), collected from the Antalya province. // *Türkiye Parazitol. Derg.* – 2007. – V.31(1). – P.84-88.
208. Eklund B. Development of a growth inhibition test with the marine and brackish water red alga *Ceramium tenuicorne* // *Mar. Pollut. Bull.* - 2005.- N 9. - P. 921-930.
209. Ellison, A.M., Gotelli, N.J., Brewer, J.S., Liane, D., Cochran-Stafira, J.M., Kneitel, T.E., Miller, T.E., Worley, A.C., Zamora, R. Carnivorous plants as model in ecological systems. // *Advances in Ecological. Research.* – 2002. – V.33. – P.1–74.
210. Esch G.W. Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrachids from oligotrophic and eutrophic ecosystems // *American Midland Naturalist.* – 1971. – V.86. – P.160-168.

211. Esch G.W., Curtis L.A., Barger M.A. A perspective on the ecology of trematode communities in snails // *Parasitology*. – 2001. – V.123. – S57-S75.
212. Faltýnková A. Larval trematodes (Digenea) in molluscs from small water bodies near Ceske Budejovice, Czech Republic // *Acta Parasitologica*. – 2005. – V.50 (1). – P.49-55.
213. Faltýnková A., Haas W. Larval trematodes in freshwater molluscs from the Elbe to Danube rivers (South-East Germany): before and today. // *Parasitology Research*. – 2006. – V.99. – P.572–582.
214. Faltýnková A., Nasincová V., Kablásková L. Larval trematodes (Digenea) of the great pond snail, *Lymnaea stagnalis* (L.), (Gastropoda, Pulmonata) in Central Europe: a survey of species and key to their identification. // *Parasite*. – 2007. – V.14(1). – P.39-51.
215. Fernandez-de-Mera I.G., Gortazar C., Vicente J., Höfle U., Fierro Y. Wild boar helminths: risks in animal translocations. // *Vet. Parasitol.* – 2003. – V.115(4). – P.335-341.
216. Fredensborg B.L., Poulin R. Larval helminths in intermediate hosts: does competition early in life determine the fitness of adult parasites? // *Int. J. Parasitol.* – 2005. – V.35(10). – P.1061-1070.
217. Fujino, T., Yamada, M., Ichikawa, H., Fried, B., Arizono, N., and Tada, I. Rapid expulsion of the intestinal trematodes *Echinostoma trivolvis* and *E. caproni* from C3H/HeN mice after infection with *Nippostrongylus brasiliensis*. // *Parasitology Research*. – 1996. – V.82. – P.577–579.
218. Ganzorig S., Batsaikhan N., Samiya R., Morishima Y., Oku Y., Kamiya M. A second record of adult *Ascarops strongylina* (Rudolphi, 1819) (Nematoda: Spirocercidae) in a rodent host. // *J. Parasitol.* – 1999. – V.85(2). – P.283-285.
219. Garard C. Structure and temporal variation of trematode and gastropod communities in a freshwater ecosystem. // *Parasite*. – 2001. – V.8. – P.275-287.
220. Gems D. Longevity and ageing in parasitic and free-living nematodes. // *Biogerontology*. – 2000. – V.1(4). – P.289-307.
221. Goldwasser, L., Roughgarden, J. Construction and analysis of a large Caribbean food web. // *Ecology*. – 1993. – V.74. – P.1216–1233.

222. Goumghar M.D., Abrous M., Ferdonnet D., Dreyfuss G., Rondelaud D. Prevalence of *Haplometra cylindracea* infection in three species of Lymnaea snails in central France. // Parasitol. Res. – 2000. – V.86(4). – P.337-339.
223. Grabda-Kazubska B. Studies on abbreviation of life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frohlich, 1791) and *O.rastellus* (Ollson, 1876) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. – 1968/1969. – Vol.16. fasc.20/27. – P.249-269.
224. Grabda-Kazubska B. Studies on the life-cycle of *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800) (Trematoda, Plagiorchiidae) // Ibid. – 1970. – Vol.18, fasc. 45. – P.497-512.
225. Grabda-Kazubska B. Life cycle of *Pleurogenes claviger* (Rudolplii, 1819) (Trematoda: Pleurogenidae) // Acta. Parasitol. Polon. – 1971. – V.19. – P.337-348.
226. Guñgan J.-F., Morand S., Poulin R. Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology // Thomas F., Renaud F., Guègan J.-F. Parasitism and Ecosystems. – Oxford University Press, 2005. – 221 p. – P. 22-42.
227. Hall M.C. Problems in veterinary parasitology in the United States // J. Am. Vet. Med. Ass. – 1929. – V.75. – P.319-327.
228. Hamann M.I., Kehr A.I., González C.E. Species affinity and infracommunity ordination of helminths of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in two contrasting environments from northeastern Argentina. // J. Parasitol. – 2006. – V.92(6). – P.1171-1179.
229. Harvey James, Harwell Linda, Summers J. Kevin Contaminant concentrations in whole-body fish and shellfish from US estuaries // Environ. Monit. And Assess. - 2008. - N 1-3. - P. 403-412.
230. Haury J., Peltre M.-C., Trémolières M. A new method to assess water trophy and organic pollution – the Macrophyte Biological Index for Rivers (IBMR): Its application to different types of river and pollution // Hydrobiologia. - 2006. - N 1. - P. 153-158.- 07.10-04A2.199.
231. Hendriks W.M. Observations on the routes of infection of *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongylidae) in amphibia. // Z. Parasitenkd. – 1983. – V.69(1). – P.119-126.

232. Henke S.E., Pence D.B., Bryant F.C. Effect of short-term coyote removal on populations of coyote helminths. // J. Wildl. Dis. – 2002. – V.38(1). – P.54-67.
233. Hewitt G. River quality investigations.Part 1.Some diversity & biotic indices //J.Biol.Educ.-1991 -V.25, N1 - P.44-52.
234. Hoerer E., Dreyfuss F., Herzeberg M. Carotenemia, Skin colour and diabetes mellitus // Acta diabetol.lat. - 1975. – Vol. 12, N 3-4. - P. 202-207.
235. Holt, R.D. A biogeographical and landscape perspective on within-host infection dynamics. Microbial Biosystems // New Frontiers. Proceedings of the 8th International Symposium on Microbial Ecology. – Canada Society for Microbial Ecology. – Halifax (ed. C. R. Bell, M. Brylinsky, and P. Johnson-Green). – 1999.
236. Horak P. Developmentally regulated expression of surface carbohydrate residues on larval stages of the avian schistosome *Trichobilharzia szidati*. // Folia Parasitol. (Praha). – 1995. – V.42(4). – P.255-265.
237. Huxham M., Raffaelli D., Pike A. The influence of *Cryptocotyle lingua* (Digenea: Platyhelminthes) infections on the survival and fecundity of *Littorina littorea* (Gastropoda: Prosobranchia). // J. Exp. Mar. Biol. Ecol – 1993. – V.168. – P.223-238.
238. Huxham, M., Raffaelli, D., Pike, A. Parasites and food web patterns. // Journal of Animal Ecology. – 1995. – V.64. – P.168–176.
239. Iorio, S.L., Fried, B., and Hosier, D.W. Concurrent infections of *Echinostoma caproni* and *Echinostoma trivolvis* in ICR mice. // International Journal for Parasitology – 1991. – V.21. – P.715–717.
240. Jenne E. A. Controls of Mn, Fe, Co, Ni and Zn concentrations in soils and water; the significant role of hydrous manganese and iron oxides // Trace inorganic in water. Advances in Chem. Ser. – Washington, 1968. – Vol. 73. - P. 337-387.
241. Jourdane J. [Study of the mechanisms of rejection in incompatible mollusk-schistosome pairs from infestations by means of a natural route or by microsurgical transplantations of parasitic stages] // Acta Trop. – 1982. – V.39(4). – P.325-335.
242. Karatoy E., Soylu E. [Metazoan parasites of bream (*Abramis brama* Linnaeus, 1758) in Lake Durusu (Terkos)] // Turkiye. Parazitol. Derg. – 2006. – V.30(3). – P.233-238.

243. Karvonen A., Savolainen M., Seppala O., Valtonen E.T. Dynamics of *Diplostomum spathaceum* infection in snail hosts at a fish farm. // Parasitol. Res. – 2006. – V.99. – P.341-345.
244. Keas B.E., Blankespoor H.D. The prevalence of cercariae from *Stagnicola emarginata* (Lymnaeidae) over 50 years in Northern Michigan. // J.Parasitol. – 1997. – V.83. – P.536-540.
245. Khalil L.F. On the capture and destruction of miracidia by *Chaetogaster limnaei* (Oligochaeta). // J. Helminthol. – 1961. – V.35. – P.269-274.
246. Koprivnikar J., Poulin R. Interspecific and intraspecific variation in cercariae release. // J. Parasitol. – 2009. – V.95. – P.14-19.
247. Kostuk K. A., Chow-Freser P. Development of the wetland zoobenthos index (WZBI) to evaluate degree of human disturbance in Great Lakes coastal wetlands // Annual Conference of the International Association for Great Lakes Research «Great Lakes in a Changing Environment», Windsor, May 22-26, 2006: Abstracts. Ann Arbor (Mich). - 2006.- P. 100-101.
248. Lagrue C., Poulin R. Intra- and interspecific competition among helminth parasites: effects on *Coitocaecum parvum* life history strategy, size and fecundity. // Int. J. Parasitol. – 2008. – V.38(12). – P.1435-1444.
249. Lambert-Servien E., Clemenceau G., Gabory O. Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France // Hydrobiologia. - 2006. - N 1. - P. 107-115.
250. Lawler, S.P. Species richness, species composition and population dynamics of protists in experimental microcosms. // Journal of Animal Ecology. – 1993. – V.62. – P.711–719.
251. Leaper, R., Huxham, M. Size constraints in a real food web: predator, parasite and prey body-size relationships. // Oikos. – 2002. – V.99. – P.443–456.
252. Leaper, R., Raffaelli, D. Defining the abundance-body size constraint space: data from a real food web. // Ecology Letters. – 1999. – V.2. – P.191–199.
253. Liang-Sheng Y. A review of the trematode genus *Encyclometra* Baylis and Cannon, 1924. // J. Helminthol. – 1958. – V.32(1-2). – P.99-114.

254. Littlewood D.T.J., Bray R.A. Interrelationships of the Platyhelminthes. – CRC, New York. – 2001. – 356 p.
255. Lockyer A.E., Jones C.S., Noble L.R., Rollinson D. Trematodes and snails: an intimate association. // *Can. J. Zool.* – 2004. – V.82. – P.251-269.
256. Lohmann K., Johnsen S. The neurobiology of magnetoreception in vertebrate animals // *Trends in Neurosciences.* – . 2000. – N 23. – P.153-159.
257. Loy C., Haas W. Prevalence of cercariae from *Lymnaea stagnalis* snails in a pond system in southern Germany. // *Parasit. Res.* – 2001. – V.87. – P.878-882.
258. Lyholt H.C.K., Buchmann K. *Diplostomum spathaceum*: effects of temperature and light on cercarial shedding and infection of rainbow trout. // *Dis. Aquat. Org.* – 1996. – V.25. – P.169-173.
259. Manga-González Y., González-Lanza C., Kanev I. *Lymnaea truncatula*, intermediate host of some Plagiorchiidae and Notocotylidae species in León, nw Spain. // *J. Helminthol.* – 1994. – V.68(2). – P.135-141.
260. Mata-López R., León-Règagnon V. *Gorgoderina festoni* n. sp. (Digenea: Gorgoderidae) in Anurans (Amphibia) from Mexico. // *Syst. Parasitol.* – 2005. – V.62(3). – P.185-190.
261. Meece, J.K., Nollen, P.M. A comparison of the adult and miracidial stages of *Echinostoma paraensei* and *E. caproni*. // *Int. J. Parasitology.* – 1996. – V.26. – P.37–43.
262. Memmott, J., Martinez, N.D., Cohen, J.E. Predators, parasitoids and pathogens: species richness, trophic generality and body sizes in a natural food web. // *Journal of Animal Ecology.* – 2000. – V.69. – P.1–15.
263. Mirzayans A., Halim R. Parasitic infection of *Camelus dromedarius* from Iran. // *Bull. Soc. Pathol. Exot. Filiales.* – 1980. – V.73(4). – P.442-445.
264. Moore, J. Parasites and the Behavior of animals. – Oxford, Oxford University Press, 2002.
265. Morand S., Pointier J.P., Theron A. Population biology of *Schistosoma mansoni* in the black rat: host regulation and basic transmission rate. // *Int. J. Parasitol.* – 1999. – V.29(5). – P.673-684.

266. Morley N.J., Adam M.E., Lewis J.W. The role of *Bithynia tentaculata* in the transmission of larval digeneans from a gravel pit in the Lower Thames Valley. // J. Helminthol. – 2004. – V.78. – P.129-135.
267. Moukrim A., Rondelaud D. Evolution de la charge parasitaire chez *Lymnaea truncatula* Müller infesté par *Haplometra cylindracea* Müller Zeder et *Fasciola* sp. // Bull. Soc. fr. parasitol. – 1992. – №1. – P. 43-50.
268. Mouritsen K.N. The *Hydrobia ulvae*-*Maritrema subdolum* association: influence of temperature, salinity, light, water-pressure and secondary host exudates on cercarial emergence and longevity. // J. Helminthol. – 2002. – V.76. – P.341-347.
269. Mouritsen, K. N., Poulin, R. Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. // Parasitology – 2002. – V.124. – S.101–S117.
270. Muñoz-Antoli, C., Trelis, M., Espert, A., Toledo, R., and Esteban, J.G. Study of *Euparyphium albuferensis* and *Echinostoma friedi* (Trematoda: Echinostomatidae) antagonistic interactions in the experimental definitive host. // Helminthologia. – 2004. – V.41. – P.81–84.
271. Mylonakis M.E., Rallis T., Koutinas A.F. Canine spirocercosis. // Compend. Contin. Educ. Vet. – 2008. – V.30(2). – P.111-116.
272. Nganga C.J., Karanja D.N., Mutune M.N. The prevalence of gastrointestinal helminth infections in pigs in Kenya. // Trop. Anim. Health. Prod. – 2008. – V.40(5). – P.331-334.
273. Norris R.H., Georges A. Design and analysis for assessment of water quality //Limnol. Austral -Dordrecht etc.,1986 -P.555-572.
274. Nunez-Nogueira Gabriel, Rainbow Philip S., Smith Brian D.J. Assimilation efficiency of zinc and cadmium in the decapod crustacean *Penaeus indicus* // Exp. Mar. Biol. And Ecol. - 2006. – N 1. - P. 75-83.
275. Okulewicz A. [*Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) Travassos, 1917 – a new parasite of the sand lizzard (*Lacerta agilis* L.)] // Wiad. Parazytol. – 1976. – V.22(3). – P.297-301.
276. Permin A., Yelifari L., Bloch P., Steenhard N., Hansen N.P., Nansen P. Parasites in cross-bred pigs in the Upper East region of Ghana. // Vet. Parasitol. – 1999. – V.87(1). – P.63-71.

277. Pilecka-Rapacz M., Sobecka E. Parasitic nematodes of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus* L., 1758) from warm-water canal of a power plant in Szczecin, Poland. // *Wiad. Parazytol.* – 2008. – V.54(3). – P.213-216.
278. Pimm, S.L. *Food Webs.* – New York: Chapman and Hall, 1982.
279. Pojmaska T., Grabda-Kazubska B. Janicki's cercomer theory and the current views on the evolution and phylogeny of Platyhelminths. // *Wiad. Parazytol.* – 1985. – V.31. – P.431-446.
280. Pokora Z. Wybrane aspekty układu pasożyt-żywciciel na przykładzie ślimaków płucodysznych zarażonych przez stadia rozwojowe przywr digenetycznych. // *Przegl. Zool.* – 1990– V.34. – P.7-23.
281. Polis, G.A., Strong, D.R. Food web complexity and community dynamics. // *American Naturalist.* – 1996. – V.147. – P.813–846.
282. Poulin R. Interactions between species and the structure of helminth communities. // *Parasitology.* – 2001. – V.122 Suppl. – S3-11.
283. Poulin R., Valtonen E.T. Interspecific associations among larval helminths in fish. // *Int. J. Parasitol.* – 2001. – V.31(14). – P.1589-1596.
284. Price P.W. *Evolutionary biology of parasites.* – Princeton: Princeton University Press, 1980. – 237 p.
285. Probert A.J. Studies on larval trematodes infecting the freshwater molluscs of Llangorse Lake, South Wales. II. The *Gymnocephalous* cercariae. // *J. Helminthol.* – 1965b. – V.39. – P.53-66.
286. Probert A.J. Studies on larval trematodes infecting the freshwater molluscs of Llangorse Lake, South Wales. I. The *Xiphidio-* and *Microcercous* cercariae. // *J. Helminthol.* – 1965a. – V.39. – P.35-52.
287. Probert A.J. Studies on larval trematodes infecting the freshwater molluscs of Llangorse Lake, South Wales. III. The *furcocercariae*. // *J. Helminthol.* – 1966a. – V.40. – P.91-114.
288. Probert A.J. Studies on the incidence of larval trematodes infecting the fresh water molluscs of Llangorse Lake, South Wales. // *J. Helminthol.* – 1966b. – V.40. – P.115-130.
289. Pullan R.L., Bethony J.M., Geiger S.M., Correa-Oliveira R., Brooker S., Quinell R.J. Human helminth co-infection: No evidence of common genetic control of hookworm and *Schistosoma mansoni*

- infection intensity in a Brazilian community. // Int. J. Parasitol. – 2009. – PMID: 19699204 [PubMed- as supplied by publisher]
290. Raghavan N., Miller A.N., Gardner M., FitzGerald P.C., Kerlavage A.R., Johnston D.A., Lewis F.A., Knight M. Comparative gene analysis of *Biomphalaria glabrata* hemocytes pre- and post-exposure to miracidia of *Schistosoma mansoni*. // Mol. Biochem. Parasitol. – 2003. – V.126(2). – P.181-191.
291. Rees F.G. An investigation into the occurrence, structure, and life-histories of the trematode parasites of four species of *Lymnaea* (*L. trunculata* (Mall.), *L. peregra* (Mall.), *L. palustris* (Mall.), and *L. stagnalis* (Linn.), and *H. jenkinsi* (Smith) in Glamorgan and Monmouth. // Proc. Zool. Soc. London. – 1932. – V.1. – P.1-32.
292. Reversat J., Leducq R., Marin R., Renaud F. A new methodology for studying parasite specificity and life cycles of trematodes. // Int. J. Parasitol. – 1991. – V.21(4). – P.467-469.
293. Rinas M.A., Nesnek R., Kinsella J.M., Dematteo K.E. Fatal aortic aneurysm and rupture in a neotropical bush dog (*Speothos venaticus*) caused by *Spirocerca lupi*. // Vet. Parasitol. – 2009. – V.19.
294. Rondelaud D., Vignoles P., Abrous M., Dreyfuss G. The definitive and intermediate hosts of *Fasciola hepatica* in the natural watercress beds in central France. // Parasitol. Res. – 2001. – V.87(6). – P.475-478.
295. Ruchin A.B., Ryzhov M.K. On the diet of the marsh frog (*Rana ridibunda*) in the Sura and Moksha Watershed, Mordovia // Adv. in Amphibien Res. In the Former Soviet Union. – 2002. – V.7. – P. 137–205.
296. Saeed I., Al-Barwari S.E., Al-Harmni K.I. A metazoan parasitological research of some Iraqi amphibians. // Turkiye. Parazitol. Derg. – 2007. – V.31(4). – P.337-345.
297. Saglam N., Arikan H. Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey. // Dis. Aquat. Organ. – 2006. – V.72(3). – P.253-260.
298. Sanchis V., Roig J.M., Carretero M.A., Roca V., Llorente G.A. Host-parasite relationships of *Zootoca vivipara* (Sauria: Lacertidae) in the Pyrenees (North Spain). // Folia. Parasitol. (Praha). – 2000. – V.47(2). – P.118-122.

299. Sapp K.K, Loker E.S. Mechanisms underlying digenean-snail specificity: role of miracidial attachment and host plasma factors. // J. Parasitol. – 2000. – V.86(5). – P.1012-1019.
300. Saraswat R., Sujata R., Mazumder A. Foraminifers as indicators of marine pollution: a culture experiment with *Rosalina leeri* // Mar. Pollut. Bull. - 2004. – N 1-2. - P. 91-96.
301. Sasikumar Geetha, Krishnakumar P. K., Bhat G. S. Monitoring trace metal contaminants in green mussel, *Perna viridis* from the coastal waters of Karnataka, Southwest Coast of India // Arch. Environ. Contam. and Toxicol. - 2006. - N 2. - P. 206-214.
302. Sato H., Suzuki K., Yokoyama M. Visceral helminths of wild boars (*Sus scrofa leucomystax*) in Japan, with special reference to a new species of the genus *Morgascaridia* Inglis, 1958 (Nematoda: Schneidernematidae). // J. Helminthol. – 2008. – V.82(2). – P.159-168.
303. Shina A., Gross I., Lifshitz A. Carotenoids of the invertebrates of the Red Sea (Eilat shore) II. Carotenoid pigments in the gonads of the sea urchin *Tripneustes gratila* // Comp. Biochem. and Physiol. – 1978. - Vol. 61, N 1. - P. 123-128.
304. Shukerova S.A., Kirin D. Helminth communities of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Cypriniformes, Cyprinidae) from Srebarna Biosphere Reserve, Bulgaria. // J. Helminthol. – 2008. – V.82(4). – P.319-323.
305. Skirnisson K., Galaktionov K.V., Kozminsky E.V. Factors influencing the distribution of digenetic trematode infections in a mudsnail (*Hydrobia ventrosa*) population inhabiting salt marsh ponds in Iceland. // J. Parasitol. – 2004. – V.90. – P.50-59.
306. Sladeczek V. System of water quality from the biological point of view // *Ergebn. der Limnol. H. 7. Arsh. fur Hydrobiol. Beiheft. 7.* 1973.3
307. Soroka M. Age structure and sex ratio of *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionidae) from Konin reservoirs (Poland) // *Foll. Mall.* – 2000. – Vol. 8(3). – P. 239–244.
308. Sousa W.P. Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites / W.P. Sousa // *Ecol. Monogr.* – 1993. – V. 63. – № 2. – P. 103-128.

309. Sousa W.P. Interspecific interactions among larval trematode parasites of freshwater and marine snails / W.P. Sousa // *American Zoologist*. – 1992. – V. 32. – № 4. – P. 583-592.
310. Souza de C.P., Jannotti-Passos L.K., de Freitas J.R. Degree of host-parasite compatibility between *Schistosoma mansoni* and their intermediate molluscan hosts in Brazil. // *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. – 1995. – V.90(1). – P.5-10.
311. Sukhdeo M.V. K., Hernandez A.D. Food web patterns and the parasite's perspective // Thomas F., Renaud F., Guègan J.-F. *Parasitism & Ecosystems*. – Oxford University Press, 2005. – 221 p.
312. Thieltges D.W., Rick J. Effect of temperature on emergence, survival and infectivity of cercariae of the marine trematode *Renicola roscovita* (Digenea: Rencolidae). // *Dis. Aquat. Org.* – 2006. – V.73. – P.63-68.
313. Timon-David J. Role des insect comme hotes intermediaires dans les cycles des Trematodes digenétiques // *Proceed. of the Tenth. Inter. Congr. of Entomology, 1958*. – V.3. – P.657-662.
314. Toledo R., Muajoz-Antolija C., Pacrez M., Esteban J.G. Larval trematode infections in freshwater gastropods from the Albufera Natural Park in Spain. // *J. Helminthol.* – 1998. – V.72. – P.79-82.
315. Torrisi M., Rimet F., Cauchie H.M. Bioindication par les diatomées épilithiques et epiphytes dans la rivière Sûre (Luxembourg) // *Bot.* - 2006. - N 1. - p. 39-48.
316. Traversa D., Avolio S., Modrý D., Otranto D., Iorio R., Aroch I., Cringoli G., Milillo P., Albrechtová K., Mihalca A.D., Lavy E. Copromicroscopic and molecular assays for the detection of cancer-causing parasitic nematode *Spirocerca lupi*. // *Vet. Parasitol.* – 2008. – V.157(1-2). – P.108-116.
317. Tucker, G. Species presence // *Agri-environmental indicators for sustainable agriculture in Europe/ Ed. D.M. Wascher*. – Tilburg : ECNC, 2000. – P. 103-113.
318. Van-Balogh K. Heavy metal pollution from a point source demonstrated bei mussel (*Unio pictorum* L.) at Lake Balaton, Hungary // *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* – 1988. – P. 910-914.
319. Vayrynen T., Siddal R., Valtonen E.T., Taskinen J. Patterns of trematode parasitism in lymnaeid snails from northern and central Finland. // *Ann. Zool. Fenn.* – 2000. – V.37. – P.189-199.

320. Vignoles P., Rondelaud D., Dreyfuss G. The populations of *Galba truncatula*, known for their natural infections with *Haplometra cylindracea* (Digenea, Plagiorchioidea), are better intermediate hosts for metacercarial production of *Fasciola hepatica*. // Parasitol. Res. – 2007. – V.100(6). – P.1371-1373.
321. Vojtkova L. Beitrag zur Kenntnis Entwicklungszyklus von *Cyathocotile prussica* Muhling, 1896 (Trematoda, Cyathocotylidae) // Vestnik Čs.spol.zool. – 1962. – Sv.26. – S.25-30.
322. Vojtkova L. Beitrag zur Kenntnis der Helminthofauna der Wasserwirbellosen. I. Trematoden der Familien Lecithodendriidae Odhner, 1911, Plagiorchidae Lihe, 1901, Gorgoderidae, Looss, 1905 // Vest. cs. spol. zool. – 1970. – V.34. – P. 317-333.
323. Vojtkova L. Beitrag zur Kenntnis der Helminthofauna der Wasserwirbellosen. II. Zweiter Teil der Trematodenlarven // Vest. cs. spol. zool. – 1971. – V.35. – P.136-145.
324. Vojtkova L. Motolice obojžojvelniku ČSSR. I. Dospele motolice // Folia Fac. Natur.Univ. Purk. Brun. – 1974. – 133 p.
325. Wajdi N. The predation of *Schistosoma mansoni* by the *Oligochaete annelid* Chaetogaster. // J. Helminthol. – 1964. – V.38. – P.391-392.
326. Ward Richard J. S., McCrohan Catherine R. Influence of aqueous aluminium on the immune system of the freshwater crayfish *Pacifastacus leniusculus* // Aquat. Toxicol. - 2006. – N 2. - P. 222-228.
327. Webster J.P., Davies C.M. Coevolution and compatibility in the snail-schistosome system. // Parasitology. – 2001. – V.123. – S.41-56.
328. Wikgren B.J. Studies on Finnish larval flukes with a list of known Finnish adult flukes (Trematoda: Malacotylea). // Ann. Zool. Fenn. – 1956 – V.91. – P.1-106.
329. Wisniewski W.L. Characterisation of the parasite fauna of an eutrophic lake (Parasitofauna of the biocoenosis of Druzno Lake – Part I) // Acta Parasitologica Polonica. –1958. – V.6. – P.1-64.
330. Yacob H.T., Ayele T., Fikru R., Basu A.K. Gastrointestinal nematodes in dogs from Debre Zeit, Ethiopia. // Vet. Parasitol. – 2007. – V.148(2). – P.144-148.
331. Yamamoto N., Kon M., Saito T., Maeno N., Koyama M., Sunaoshi K., Yamaguchi M., Morishima Y., Kawanaka M. [Prevalence

- of intestinal canine and feline parasites in Saitama Prefecture, Japan] // Kansenshogaku. Zasshi. – 2009. – V.83(3). – P.223-228.
332. Yildirimhan H.S., Altunel F.N., Uğurtaş I.H. [Helminth parasites of *Hyla arborea* (Linnaeus, 1758) (tree frog) collected from Bursa, Edirne and Sakarya] // Türkiye Parazitol. Derg. – 2006. – V.30(1). – P.56-58.
333. Yildirimhan H.S., Oz M. Helminth fauna of *Lycisalamandra billae* (Franzen & Klewen) (Luschan salamander) collected from Antalya. // Türkiye Parazitol. Derg. – 2008. – V.32(4). – P.390-392.
334. Yildirimhan H.S., Sahin R. [The helminth fauna of *Emys orbicularis* (European pond turtle) (Linnaeus, 1758) living in freshwater.] // Türkiye Parazitol. Derg. – 2005. – V.29(1). – P.56-62.
335. Yoshino T.P., Boyle J.P., Humphries J.E. Receptor-ligand interactions and cellular signalling at the host-parasite interface. // Parasitology. – 2001. – V.123 Suppl. – S.143-157.
336. Żbikowska E. Digenea species in chosen populations of freshwater snails in northern and central part of Poland. // Wiad. Parazytol. – 2007. – V.53(4). – P.301-308.
337. Żbikowska E. Interakcje w układzie żywicieli-pasożyt między błotniarkami *Lymnaea stagnalis* i przywrami z gatunków: *Diplostomum pseudospathaceum*, *Echinoparyphium aconiatum*, *Plagiorchis elegans*. – Wydawnictwo UMK, Toruń, 2006. – 134 p.
338. Żbikowska E., Żbikowski J. E. Differences in shell shape of naturally infected *Lymnaea stagnalis* (L.) individuals as the effect of the activity of digenetic trematode larvae // Journal of Parasitology. – 2005. – V.91. – № 5. – P. 1046-1051.
339. Zdun W. (1959) Cercariae from *Coretus corneus* (L.) in the environments of Warszawa. // Acta Parasitol Pol. – 1959. - №7. – P.95–115.

Для заметок

Романова Е.М., доктор биологических наук, профессор кафедры биологии, ветеринарной генетики, паразитологии и экологии

Игнаткин Д.С., кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, ветеринарной генетики, паразитологии и экологии

Романов В.В., кандидат технических наук, доцент кафедры информатики

Шадыева Л.А., кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, ветеринарной генетики, паразитологии и экологии

Шленкина Т.М., кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии, ветеринарной генетики, паразитологии и экологии

Биологический контроль окружающей среды в зонах повышенной антропогенной нагрузки

Коллективная монография. – Ульяновск: УГСХА, 2015. -240 с.

Подписано в печать _____

Формат 60x90/16 Бумага офсетная

Гарнитура Times New Roman. Усл. печ. л. 15

Тираж 500 Заказ _____

Адрес издателя: 432017, г. Ульяновск,
бульвар Новый Венец, 1