

ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА
НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ДМИТРИЄВА ІВАННА ГЕОРГІЇВНА

УДК: 597.6-036.1

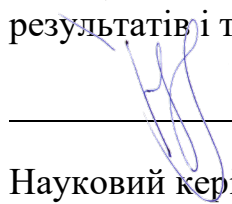
ДИСЕРТАЦІЯ

**ГЕЛЬМІНТИ ОЗЕРНОЇ ЖАБИ (*PELOPHYLAX RIDIBUNDUS*):
СУЧАСНИЙ СКЛАД ФАУНИ ТА ОСОБЛИВОСТІ УГРУПОВАНЬ**

Спеціальність 091 – Біологія
(09 – Біологія)

Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело


_____ І. Г. Дмитрієва

Науковий керівник Кузьмін Юрій Ігорович, доктор біологічних наук, провідний науковий співробітник

Київ - 2025

АНОТАЦІЯ

Дмитрієва І. Г. Гельмінти озерної жаби (*Pelophylax ridibundus*): сучасний склад фауни та особливості угруповань. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 – «Біологія». Інститут зоології імені І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, 2025.

Дисертаційна робота присвячена встановленню сучасного складу та структури гельмінтофауни *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) на матеріалі з території України; характеристиці інфраугруповань гельмінтів *P. ridibundus* та пошуку залежності між параметрами інфраугруповань зі статтю та розмірами тіла хазяїв; дослідженню взаємодії популяцій гельмінтів у інфраугрупованнях за допомогою статистичних методів та інтерпретації результатів відповідно до наявних відомостей про біологічні особливості видів гельмінтів та хазяїна, а також характеристиці компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus*, порівнянню параметрів угруповань залежно від типів популяцій хазяїв з комплексу «*Pelophylax esculentus*» та встановленню географічних та екологічних особливостей у складі та структурі компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus*.

Дослідження проводили на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, Україна). Збір та визначення амфібій здійснювали за участі колег з Інституту та інших установ у травні–жовтні з 2016 по 2024 роки у 29 локалітетах на території України. Видову ідентифікацію хазяїв проводили на основі морфологічних ознак. Досліджували амфібій з комплексу «*P. esculentus*»: *P. ridibundus* (R), *P. esculentus* (E), *P. lessonae* (L) у складі вибірок, які представляли батьківські (R, L) чи змішані (RE, LE) популяції; основну частину хазяїв (за винятком двох вибірок) становили дорослі особини.

Проводили повне гельмінтологічне дослідження хазяїв, зокрема, їхніх внутрішніх органів, порожнини тіла, шкіри та м'язів хазяїв. Ідентифікацію

гельмінтів здійснювали за морфологічними ознаками на тимчасових препаратах після просвітлення у лактофенолі, або на постійних препаратах після фарбування частини матеріалу (цестооди, трематоди) карміном та гематоксиліном за Майером, а також на основі молекулярних даних (отримання послідовностей нуклеотидів окремих ділянок геномної ДНК, зокрема генів *18S* та *28S* ядерної рибосомальної ДНК та гену *cox1* мітохондріальної ДНК).

З метою отримання сучасної інформації про склад та структуру фауни гельмінтів *P. ridibundus*, а також про характерні особливості їх угруповань, проведено гельмінтологічне дослідження 456 особин зелених жаб комплексу «*P. esculentus*», у тому числі 371 озерних жаб (*P. ridibundus*), 73 гібридних форм *P. esculentus* та 12 ставкових жаб (*P. lessonae*). В ході проведення дослідження зібрано та ідентифіковано більше 50 тисяч екземплярів гельмінтів.

Трапляння та чисельність гельмінтів в популяціях та угрупованнях визначали за параметрами екстенсивності інвазії, інтенсивності інвазії та індексу рясності з вказуванням довірчих інтервалів (95%) у програмі Quantitative Parasitology (QP) 3.0 (Bush et al., 1997; Rózsa et al., 2000; Reiczigel et al., 2019; Reiczigel, 2003); значення екстенсивності інвазії порівнювали із застосуванням безумовного точного тесту (Reiczigel et al., 2008), значення індексу рясності – bootstrap t-тесту у програмі QP 3.0.

Інфраугруповання гельмінтів для різних статей хазяїв характеризували за допомогою видового багатства та чисельності та порівнювали з використанням критерію Манна-Уїтні в програмі PAST 3.10 (Hammer, 1999–2015); кореляцію параметрів інфраугруповань з розмірами тіла хазяїв виявляли за допомогою коефіцієнту кореляції Спірмена в програмі PAST 3.10. Статистичний аналіз спільного паразитування в інфраугрупованнях гельмінтів проводили методом виявлення попарних міжвидових асоціацій між траплянням видів у хазяїні та між чисельністю інфрапопуляцій у хазяїні (Ludwig & Reynolds, 1988) за допомогою Хі-квадрат (χ^2) тесту, мережі співіснування «co-occurrence network» (packages «cooccur» (Griffith et al., 2016), «visNetwork»

(Almende et al., 2021)) та коефіцієнту кореляції Спірмена в програмах Ms Excel 2019, PAST 3.10 та у програмному середовищі R (R Core Team, 2022). Для отриманих значень міжвидових асоціацій гельмінтів проводили корекцію на множинне тестування за Холмом (Aickin & Gensler, 1996) у програмному середовищі R.

Компонентні угруповання гельмінтів характеризували за видовим багатством (фактичне значення, розраховані значення за методами *Chao1*, *bootstrap* та *jackknife* (Poulin, 1998)) та показниками різноманіття та розподілу видів із застосуванням індексів Пієлу, Шеннона, Сімпсона ($1-\lambda$) та Бергера-Паркера (Peet, 1974; Kunakh et al., 2023) у програмі PRIMER 6 (Clarke & Gorley, 2006). Попарне порівняння значень індексів рясності в компонентних угрупованнях гельмінтів проводили за індексом Брея-Кертиса з попередньою трансформацією ($\log X+1$) та стандартизацією (samples by total) даних у програмі PRIMER 6. Візуалізацію подібності між компонентними угрупованнями проводили за допомогою кластерного аналізу методом «group average» та використовуючи графіки неметричного багатовимірного шкалювання (nMDS); відмінності між групами угруповань уточнювали з використанням процедур SIMPER та ANOSIM у програмі PRIMER 6. Для загальної характеристики ступеню антропогенної трансформації локалітетів використовували шкалу урбанізації, запроповану Європейською Комісією з питань регіональної та міської політики (Dijkstra & Poelman, 2014), розрізняючи локалітети за межами населених пунктів, на межі або в межах населених пунктів, окремо сільського та міського типів.

Встановлено, що у *P. ridibundus* в дослідженому матеріалі наявні щонайменше 39 видів гельмінтів, в тому числі 25 видів трематод (Platyhelminthes: Trematoda), 10 видів нематод (Nematoda: Chromadorea), 2 види цестод (Platyhelminthes: Cestoda) та 2 види акантоцефалів (Acanthocephala: Palaeacanthocephala). Морфологічну ідентифікацію 10 видів гельмінтів підтверджено молекулярними методами. Три знайдені види – нематоди

Rhabdias esculentarum Cipriani, Mattiucci, Paoletti, Santoro & Nascetti, 2012 та *Strongyloides spiralis* Grabda-Kazubska, 1978, а також цестода *Ophiotaenia saphena* Osler, 1931 – вперше зареєстровані у фауні України. Переважна більшість видів гельмінтів, виявлених в озерної жаби, є гетероксенними паразитами; лише нематоди з родини *Cosmocercidae* та роду *Oswaldocruzia* є моноксенними. Більшість виявлених видів (72%) використовують амфібій як дефінітивних хазяїв; їхніми проміжними хазяями є пов'язані з водним середовищем членистоногі та/або молюски. Для 11 видів гельмінтів (28%) амфібії є проміжними або паратенічними хазяями, а їхніми дефінітивними хазяями слугують рептилії, птахи або ссавці. Різноманіття життєвих циклів гельмінтів озерної жаби свідчить про багатство її трофічних зв'язків у біоценозах.

З метою встановлення особливостей інфрагруповань гельмінтів, пов'язаних з віком хазяїна, було визначено кореляцію між розмірами тіла озерних жаб та основними чисельними параметрами інфрагруповань гельмінтів – видовим багатством та чисельністю. В аналізі використано об'єднану вибірку, що складала 361 особину хазяїв (201 самець, 160 самок). На значній за розміром вибірці було підтверджено, що обидва параметри позитивно корелюють із розмірами тіла жаб, тобто хазяї більшого розміру та, відповідно, старшого віку, мають більшу кількість видів та екземплярів гельмінтів. Показано, що найбільший внесок у цю кореляцію вносять нематода *Icosiella neglecta* та трематода *Codonoccephalus urniger* (на стадії метацеркарії); на нашу думку, це пов'язано з відносно довгою тривалістю їх життя та здатністю накопичуватися в організмі хазяїв. Вірогідну кореляцію чисельності гельмінтів із розмірами тіла хазяїв також встановлено для більшості видів трематод, що паразитують у травному тракті амфібій. Це, ймовірно, пов'язано зі збільшенням у раціоні живлення дорослих жаб частки членистоногих – проміжних хазяїв трематод. Порівняння параметрів інфрагруповань для різних статей амфібій в об'єднаній вибірці показало, що і видове багатство, і

чисельність гельмінтів є вищими в інфрагрупованнях самців жаб, ніж самок. Виявлення причин цих відмінностей потребує окремого дослідження.

Для дослідження міжвидової взаємодії гельмінтів у інфрагрупованнях *P. ridibundus* було використано об'єднану вибірку гельмінтів з 201 особини жаб, зібраних у північних регіонах України – Волинській, Рівненській, Житомирській та Київській областях. В аналіз включено 9 видів гельмінтів, які заражали не менше 15% хазяїв у вибірці. Виявлено позитивні асоціації між трематодами родини Pleurogenidae (*Pleurogenes claviger*, *Prosotocus confusus*, *Pleurogenoides medians*), які пояснюються подібністю їх життєвих циклів та трансмісії в амфібій. Два з цих видів (*P. confusus* та *P. medians*) виявили позитивні асоціації з нематодою *I. neglecta*, яка, ймовірно, пояснюється однаковою тенденцією до збільшення екстенсивності інвазії всіх трьох видів зі збільшенням розмірів тіла хазяїна – крупніші хазяї з більшою ймовірністю заражені всіма цими видами. Натомість виявлену негативну асоціацію між нематодами *I. neglecta* та *C. ornata* можна пояснити зменшенням екстенсивності інвазії останнім видом у крупних жаб і, відповідно, нижчою ймовірністю одночасної присутності цих видів в хазяїні. Вірогідність позитивних асоціацій між парою видів *I. neglecta* та *P. medians* (p -значення скоректоване методом Холма = 0,00463645) та *P. claviger* і *P. medians* (p -значення скоректоване методом Холма = 0,001162368) було підтверджено із застосуванням корекції на множинне тестування.

Міжвидові асоціації за чисельністю в інфрапопуляціях видів (міжвидові коваріації) визначали за допомогою коефіцієнта кореляції Спірмена. Виявлена позитивна асоціація між трематодами *P. confusus* та *P. medians* найбільш ймовірно пояснюється подібністю їх життєвих циклів та участю одних й тих самих проміжних хазяїв у зараженні амфібій. Позитивна асоціація між трематодами *Opisthioglyphe ranae* та *Diplodiscus subclavatus* може бути пояснена подібною, порівняно більш інтенсивною циркуляцією цих видів в амфібіях завдяки диксеним життєвим циклам. Негативна асоціація між

нематодою *C. ornata* та трематодою *D. subclavatus* найбільш ймовірно пов'язана зі спільною локалізацією цих паразитів (задня частина кишківника, ректум) в хазяїні та конкуренцією між ними. Причини деяких виявлених міжвидових асоціацій наразі не мають очевидних обґрунтувань та потребують окремого дослідження. Такими є, приміром, негативні асоціації скреблянки *Acanthocephalus ranae* з трематодою *C. urniger* та нематодою *C. ornata*.

Основні характеристики компонентних угруповань гельмінтів проаналізовані на 20 вибірках хазяїв, що склалися виключно з *P. ridibundus*. Встановлено, що видове багатство в компонентних угрупованнях загалом залежить від інтенсивності прояву антропогенної трансформації екосистем – показником якого нами було обрано ступінь урбанізації. Найнижче видове багатство очікувано спостерігалось в урбоценозах (в середньому 4,6 видів), найвище – у вибірках за межами населених пунктів (в середньому 5,9 видів). Водночас, значення індексів різноманіття в угрупованнях з урбоценозів виявилися неочікувано високими, близькими до таких в угрупованнях з природних екосистем і вищими за такі в угрупованнях з околиць міст та населених пунктів сільського типу. Ймовірним поясненням цього може бути майже однаково низька чисельність компонентних популяцій всіх видів гельмінтів у вибірках з урбоценозів, і, як наслідок, висока рівномірність у розподілі чисельності видів, в той час, як у менш трансформованих екосистемах виявлено чітко виражені домінуючі за чисельністю види.

Аналіз подібності між вибірками гельмінтів жаб з комплексу «*P. esculentus*» з використанням індексу Брея-Кертиса, методів ANOSIM та SIMPER, кластерного аналізу та nMDS показав, що компонентні угруповання гельмінтів з різних типів популяцій хазяїв не утворюють кластерів відповідно до складу популяцій. Наприклад, компонентні угруповання гельмінтів з популяцій озерної жаби (тип R) не мали вірогідних відмінностей від таких зі змішаних популяцій озерних жаб та гібридних особин (тип RE) – ANOSIM $R=0,028$; $p=0,56$. Отже, тип популяції хазяїв з комплексу «*P. esculentus*» не є

визначальним чинником у формуванні подібностей та відмінностей між компонентними угрупованнями гельмінтів; на склад та структуру угруповань гельмінтів *Pelophylax* spp. більшою мірою впливають інші чинники, такі, на нашу думку, як умови зовнішнього середовища та історія формування угруповання.

Водночас, аналіз подібностей між угрупованнями гельмінтів *P. ridibundus* виявив існування принаймні двох груп, відрізнених за складом угруповань та чисельністю популяцій окремих видів. Перша група («північна» або Поліська) включала вибірки з півночі Київської області, Києва та Житомирської області. Друга група («південна») складалась із вибірок з півдня Київської області, а також з Миколаївської, Кіровоградської та Дніпропетровської областей. Відмінності між цими групами були значними і вірогідними за результатом ANOSIM ($R=0,72$; $p=0,002$). Найбільш очевидним внеском у відмінності між групами є наявність видів *Pleurogenes loossi*, *R. esculentorum* та *S. erinaceieuropaei* у південній групі та їх відсутність у північній. Окрім того, види *C. urniger* та *C. ornata* у досліджених вибірках мали вірогідно більшу чисельність та екстенсивність інвазії у південних популяціях хазяїна, а види *D. subclavatus*, *I. neglecta* та *P. confusus* – у північних. Таким чином, зроблено висновок про існування принаймні двох фауністичних комплексів гельмінтів озерної жаби на території України.

Наукова новизна роботи полягає в отриманні актуальних даних щодо складу та структури фауни гельмінтів *P. ridibundus* на території України, зокрема у виявленні трьох нових для фауни країни видів – нематод *Rhabdias esculentorum* та *Strongyloides spiralis*, та цестоди *Ophiotaenia saphena*. Вперше охарактеризовано інфраугруповання гельмінтів озерної жаби, виявлено вірогідні відмінності у зараженні самців та самок, вперше досліджено міжвидові асоціації гельмінтів. Вперше досліджено компонентні угруповання гельмінтів озерної жаби; показано, що вони не відрізняються достовірно від угруповань зі змішаних популяцій (озерні жаби та гібридні особини). Виявлено

достовірні відмінності між угрупованнями з північних та південних вибірок амфібій, показано існування принаймні двох фауністичних комплексів гельмінтів озерної жаби в Україні. Продemonстровано, що видове багатство у компонентних угрупованнях гельмінтів озерної жаби залежить від ступеня антропогенної трансформації екосистем (урбанізації). Виявлено, що показники (індекси) різноманіття гельмінтів в угрупованнях з урбоценозів є неочікувано високими і наближаються до таких у природних екосистемах.

Практична цінність роботи полягає в тому, що її результати можуть бути використані для подальшого моніторингу процесів у складі та структурі гельмінтофауни озерної жаби в центральній частині її ареалу, що зумовлені кліматичними змінами та впливом антропогенної трансформації середовища. Використані в роботі характеристики та параметри угруповань гельмінтів з різних типів екосистем можуть слугувати індикаторами стану екосистем та популяцій хазяїна. Результати роботи стали частиною виконання наступних грантових програм та планових тем:

- 1) планова тема III-56-21 «Склад і структура фауністичних комплексів і угруповань гельмінтів хребетних в умовах змін клімату і антропогенної трансформації екосистем» (Державний реєстраційний номер 0121U100699) у межах розділу 2 «Особливості угруповань гельмінтів амфібій та рептилій в екосистемах різних типів»;
- 2) конкурсний проєкт Національного фонду досліджень України №2023.03/0068 «Паразити і шосте вимирання: дослідження стану угруповань популяцій паразитів модельних груп тварин в умовах сучасної кризи біорізноманіття»;
- 3) грантовий проєкт НАН України №0121U111976 «Створення генетичної бази даних паразитів фонових видів амфібій та рептилій території України»;
- 4) індивідуальний грант від European Molecular Biology Organization (EMBO) №5447-2023 «Investigation of helminth diversity of green frogs *Pelophylax* spp. and common frog *Rana temporaria* in Lithuania».

Матеріали роботи можуть бути використані під час викладання таких навчальних курсів, як «Паразитологія», «Гельмінтологія» та «Екологія тварин». Всі зібрані та зафіксовані зразки гельмінтів були додані до колекції відділу паразитології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Ключові слова: озерна жаба, *Pelophylax*, *P. ridibundus*, гельмінти, гельмінтофауна, угруповання, інфраугруповання, компонентні угруповання, видове багатство, індекси різноманіття, міжвидові асоціації.

ANNOTATION

I. G. Dmytrieva. Helminths of the marsh frog (*Pelophylax ridibundus*): present faunal composition and characteristics of communities. – Qualifying scientific work printed as a manuscript.

The dissertation for a scientific degree of the Doctor of Philosophy on the specialty 091 – «Biology». I. I. Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2025.

The dissertation aims to determine the current composition and structure of the helminth fauna of *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) based on the material from Ukraine; to characterize the helminth infracommunities in *P. ridibundus*, and identify the relations between the parameters of infracommunities and the host body size and gender; to investigate the interactions of helminth populations in the infracommunities using statistical methods and analyze the results based on available information on the biology of helminth and host species; to characterize the helminth component communities in *P. ridibundus*, to compare the parameters of communities depending on the type of host population in «*Pelophylax esculentus*» complex; and to identify geographical and ecological traits in the composition and structure of helminth component communities of *P. ridibundus*.

The research was conducted at the I. I. Shmalhausen Institute of Zoology of the National Academy of Sciences of Ukraine (Kyiv, Ukraine). From May to October 2016–2024, amphibians were collected and identified in 29 localities in Ukraine. The hosts were identified based on their morphological characters. Amphibians from the «*P. esculentus*» complex – *P. ridibundus* (R), *P. esculentus* (E), *P. lessonae* (L) – were examined in the samples representing parental (R, L) or mixed (RE, LE) populations. The majority of the hosts (with the exception of two samples) were adult individuals.

We performed a helminthological investigation of the hosts, including their internal organs, body cavities, skin and muscles. Helminths were identified by morphological data (either on the temporary slides after clearing in lactophenol or on

the permanent slides (for cestodes and trematodes) stained with carmine and Mayer's hematoxylin), and by molecular data (obtaining the partial nucleotide sequences of the nuclear ribosomal *18S* and *28S* genes, and mitochondrial *cox1* genes).

In order to obtain current data on the composition and structure of the helminth fauna of *P. ridibundus*, as well as the characteristics of helminth communities, we examined 456 individuals of green frogs «*P. esculentus*»: 371 marsh frogs (*P. ridibundus*), 73 edible frogs (*P. esculentus*), and 12 pool frogs (*P. lessonae*). Over 50.000 helminth specimens were collected and identified during the study.

We estimated the occurrence and abundance of helminths in populations and communities by calculating the prevalence and the intensity of infection, the mean abundance, and their 95% confidence intervals in the Quantitative Parasitology (QP) v. 3.0 software (Bush et al., 1997; Rózsa et al., 2000; Reiczigel et al., 2019; Reiczigel, 2003); a comparison of the prevalence values was performed by the unconditional exact test (Reiczigel et al., 2008), the bootstrap t-test was used for comparison of mean abundance values, using QP 3.0.

The helminth infracommunities in separate host genders were characterized by the species richness and abundance, and compared using the Mann–Whitney U test in the PAST v. 3.10 software (Hammer, 1999–2015); the correlation between the species richness and abundance in the infracommunities and the host size was identified based on the Spearman's correlation coefficient in the same program. The statistical analysis of helminth species co-occurrence was performed by revealing the pairwise interspecific associations between the prevalence and abundance of species in the host (Ludwig & Reynolds, 1988), using the chi-square (χ^2) test, «co-occurrence network» (packages «cooccur» (Griffith et al., 2016), «visNetwork» (Almende et al., 2021)), and the Spearman's correlation coefficient in Ms Excel 2019, PAST v. 3.10, and R software (R Core Team, 2022). For interspecific associations, the *p*-values were adjusted for multiple testing using Holm's method (Aickin & Gensler, 1996) in R software.

Helminth component communities were characterized by the species richness (observed value, the *Chao1*, *bootstrap*, and *jackknife* estimators (Poulin, 1998)), and species diversity using the Pielou, Shannon, Simpson ($1-\lambda$), and Berger-Parker indices (Peet, 1974; Kunakh et al., 2023) using the PRIMER 6 software (Clarke & Gorley, 2006). Helminth component communities were compared by the mean abundance values using the matrix of Bray-Curtis index (before the analysis, the data were $\log X+1$ transformed and standardized (samples by total)) in the PRIMER 6 software. The results were visualized by cluster analysis («group average» method) and the non-metric multidimensional scaling (nMDS) plots; dissimilarities between communities were estimated using the ANOSIM and SIMPER routines in PRIMER 6 software. In order to classify the level of anthropogenic transformation of studied localities, we applied the approach proposed by the European Commission Directorate General for Regional and Urban Policy (Dijkstra & Poelman, 2014); the localities were distinguished by the degree of urbanization as follows: outside settlements, in the vicinities of and inside rural areas, towns, and cities.

In the studied sample of *P. ridibundus*, we found at least 39 helminth species from four taxonomic groups: 25 trematodes (Platyhelminthes: Trematoda), 10 nematodes (Nematoda: Chromadorea), 2 cestodes (Platyhelminthes: Cestoda), and 2 acanthocephalans (Acanthocephala: Palaeacanthocephala). Morphological identification of 10 helminth species was confirmed by molecular methods. Three species – the nematodes *Rhabdias esculentorum* Cipriani, Mattiucci, Paoletti, Santoro & Nascetti, 2012, and *Strongyloides spiralis* Grabda-Kazubska, 1978, and the cestode *Ophiotaenia saphena* Osler, 1931 – were recorded for the first time in Ukraine. Most helminth species found in the marsh frog are heteroxenous parasites, with the exception of monoxenous nematodes belonging to the family Cosmocercidae and the genus *Oswaldocruzia*. The majority of the recorded species (72%) reach maturity in amphibian hosts; their intermediate hosts are aquatic arthropods and/or molluscs. Eleven species (28%) use amphibians as intermediate or paratenic hosts, with reptiles, birds, and mammals serving as definitive hosts. Thus, the variety of marsh

frog helminth life cycles reflects the wide range of its trophic connections in the ecosystems.

In order to examine the relations between the parameters of helminth infracommunities and the host age, we determined the correlation between the body size of frogs and helminth species richness and abundance. For this analysis, we used a sample of 361 frogs (201 males and 160 females). Both helminth species richness and abundance demonstrated a positive correlation with host body size. In other words, larger and, accordingly, older frogs harboured a higher number of helminth species and specimens. The greatest contribution to this correlation belonged to the nematode *Icosiella neglecta* and the trematode *Codonocephalus urniger* (at the metacercarial stage), which may be explained by the relatively long lifetime of these helminths and their ability to accumulate in the definitive host. A significant correlation between helminth abundance and amphibian body size was also found for most trematode species dwelling in the digestive tract of the frogs. In our opinion, this may be due to the increasing proportion of arthropods (trematode intermediate hosts) in the diet of adult amphibians. A comparison of the parameters of helminth infracommunities between male and female frogs showed that both species richness and abundance values were significantly higher in males. The reason for such a difference needs further investigation.

We investigated the co-occurrence of helminth species in the infracommunities in a sample of 201 marsh frogs, collected in the northern part of the study area (the Volyn, Rivne, Zhytomyr, and Kyiv Regions in Ukraine). The analysis was performed for nine helminth species with an infection prevalence of 15% or higher in the sample. Possible biological grounds of some species interactions are suggested. The positive interspecific associations were found among trematodes of the family Pleurogenidae (*Pleurogenes claviger*, *Prosotocus confusus*, *Pleurogenoides medians*), which may be explained by their similar life cycles and transmission routes in amphibians. Two species (*P. confusus* and *P. medians*) showed positive association with the nematode *I. neglecta*, which might be caused by a

similar tendency of these three species to increase the infection prevalence in larger hosts. In contrast, a negative association of nematodes *I. neglecta* and *C. ornata* may be explained by decreasing the infection prevalence of the latter species in larger frogs, and, therefore, a lower chance of these nematodes to meet in the same frog individuals. Positive associations of *I. neglecta* and *P. medians* (p -adjusted = 0.00463645), as well as *P. claviger* and *P. medians* (p -adjusted = 0.001162368) were confirmed by the multiple testing correction.

The positive interspecific associations by helminth abundance were identified using Spearman's correlation coefficient. A positive association found between trematodes *P. confusus* and *P. medians* is most likely due to these species sharing the same individuals of second intermediate hosts as the intake pathways in amphibians. A positive association between trematodes *Opisthioglyphe ranae* and *Diplodiscus subclavatus* may be related to their active transmission in the ecosystem as dioxenous parasites. A negative association between the nematode *C. ornata* and the trematode *D. subclavatus* is probably caused by their shared site in the host; both species inhabit the rectum, which may lead to interspecific competition. For some associations found in this study (such as a negative association of the acanthocephalan *Acanthocephalus ranae* with the trematode *C. urniger* and the nematode *C. ornata*) we found no obvious biological explanation; such cases of associations could be precisely examined in further studies.

The helminth component communities were analyzed in 20 host samples consisting of *P. ridibundus*. Helminth species richness in component communities was found to depend on the intensity of anthropogenic transformation of ecosystems (indicated by us as the urbanization degree). The lowest species richness was observed in highly urbanized ecosystems (4.6 species on average), while the highest value was recorded in samples collected from sites outside settlements (5.9 species on average). Meanwhile, the diversity indices in helminth communities from highly urbanized ecosystems were unexpectedly high – their values were close to those in natural ecosystems and were higher than those in the vicinities of settlements. In our

opinion, this may be due to low abundance in all the helminth component populations from highly urbanized ecosystems; that forms the greater evenness of the species distribution (whereas helminth species with high abundances were found in the communities from the moderately urbanized ecosystems).

Helminth component communities in host samples of «*P. esculentus*» complex were compared using the Bray-Curtis index; similarities and differences between communities were estimated by the ANOSIM and SIMPER routines, and showed in cluster and nMDS plots. It was found that helminth component communities from different host populations did not share clusters based on the population type. For example, helminth communities in *P. ridibundus* samples (R-type) showed no significant differences from those in mixed populations (RE-type) – ANOSIM $R=-0.028$; $p=0.56$. Therefore, we came to conclusion that the host population type in «*P. esculentus*» complex does not specify similarities and dissimilarities in helminth component communities. The composition and structure of helminth communities are rather determined by other factors, such as environmental changes, than by the genetic structure of the host population.

Meanwhile, we identified at least two groups of helminth communities from *P. ridibundus* samples: the first group (the «northern» or «Polissia» group) included samples collected in Kyiv, the northern part of the Kyiv Region, and in Zhytomyr Region; the second group (the «southern» group) included samples from the southern part of the Kyiv Region, as well as from the Mykolaiv, Kirovohrad, and Dnipropetrovsk Regions. Significant dissimilarities between the groups were confirmed by ANOSIM ($R=0.72$; $p=0.002$). Helminths distinguishing the «southern» group of communities included *Pleurogenes loossi*, *R. esculentarum* and *S. erinaceieuropaei* that were found only in this group, as well as *C. urniger* and *C. ornata* that had significantly higher prevalence and abundance there. On the other hand, *D. subclavatus*, *I. neglecta* and *P. confusus* were significantly more prevalent and abundant in the «northern» group, contributing to the differences between two

groups. Thus, we conclude that there are at least two faunistic complexes of helminths of *P. ridibundus* in Ukraine.

The scientific novelty of this study includes obtaining up-to-date information on the composition and structure of *P. ridibundus* helminth fauna in Ukraine, reporting three new species for the first time in the country – the nematodes *Rhabdias esculentorum*, *Strongyloides spiralis*, and the cestode *Ophiotaenia saphena*. For the first time, helminth infracommunities of the marsh frog were analyzed; significant differences in infection parameters between male and female hosts were found, helminth co-infections were investigated. For the first time, helminth component communities of *P. ridibundus* were analyzed, it was found that they do not differ significantly from communities in mixed populations (RE-type). Significant differences between helminth communities from northern and southern localities in the study were found; the existence of at least two faunistic complexes of the marsh frog helminths in Ukraine was suggested. It was shown that helminth species richness in component communities of the marsh frog depends on the anthropogenic transformation of ecosystems (urbanization). It was found that helminth diversity indices in communities from urban ecosystems were unexpectedly high and resembled those in natural ecosystems.

The practical value of this study allows to apply results to the further monitoring of changes in *P. ridibundus* helminth fauna in central part of the host distribution range, which are caused by climate change or urbanization. The parameters of helminth communities in different types of ecosystems that were used in the present study, may serve as indicators of the state of ecosystems and host populations. The results of this study are implemented to the following grants and long-term research programmes:

- 1) long-term research program III-56-21 «Composition and structure of helminth faunistic complexes in vertebrate hosts under climate change and anthropogenic transformation of ecosystems» (registration number 0121U100699), section 2

- «Characteristics of amphibian and reptile helminth communities in different types of ecosystems»;
- 2) project of the National Research Foundation of Ukraine №2023.03/0068 «Parasites and the sixth extinction: a study of the state of parasite communities and populations in model animal groups under the current biodiversity decline»;
 - 3) grant project of the National Academy of Sciences of Ukraine №0121U111976 «Genetic database of helminths of the common species of amphibians and reptiles from the territory of Ukraine»;
 - 4) individual grant of the European Molecular Biology Organization (EMBO) №5447-2023 «Investigation of helminth diversity of green frogs *Pelophylax* spp. and common frog *Rana temporaria* in Lithuania».

The results of this study can contribute to the educational courses such as Parasitology, Helminthology, and Animal Ecology. All collected helminth specimens are stored in the collection of the I. I. Schmalhausen Institute of Zoology of National Academy of Sciences of Ukraine.

Keywords: marsh frog, *Pelophylax*, *P. ridibundus*, helminths, helminth fauna, communities, infracommunities, component communities, species richness, diversity indices, interspecific associations.

Список публікацій здобувачки, в яких опубліковані основні наукові результати дисертації

У виданнях, які включені до міжнародних наукометричних баз даних:

- 1) Achatz, T. J., **Dmytrieva, I.**, Kuzmin, Y., & Tkach, V. V. (2019). Phylogenetic position of *Codonocephalus* (Digenea, Diplostomoidea), a unique diplostomid with progenetic metacercariae. *Journal of Parasitology*, 105(5), 821-826. **Q3** doi: 10.1645/19-108 (особистий внесок: збір та систематизація первинних даних для аналізу, написання окремих частин статті).
- 2) Kuzmin, Y., **Dmytrieva, I.**, Marushchak, O., Morozov-Leonov, S., Oskyrko, O., & Nekrasova, O. (2020). Helminth species and infracommunities in frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in northern Ukraine. *Acta Parasitologica*, 65(2), 341-353. **Q3** doi: 10.2478/s11686-019-00164-3 (особистий внесок: аналіз літературних джерел, збір та систематизація первинних даних для аналізу, інтерпретація результатів, написання окремих частин статті).
- 3) Kuzmin, Y., **Dmytrieva, I.**, Svitin, R. (2023). *Icosiella neglecta* (Nematoda, Onchocercidae) in Ukraine: Occurrence, Hosts, Morphological and Molecular Characterisation. *Zoodiversity*, 57(1), 75-92. **Q3** doi: 10.15407/zoo2023.01.075 (особистий внесок: збір та систематизація первинних даних для аналізу, написання окремих частин статті).
- 4) Marushchak, O., Syrota, Y., **Dmytrieva, I.**, Kuzmin, Y., Nechai, A., Lisitsyna, O., & Svitin, R. (2024). Helminths found in common species of the herpetofauna in Ukraine. *Biodiversity Data Journal*, 12(1), e113770. **Q2** doi: 10.3897/BDJ.12.e113770 (особистий внесок: збір та систематизація первинних даних для аналізу, отримання послідовностей нуклеотидів окремих ділянок ДНК, написання окремих частин статті).

У виданнях, які включені до переліку наукових фахових видань України:

- 5) Кузьмін, Ю. І., Світін, Р. С., **Дмитрієва, І. Г.**, Марущак, О. Ю., Некрасова, О. Д., & Сирота, Я. Я. (2024). Гельмінти озерної жаби (*Pelophylax ridibundus*) з території Ржищівської територіальної громади. В А. Куземко, Ю. Куцоконь & О. Василюк (Ред.), *Наукові праці Екологічної дослідницької станції «Глибокі Балики», підрозділу ГО «МЕУ». Біорізноманіття Ржищівської міської об'єднаної територіальної громади* (62-72). Чернівці: Друк Арт. (особистий внесок: збір та систематизація первинних даних для аналізу, написання окремих частин статті).

Публікації, які засвідчують апробацію результатів дисертації:

- 6) **Дмитрієва, І. Г.** (2017). Порівняльні дослідження угруповань гельмінтів популяцій озерної жаби *Pelophylax ridibundus* (Amphibia: Ranidae) з двох водойм Київської області. Збірник тез доповідей конференції молодих дослідників-зоологів. Київ, Україна, 6.
- 7) **Dmytrieva, I., & Kuzmin, Y.** (2017). *Investigation of helminth communities of marsh frog, Pelophylax ridibundus, (Amphibia: Anura) from urbanised territories in Kyiv Oblast, Ukraine.* Збірник тез доповідей конференції Українського наукового товариства паразитологів. Львів, Україна, 90.
- 8) **Дмитрієва, І.** (2018). Дослідження угруповань гельмінтів окремих популяцій *Pelophylax spp.* (Amphibia: Ranidae) на території Українського Полісся. Збірник тез доповідей конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології». Львів, Україна, 187-188.
- 9) **Дмитрієва, І., & Кузьмін, Ю.** (2018). Дослідження угруповань гельмінтів *Pelophylax spp.* (Amphibia: Ranidae) на півночі України. Збірник тез доповідей конференції молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки/BioScience Advances». Київ, Україна, с 167-168.

- 10) **Дмитрієва, І. Г., & Кузьмін, Ю. І.** (2019). *Гельмінти *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) та *P. kl. esculentus* (Amphibia: Ranidae) у північній частині України. Збірник тез доповідей конференції молодих дослідників-зоологів. Київ, Україна, 9.*
- 11) **Dmytriieva, I.** (2023). *Helminth species co-occurrence in marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Amphibia: Ranidae) in Ukraine.* Conference of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology book of abstracts. Tartu, Estonia, 30.
- 12) **Dmytriieva, I., Marushchak, O., Svitin, R., & Syrota, Y.** (2023). *Current studies of helminth parasites from Ukrainian amphibians: from molecules to communities.* International life sciences conference The COINS book of abstracts. Vilnius, Lithuania, 154.
- 13) Svitin, R., Syrota, Y., Kuzmin, Y., Marushchak, O., **Dmytrieva, I.,** Nechai, A., & Lisitsyna, O. (2023). *Particular records of helminths from common species of herpetofauna of Ukraine. Version 1.8.* Ukrainian Nature Conservation Group (NGO). Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2025-07-27. doi: 10.15468/v45tya
- 14) **Dmytriieva I., Kuzmin Y.** (2023). *Helminth communities of the marsh frog *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) from Telbyn and Tyahle lakes in Kyiv city.* Збірник тез доповідей конференції молодих дослідників-зоологів. Київ, Україна, 25-26.
- 15) **Dmytrieva, I.** (2024). *Helminth diversity in *Pelophylax* spp. and *Rana temporaria* in Lithuania.* XV Slovak and Czech Parasitology Days Conference «Parasites of 21 Century» book of abstracts. Tesáre, Slovakia, 29.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ.....	2
ANNOTATION.....	11
ВСТУП.....	24
РОЗДІЛ 1. ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ.....	32
1.1. Перші свідчення про гельмінтів амфібій в Україні.....	32
1.2. Дослідження гельмінтофауни зелених жаб в Україні – узагальнені дані з великих територій.....	33
1.3. Уточнення видового складу гельмінтофауни амфібій та ревізія окремих таксонів.....	36
1.4. Вивчення гельмінтів окремих представників комплексу « <i>Pelophylax esculentus</i> » в Україні.....	38
1.5. Гельмінти <i>Pelophylax</i> spp.: дослідження на суміжних територіях.....	41
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	47
2.1. Пункти збору матеріалу, хазяї.....	47
2.2. Методи гельмінтологічних досліджень хазяїв.....	51
2.3. Методи морфологічної ідентифікації гельмінтів.....	55
2.4. Методи молекулярної ідентифікації гельмінтів.....	56
2.5. Методи статистичного аналізу популяцій та угруповань гельмінтів.....	61
2.5.1. Методи дослідження популяцій.....	61
2.5.2. Методи дослідження інфраугруповань.....	62
2.5.3. Методи дослідження компонентних угруповань.....	63

РОЗДІЛ 3. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ.....	65
3.1. Видовий склад гельмінтофауни <i>P. ridibundus</i> в досліджених регіонах.....	65
3.1.1. Acanthocephala (Palaeacanthocephala).....	65
3.1.2. Platyhelminthes (Cestoda).....	67
3.1.3. Platyhelminthes (Trematoda).....	71
3.1.4. Nematoda (Chromadorea).....	104
3.2. Результати молекулярно-генетичних досліджень, ідентифікація гельмінтів молекулярними методами.....	119
3.3. Структура гельмінтофауни <i>P. ridibundus</i>	121
3.4. Основні характеристики інфраугруповань гельмінтів <i>P. ridibundus</i>	127
3.5. Аналіз спільного паразитування видів гельмінтів в інфраугрупованнях.....	132
3.6. Аналіз компонентних угруповань гельмінтів <i>P. ridibundus</i>	141
3.7. Порівняння угруповань гельмінтів з різних типів популяцій <i>Pelophylax</i> spp.....	151
3.8. Географічні відмінності в угрупованнях гельмінтів <i>P. ridibundus</i>	158
ВИСНОВКИ.....	165
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	167
ДОДАТКИ.....	196

ВСТУП

Актуальність теми. В останні десятиліття кліматичні зміни та посилення антропогенного впливу призвели до суттєвого погіршення стану екосистем – явища, яке загалом описується як глобальна криза біорізноманіття. Вона, зокрема, відобразилася у збідненні складу фаун та угруповань тварин, а також у зміні ареалів окремих видів та проникненні інвазійних видів в нові для них екосистеми (Marcogliese, 2023).

Амфібії є найбільш загрозливою та чутливою до змін навколишнього середовища групою хребетних тварин (Howard & Bickford, 2014; Catenazzi, 2015). Чисельність популяцій багатьох видів скорочується через глобальне потепління, фрагментацію середовищ існування, техногенне забруднення, зміну землекористування, а також через захворювання, спричинені різними патогенами – від вірусів та грибів до паразитів (Kiesecker et al., 2001; Daszak et al., 2003; Stuart et al., 2004; Pounds et al., 2006; Tytar et al., 2023). Захворювання, спричинені паразитами, зазвичай, не є єдиною причиною зменшення чисельності амфібій, однак, у поєднанні з іншими біотичними та абіотичними чинниками, гельмінти можуть істотно впливати на стан популяцій хазяїв (Bower et al., 2018).

Паразити є важливими та невід’ємними компонентами будь-яких біоценозів, які не лише впливають на життєздатність популяцій хазяїв, а й слугують індикаторами змін стану екосистем (Marcogliese, 2005; Hudson et al., 2006). Вважається, що вплив кризи біорізноманіття на угруповання гельмінтів є загалом негативним, проте характер цього впливу важко передбачити (Marcogliese, 2023). Тому вивчення різноманіття, поширеності та чисельності паразитів в екосистемах є важливим для накопичення фактичних даних про вплив кризи біорізноманіття на фауну та угруповання гельмінтів.

Популяції амфібій у біоценозах вирізняються великою кількістю трофічних зв’язків, оскільки амфібії є водночас широко спеціалізованими

хижаками та частиною харчового раціону багатьох хижих хребетних тварин. Це є основою для існування значного різноманіття гельмінтів, які використовують амфібій як проміжних, паратенічних та дефінітивних хазяїв (Koprivnikar et al., 2012).

Тому амфібії є зручним об'єктом для дослідження фауни та екології їх паразитів. Однак, лише деякі види амфібій здатні зберігати свою чисельність та поширення в умовах біоценотичної кризи, а тому можуть бути модельними для сучасних паразитологічних досліджень. В Україні перспективною групою для таких досліджень є зелені жаби роду *Pelophylax* Fitzinger, 1843. Вони широко поширені, пов'язані з наземним та водним середовищем і, як наслідок, мають найбільш багату видами та різноманітну гельмінтофауну. Зважаючи на найширше поширення озерної жаби *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) на території України та її толерантність до антропогенної трансформації екосистем (Писанець, 2007), саме цей вид був обраний нами для вивчення сучасної фауни гельмінтів та еколого-паразитологічних досліджень.

Фауністичні дослідження гельмінтів амфібій в Україні активно проводилися переважно протягом ХХ століття. Склад гельмінтофауни амфібій, включно з *P. ridibundus*, в Україні є загалом встановленим завдяки дослідженням, що охопили як окремі локалітети (Гребницький, 1872; Тимофеев, 1900; Власенко, 1930; Биховський, 1932; Іваницький, 1940; Волгар-Пастухова, 1959), так і значні за площею території у Київській та Черкаській областях (Мазурмович, 1951), на сході країни (Шевченко, 1963), у західних регіонах (Мазурмович, 1963), а також в межах українського Полісся (Магуза, 1972). Результати фауністичних досліджень лягли в основу узагальнюючих робіт, де було представлено детальну інформацію про поширення, морфологію, біологію та таксономію гельмінтів амфібій або окремих їх груп (Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989). Однак, зважаючи на чутливість амфібій до змін в екосистемах, сучасний склад та структура гельмінтофауни озерної жаби в

центральної частині її ареалу, зокрема в Україні, потребують оновленого вивчення.

Об'єкт дослідження. Об'єктом дослідження є гельмінти озерної жаби (*Pelophylax ridibundus*), популяції, інфрагрупування та компонентні угруповання гельмінтів.

Предмет дослідження. Предметом дослідження є екстенсивність інвазії, чисельність, видове багатство гельмінтів, фауністична подібність, показники різноманітності, міжвидові асоціації.

Мета і завдання роботи. Мета дисертаційного дослідження – визначити склад та структуру гельмінтофауни озерної жаби (*Pelophylax ridibundus*) на матеріалі з території України, охарактеризувати угруповання гельмінтів та провести їх порівняльний аналіз. Для досягнення цієї мети поставлено наступні завдання:

- 1) зібрати та визначити гельмінтологічний матеріал від озерної жаби з різних екосистем та природних зон на території України;
- 2) на зібраному матеріалі встановити сучасний склад гельмінтофауни, охарактеризувати її структуру та визначити зміни у видовому складі та поширенні окремих видів гельмінтів, що відбулися протягом останніх десятиліть;
- 3) визначити основні параметри інфрагруповань гельмінтів озерної жаби, встановити залежності між індивідуальними особливостями хазяїв (стать, розміри тіла) та параметрами інфрагруповань гельмінтів;
- 4) дослідити статистичними методами наявність міжвидової взаємодії в інфрагрупуваннях гельмінтів озерної жаби, проаналізувати ймовірні причини позитивних та негативних міжвидових асоціацій;
- 5) охарактеризувати компонентні угруповання гельмінтів озерної жаби, визначити подібності та відмінності у складі та параметрах угруповань в залежності від типів популяцій хазяїв з комплексу «*Pelophylax esculentus*»,

географічні та екологічні особливості угруповань та вплив окремих видів гельмінтів на ці особливості.

Методи дослідження. Методами дослідження є повне гельмінтологічне дослідження амфібій, визначення гельмінтів за морфологічними ознаками, молекулярні методи (екстракція геномної ДНК, ПЛР, встановлення послідовностей нуклеотидів окремих ділянок ДНК), статистичний аналіз чисельних параметрів популяцій та угруповань гельмінтів, виявлення міжвидових асоціацій статистичними методами.

Наукова новизна отриманих результатів. Отримано нові дані про склад та структуру фауни гельмінтів озерної жаби на території України. Вперше в Україні виявлено три види гельмінтів – нематод *Rhabdias esculentorum* Cipriani, Mattiucci, Paoletti, Santoro & Nascetti, 2012 та *Strongyloides spiralis* Grabda-Kazubska, 1978, цестоду *Ophiotaenia saphena* Osler, 1931. Вперше отримано нуклеотидні послідовності гену *18S* для семи видів, гену *28S* для одного виду та гену *cox1* для п'яти видів гельмінтів. Вперше встановлено основні характеристики інфраугруповань гельмінтів озерної жаби на матеріалі зі значної території. На великій вибірці підтверджено вірогідну різницю в зараженості (видове багатство, чисельність гельмінтів) самців та самок жаб на рівні інфраугруповань. Вперше виявлено позитивні та негативні міжвидові асоціації у гельмінтів озерної жаби. Ці результати можуть надалі бути використані для експериментального дослідження біологічних основ таких асоціацій. Вперше досліджено компонентні угруповання гельмінтів озерної жаби з 20 вибірок на території України, визначено основні параметри угруповань та проведено їх порівняльний аналіз. Виявлено, що компонентні угруповання з популяцій хазяїв, які складаються тільки з озерних жаб *P. ridibundus*, не мають достовірних відмінностей від таких, що складаються з озерних жаб та гібридних особин *P. esculentus*; хоча між цими типами популяцій хазяїв встановлені відмінності у зараженості окремими видами гельмінтів. Виявлено достовірну різницю за складом та чисельністю гельмінтів

в компонентних угрупованнях між вибірками з північних та південних локалітетів, що передбачає існування принаймні двох фауністичних комплексів гельмінтів озерної жаби на території України, вперше окреслених у даній роботі. Показано, що видове багатство у компонентних угрупованнях гельмінтів озерних жаб залежить від ступеня антропогенної трансформації екосистем (урбанізації), тоді як видове багатство у інфраугрупованнях виявилось відносно сталим (в середньому 5–6 видів гельмінтів). З іншого боку, індекси різноманіття в компонентних угрупованнях виявились неочікувано високими в урбоценозах, що пояснюється низькою чисельністю гельмінтів у компонентних популяціях, як наслідок, високою рівномірністю її розподілу в угрупованнях. Це спостереження обмежує використання індексів різноманіття компонентних угруповань гельмінтів для оцінки стану екосистем.

Особистий внесок здобувачки. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувачки. Здобувачкою особисто проведено аналіз літературних джерел, а також більшість розтинів амфібій, збір та визначення гельмінтологічного матеріалу. Самостійно здійснено вивчення окремих видів гельмінтів молекулярно-генетичними методами. Особисто виконано розрахунки для виявлення міжвидових асоціацій гельмінтів у інфраугрупованнях, а також для характеристики та порівняльного аналізу угруповань гельмінтів.

Публікації. За темою дисертаційного дослідження вийшли друком чотири публікації у виданнях, що індексуються базами даних Web of Science Core Collection та/або Scopus (квартилі Q2-Q4 за класифікацією SCImago Journal and Country Rank), а також одна стаття у виданні, що на момент публікації входить до переліку наукових фахових видань України.

Апробація матеріалів дисертації. Доповіді за результатами дисертаційного дослідження було представлено й обговорено на Конференціях молодих дослідників-зоологів, які проводилися на базі Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (Київ, 2017, 2019, 2023), XVI Конференції

Українського наукового товариства паразитологів (Львів, 2017), XVI Міжнародній науковій конференції студентів та молодих вчених «Шевченківська весна: досягнення біологічної науки/BioScience Advances» (Київ, 2018), XIV Міжнародній науковій конференції студентів і аспірантів «Молодь і поступ біології», присвяченій 185 річниці від дня народження Б. Дибовського (Львів, 2018), 10th Conference of the Scandinavian-Baltic Society for Parasitology CSBSP10 (Tartu, Estonia, 2023), International Conference of Life Sciences The COINS (Vilnius, Lithuania, 2023), XV Slovak and Czech Parasitology Days Conference «Parasites of 21 Century» (Tesáre, Slovakia, 2024).

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційна робота викладена на 238 сторінках, складається з анотації, змісту, основної частини, списку використаних джерел (228 посилань) та 8 додатків. Основна частина складається з наступних розділів: вступ, огляд літератури, матеріали і методи, результати та обговорення, висновки, та викладена на 142 сторінках. Текст дисертації містить 35 ілюстрацій та 10 таблиць.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Дисертаційна робота виконана у відділі паразитології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України; дисертаційні дослідження були частиною виконання планової теми III-56-21 «Склад і структура фауністичних комплексів і угруповань гельмінтів хребетних в умовах змін клімату і антропогенної трансформації екосистем» (Державний реєстраційний номер 0121U100699), у межах розділу 2 «Особливості угруповань гельмінтів амфібій та рептилій в екосистемах різних типів». Частина досліджень проводилася в рамках конкурсного проєкту Національного фонду досліджень України (НФДУ) №2023.03/0068 «Паразити і шосте вимирання: дослідження стану угруповань популяцій паразитів модельних груп тварин в умовах сучасної кризи біорізноманіття», грантового проєкту НАН України №0121U111976 «Створення генетичної бази даних паразитів фонових видів амфібій та рептилій території України» та індивідуального гранту від European Molecular Biology

Organization (EMBO) (Solidarity Grant №5447-2023) «Investigation of helminth diversity of green frogs *Pelophylax* spp. and common frog *Rana temporaria* in Lithuania».

Практичне значення отриманих результатів. Встановлений у роботі сучасний видовий склад гельмінтів озерної жаби на території України може бути використаний як основа для подальших моніторингових досліджень змін у гельмінтофауні цього виду амфібій, особливо тих, які можна пов'язати із негативними впливами на природне середовище. Використані в роботі основні характеристики та параметри угруповань гельмінтів з різних типів екосистем можуть слугувати індикаторами стану екосистем та популяцій хазяїна. Дані щодо видового багатства та чисельності гельмінтів в інфраугрупованнях можуть бути застосовані для з'ясування структури та функції хазяїв у трофічних ланцюгах. Враховуючи обмежену здатність амфібій до міграцій на великі відстані, характеристики гельмінтів на рівні компонентних угруповань можуть бути використані як індикатори оцінки стану окремих локальних частин екосистеми. Отримані в даній роботі нуклеотидні послідовності гельмінтів нададуть можливість для точної ідентифікації видів у майбутніх дослідженнях, а також сприятимуть застосуванню неінвазивних методів збору матеріалу для паразитологічних досліджень (наприклад, аналізи крові для виявлення філярій або фекальних проб для видів, що паразитують у травній системі жаб на дорослій стадії). Використані в роботі методичні підходи та результати можуть бути включені до наступних навчальних курсів: «Паразитологія», «Гельмінтологія», «Екологія тварин».

Подяки. Авторка висловлює щиру вдячність своєму науковому керівнику Кузьміну Юрію Ігоровичу за всебічну допомогу та неперервну підтримку протягом проведення досліджень. Також авторка висловлює подяку колегам з відділу паразитології: Сироті Ярославу Юрійовичу, Гребень Оксані Борисівні, Кузьміній Тетяні Анатоліївні, Лісіциній Ользі Іванівні за допомогу у виконанні окремих гельмінтологічних та статистичних частин дослідження;

Кудлай Олені Сергіївні за допомогу у засвоєнні методів молекулярного аналізу даних. Авторка виражає щиру подяку колегам з Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України :Марущаку Олексію Юрійовичу, Некрасовій Оксані Дмитрівні, Морозову-Леонову Святославу Юрійовичу за допомогу у відлові амфібій та їх ідентифікації; Світіну Роману Сергійовичу, Дупак Валерії Сергіївні за допомогу у виконанні окремих гельмінтологічних частин дослідження. Авторка висловлює щиру подяку колегам з інших наукових установ: Оскирко Олександрі Станіславівні (Fudan University, China) за допомогу у відлові амфібій та їх ідентифікації, Давидову Олексію Віталійовичу (Nature Research Centre, Lithuania) за натхнення та підтримку впродовж проведення досліджень, Linas Lozys (Nature Research Centre, Lithuania) за допомогу та підтримку протягом закордонного стажування. Авторка висловлює подяку своїм колегам та одногрупникам: Отряжому Павлу Анатолійовичу та Теліженко Валерії Сергіївні за підтримку протягом навчання на аспірантурі. Авторка висловлює щиру вдячність Збройним Силам України за можливість презентувати результати цього дослідження.

Авторка висловлює велику подяку своїй родині за віру в неї та підтримку протягом проведення досліджень: мамі Дмитрієвій Ярославі Миколаївні, бабусям Ветровій Зої Юріївні та Ветровій Галині Юріївні, сестрам Сосніній Софії Леонідівні та Гордійчук Наталії Олексіївні, брату Голубенку Миколі Олексійовичу, дяді Голубенку Олексію Миколайовичу, тьоті Голубенко Марині Миколаївні та Голубенку Інні Миколаївні.

Дане дисертаційне дослідження присвячується світлій пам'яті мого тата Дмитрієва Георгія Леонідовича, моїх дідусів Дмитрієва Леоніда Георгійовича, Голубенко Миколи Антоновича та моїй бабусі Дмитрієвій Валерії Вікторівні.

РОЗДІЛ 1

ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

1.1. Перші свідчення про гельмінтів амфібій в Україні.

Перші відомості про гельмінтів амфібій України з'явилися на межі XIX та XX століть. У цей період увага вчених була зосереджена переважно на вивченні фауни окремих груп гельмінтів з обмежених територій. Зокрема, дослідження трематод амфібій в околицях Одеси (Гребницький, 1872) та Харкова (Тимофеев, 1900) стали першими працями, що започаткували вивчення гельмінтів земноводних України. У роботі Н. Тимофеева вперше для України були зазначені гельмінти, які паразитують в амфібіях на личинкових стадіях, що свідчило про участь амфібій у життєвих циклах гельмінтів інших тварин. У першій половині XX століття відомості про фауну трематод амфібій Харкова були доповнені результатами досліджень П. Власенко (1930).

Надалі вивчення фауни окремих груп гельмінтів охопило й інші частини України, зокрема Київську область. Биховський (1932) досліджував трематод хвостатих та безхвостих амфібій на території Києва та його околиць. У своїй роботі автор наголосив, що більш інтенсивне зараження трематодами спостерігалось у тих амфібій, які були більше пов'язані з водним середовищем. Так, серед 20 видів трематод, знайдених в регіоні досліджень, більшість (15 видів) зустрічались в зелених жабах роду *Pelophylax* Fitzinger, 1843.

В рамках гельмінтологічних експедицій під керівництвом К. Скрябіна, С. Іваницький вивчав паразитофауну хребетних України. В одній зі своїх робіт (Іваницький, 1940) автор надав описи дев'яти нових видів нематод, що паразитують в амфібіях. Завдяки спеціалізованим експедиціям, амфібії як об'єкти паразитологічних досліджень привернули більш пильну увагу вчених.

Окремий інтерес становлять дослідження Л. Волгар-Пастухової (1959), де представлена гельмінтофауна шести видів амфібій дельти річки Дунай. Загалом авторка дослідила 206 особин *P. ridibundus* (Pallas, 1771) та виявила 34

види гельмінтів (трематод – 24, нематод – 7, акантоцефалів – 2, цестод – 1). Слід зазначити, що серед 47 видів паразитів, знайдених в усіх хазяях, більше половини (26 видів) припадало на личинкові форми. Таке видове різноманіття личинок гельмінтів в дельті Дунаю пов'язане зі своєрідними умовами існування (багато дрібних зарослих водойм, різноманіття видів безхребетних та хребетних тварин). Результати досліджень авторки свідчать, що амфібії відіграють активну роль в якості проміжних та паратенічних хазяїв.

Волгар-Пастухова у своїй роботі також показала, що зараженість пуголовків залежить від способу життя цюголіток та дорослих амфібій. Згідно з даними авторки, у цюголіток відбувалось збільшення екстенсивності інвазії тими видами гельмінтів, яким властиво заражати дорослих амфібій. Наприклад, трематоди *Diplodiscus subclavatus* (Goeze, 1782) Diesing, 1836 зустрічались в 19% пуголовків та в понад 40% молодих особин озерних жаб.

1.2. Дослідження гельмінтофауни зелених жаб в Україні – узагальнені дані з великих територій.

Систематизовані та планомірні дослідження паразитофауни земноводних України було проведено у другій половині XX століття. У циклі робіт Б. Мазурмовича представлено видовий склад гельмінтів амфібій у різних регіонах України, зокрема в Київській та Черкаській областях (Мазурмович, 1951), а також в Карпатах (Мазурмович, 1963). Серед дев'яти видів безхвостих амфібій, досліджених в околицях Києва та Канева, саме зелені жаби виявились найбільш зараженими та демонстрували найвище видове різноманіття гельмінтофауни. Автор дослідив 136 особин *P. ridibundus*, з яких лише 13 жаб не містили жодного паразита.

Загалом, Б. Мазурмович знайшов в амфібіях 33 види гельмінтів, з яких 29 видів (трематоди, цестоди, нематоди та акантоцефали) паразитували в *P. ridibundus*. Найбільш численними та поширеними представниками гельмінтофауни в регіоні досліджень виявились трематоди *Opisthioglyphe ranae*

(Frölich, 1791) Looss, 1907 з екстенсивністю інвазії (EI) 49,3% та *Prosotocus confusus* (Looss, 1896) Looss, 1899 (EI=27,3%), а також скреблянка *Acanthocephalus ranae* (Schrank, 1788) Lühe, 1911 (EI=33,8%). Крім того, автор надав дані щодо кількості видів та екземплярів гельмінтів в одній особині *P. ridibundus*, застосувавши поняття «паразитоценоз» (яке відповідає терміну «інфраугруповання» згідно з визначенням А. Буша зі співавторами (Bush et al., 1997).

Дослідження Б. Мазурмовича також дозволили розширити межі ареалів деяких таксонів гельмінтів, що паразитують в жабах *Pelophylax*. Автор виявив моногеней *Polystoma integerrimum* (Frölich, 1791) Rudolphi, 1808 в зелених жабах та зареєстрував цей вид вперше на території України, включно з деякими нематодами з родин Rhabdiasidae та Cosmocercidae.

У своїй роботі Б. Мазурмович продемонстрував зв'язок між способом життя хазяїв та їх зараженістю гельмінтами на прикладі трематоди *Codonocephalus urniger* (Rudolphi, 1819) Lühe, 1909. Згідно з даними автора, метацеркарії цього виду заражали зелених жаб лише в одному локалітеті, приуроченому до поселень бугаїв та бугайчиків – чаплевих птахів, які є дефінітивними хазяями *C. urniger*.

В дослідженні, присвяченому гельмінтам амфібій Карпат (Мазурмович, 1963), автор наголосив, що склад гельмінтофауни залежить, зокрема, й від віку хазяїна. Серед зелених жаб *Pelophylax* найбільш інтенсивно зараженими виявились саме дорослі особини, тоді як пуголовки були заражені незначно та переважно тими видами, що розвиваються без участі проміжних хазяїв.

Дослідження Н. Шевченко були присвячені гельмінтофауні хребетних і водних безхребетних тварин у біоценозі р. Сіверський Донець (Харківська область). Результати роботи авторки викладено в серії статей та докторській дисертації (Шевченко, 1965). Дисертаційне дослідження Н. Шевченко містить інформацію про гельмінтів птахів, ссавців і водних безхребетних (малощетинкових червів, п'явок, ракоподібних, комах, молюсків). Охоплення

різноманітних груп тварин у роботі Н. Шевченко дало змогу отримати відомості про всіх гельмінтів, які циркулюють в біоценозі р. Сіверський Донець та використовують цих тварин як дефінітивних, проміжних та паратенічних хазяїв. До завдань, поставлених у дисертації Н. Шевченко, входило, зокрема, встановлення видового складу гельмінтофауни і надання інформації про циркуляцію гельмінтів між водними та сухопутними тваринами в біоценозі річки. Крім того, роботу доповнено даними про гельмінтів, які є патогенними для людини та домашніх тварин.

Узагальнення даних щодо гельмінтів озерної та ставкової жаб можна знайти в двох працях – дисертації Н. Шевченко (1965) й публікації Н. Шевченко та Л. Василевської (1975). У *P. ridibundus* в долині р. Сіверський Донець було знайдено 22 види трематод, 4 види нематод, 1 вид цестод та 1 вид акантоцефалів. Варто зазначити, що деякі види гельмінтів, наприклад трематоди *Skrjabinoeces minimus* Shevchenko, 1965 та *S. donicus* Shevchenko, 1965 у більш пізніх публікаціях (Шарпило & Искова, 1989) розглядаються як сумнівні або синонімізуються зі *Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) Sudarikov, 1950. Таким чином, загальна кількість видів гельмінтів озерної жаби у публікаціях Н. Шевченко є дещо перебільшеною.

Дисертаційна робота В. Магузи була першою працею, де представлено комплексні дані про гельмінтофауну амфібій на значній за площею території Українського Полісся (від Волинської до Чернігівської областей) (Магуза, 1972). Автором було досліджено 61 особину озерних жаб, які виявились зараженими 26 видами гельмінтів. Найбільш численними та різноманітними серед знайдених паразитів виявились трематоди (17 видів), з яких чотири види були представлені личинковими стадіями.

Серед трематод, знайдених В. Магузою в озерних жабах, найбільш поширеними були види, які локалізуються в травному тракті. Кишкові трематоди з родини *Pleurogenidae* заражали близько половини досліджених хазяїв: екстенсивність інвазії становила 55,7% для *Pleurogenoides medians*

(Olsson, 1876) Travassos, 1921 та 45,9% для *Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) Looss, 1896. Також серед трематод автор нерідко знаходив *Gorgodera cygnoides* (Zeder, 1800) Looss, 1899 (EI=49,1%) в сечовому міхурі озерних жаб. Трапляння нематод в досліджених хазяях було помітно нижчим: кишкові нематоди з родин Cosmocercidae та Molineidae заражали менше 20% хазяїв. Результати досліджень В. Магузи узгоджуються з даними інших авторів щодо переважання трематод над іншими групами гельмінтів у гельмінтофауні *P. ridibundus*.

Слід зазначити, що на момент проведення цих досліджень, таксономія багатьох видів гельмінтів, а також їхніх хазяїв, залишалась недостатньо вивченою. Так, в роботах Б. Мазурмовича, В. Магузи та Н. Шевченко не зазначена гібридна форма *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758). Дослідники могли помилково відносити гібридні особини до батьківських видів: озерної жаби *P. ridibundus* та ставкової жаби *P. lessonae* (Camerano, 1882). Крім того, до опису явища гібридизації, ставкових жаб часто позначали як «*Rana esculenta*», що додатково ускладнювало інтерпретацію даних щодо видової приналежності досліджених хазяїв. Така невизначеність призводила до того, що автори могли вказувати неправильні розміри вибірок *P. ridibundus* у своїх дослідженнях, це зменшувало достовірність отриманих результатів. Також ідентифікація певних таксонів гельмінтів (наприклад, нематод ряду Rhabditida та трематод ряду Plagiorchiida) в дослідженнях того часу була некоректною, потребувала перегляду та уточнення.

1.3. Уточнення видового складу гельмінтофауни амфібій та ревізія окремих таксонів.

Наприкінці ХХ століття К. Рижиков зі співавторами (Рыжиков та ін., 1980) зібрали всі наявні на той момент літературні дані, доповнили їх власними матеріалами та підсумували у вичерпне зведення про гельмінтофауну хвостатих та безхвостих амфібій Палеарктики в межах колишнього СРСР. Також автори ревізували діагностичні ознаки деяких «проблемних» груп гельмінтів, надали

детальні описи видів з рисунками та таблиці для визначення. На території колишнього СРСР у *P. ridibundus* було зареєстровано 77 видів гельмінтів, серед яких трематод – 45, моногеней – 1, цестод – 2, нематод – 23 та акантоцефалів – 6 видів. Близько третини виявлених гельмінтів (25 видів) паразитували у *P. ridibundus* на личинкових стадіях. Таке видове різноманіття личинкових форм свідчить про активну участь озерних жаб як проміжних хазяїв у циркуляції паразитів рептилій, птахів та ссавців.

У 1980–90-х роках вийшли друком публікації, що дозволили уточнити видовий склад гельмінтофауни зелених жаб *Pelophylax*, включно з *P. ridibundus*. Дослідження В. Шарпила та Н. Іскової було присвячене трематодам ряду Plagiorchiida як паразитам амфібій, рептилій, птахів та ссавців фауни України (Шарпило & Іскова, 1989). В цій роботі висвітлено інформацію про поширення трематод, їх життєві цикли, а також уточнено таксономічний статус окремих видів. Зокрема, наведено ревізовану систему трематод з родини Pleurogenidae, які є звичайними паразитами амфібій *Pelophylax*. Монографія В. Шарпила та Н. Іскової для кожного виду трематод містить детальну інформацію про особливості морфології з малюнками, таксономічні нотатки, дані про життєві цикли з переліком всіх хазяїв, поширення на території України та за її межами.

На початку ХХІ століття комплексні дослідження гельмінтофауни *Pelophylax* в Україні не проводились. Натомість вивчення окремих таксонів гельмінтів амфібій (Kovalenko, 2007), включно з їх морфологічними, екологічними та біологічними особливостями, знову стали предметом наукового інтересу.

Ще одним дослідженням, яке поглибило знання про паразитів амфібій та поповнило список гельмінтів жаб родини Ranidae в Україні, була дисертаційна робота Р. Світін (2016). В цій та в низці інших праць (Svitin & Kuzmin, 2012; Світін & Петренко, 2014) уточнено видовий склад нематод роду *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 в Західній Палеарктиці, детально досліджено морфологію нематод, а також наведено ключ для визначення видів. Дисертаційне

дослідження Р. Світін доповнене відомостями з біології, гостальної специфічності та поширення освальдокрузій.

У переважній більшості попередніх досліджень, вид *O. filiformis* Goeze, 1782 (специфічний паразит сірої ропухи) зазначений як єдиний представник освальдокрузій на території майже всієї Палеарктики, що заражає як амфібій, так і рептилій. Однак Р. Світін зі співавторами виявили, що в Україні у амфібій родини Ranidae паразитують *O. duboisi* Ben Slimane, Durette-Desset & Chabaud, 1993 та *O. bialata* Molin, 1860. Встановлено, що перший вид нематод є більш специфічним до зелених жаб роду *Pelophylax*, а другий – зустрічається переважно у бурих жаб роду *Rana* Linnaeus, 1758. Отже, дані авторів дозволили розширити список нематод, які паразитують в зелених жабах фауни України, зокрема у *P. ridibundus*. Цікаво, що за результатами досліджень в Україні (Світін, 2016) та Франції (Ben Slimane et al., 1993), окрім зелених жаб, вид *O. duboisi* був також знайдений в тритонах. На думку авторів, така специфічність нематод є прикладом явища «ecological fitting» (екологічного співпадіння).

1.4. Вивчення гельмінтів окремих представників комплексу «*Pelophylax esculentus*» в Україні.

Дослідження М. Резванцевої зі співавторами (Резванцева та ін., 2010) стало першою опублікованою працею, в якій автори не лише охарактеризували угруповання гельмінтів у змішаній популяції *P. ridibundus* та *P. esculentus* в Україні, але й порівняли їх у двох хазяїв із застосуванням статистичних методів. Видове багатство та різноманіття гельмінтів озерної та ставкової жаб в регіоні досліджень (долина річки Сіверський Донець, Харківська область) були подібними. У *P. ridibundus* та *P. esculentus* автори виявили по 15 видів гельмінтів, з яких більшість (12 видів) були спільними для обох хазяїв. Така фауністична подібність була підтверджена відносно великим значенням індексу Жаккара (0,67).

Автори оцінили ступінь домінування видів гельмінтів у хазяях за показником екстенсивності інвазії (EI), поділивши види на домінантні ($EI > 70\%$), субдомінантні ($EI > 50\%$), звичайні ($EI > 30\%$), рідкісні ($EI > 10\%$) та поодинокі ($EI < 10\%$). Проте, попри більшу кількість домінуючих видів у *P. esculentus* порівняно з *P. ridibundus*, достовірні відмінності виявлено лише для двох видів трематод. Так, серед 12 спільних видів гельмінтів, лише метацеркарія *Strigea strigis* (Schränk, 1788) Abildgaard, 1790 достовірно частіше заражала ставкових жаб (критерій Фішера 2,14), а екстенсивність інвазії *O. ranae* була достовірно вищою для озерних жаб (критерій Фішера 6,61).

На нашу думку, ступінь домінування видів гельмінтів за показником екстенсивності інвазії є недостатньо інформативним та обґрунтованим критерієм для порівняння. Він дозволяє скоріше умовно продемонструвати відмінності між зараженістю двох хазяїв гельмінтами. Крім того, результати М. Резванцевої отримані на матеріалі лише з однієї вибірки жаб з одного локалітету. Однак незважаючи на обмежену вибірку, це дослідження стало першим на території України, де представлено відомості про гельмінтів окремих представників комплексу *Pelophylax* spp.

Подібне за об'єктами, але значно ширше за охопленою територією (13 локалітетів на півночі України) дослідження було проведено Ю. Кузьмінім зі співавторами у 2016–2018 роках (Kuzmin et al., 2020). Зібравши озерних ($n=86$) та їстівних жаб ($n=57$), автори також охарактеризували та порівняли гельмінтів обох хазяїв, але на рівні популяцій та інфрагруповань. Загалом, фауністичні комплекси гельмінтів *Pelophylax* spp. у дослідженому регіоні склались з 27 видів, з яких 20 видів паразитували у *P. ridibundus*, а 24 були знайдені у *P. esculentus*. Подібно до результатів М. Резванцевої зі співавторами, більшість видів гельмінтів (17) були спільними для обох хазяїв (індекс Жаккара 0,63). Найбільш поширеними та різноманітними паразитами очікувано були трематоди: *D. subclavatus* ($EI=73,3\%$) та *O. ranae* ($EI=70,9\%$) заражали переважну більшість особин озерних жаб.

Видове багатство гельмінтів у інфрагрупуваннях виявилось ідентичним для обох хазяїв. В середньому, в одній особині паразитувало чотири види гельмінтів (1–10 видів, медіана 4). Автори знайшли достовірно майже вдвічі більше екземплярів гельмінтів в одній *P. ridibundus* (50,3), ніж в одній *P. esculentus* (27,4). Цікаво, що параметри інфрагрупувань у цій роботі збігалися з результатами Б. Мазурмовича, який також знаходив в озерних жабах від 1 до 10 видів та близько 50 екземплярів гельмінтів.

Дослідження Ю. Кузьміна зі співавторами є однією з небагатьох комплексних праць в ХХІ столітті, що містить сучасну систематику хазяїв та їхніх паразитів, а також надає дані про трапляння та чисельність гельмінтів окремих таксонів *Pelophylax*. Серед нещодавніх досліджень, де згадуються гельмінти озерних жаб в Україні, слід також відзначити роботу О. Марущака з колегами (Marushchak et al., 2024). Автори надали інформацію про гельмінтів фонових видів амфібій (Ranidae, Bufonidae, Pelobatidae, Hylidae, Bombinatoridae, Salamandridae) та рептилій (Lacertidae, Colubridae, Emydidae, Viperidae, Anguidae), включно з даними про їхню локалізацію в хазяях, екстенсивність та інтенсивність інвазії; географічне розташування знахідок гельмінтів подано в окремому електронному ресурсі (Svitin et al., 2023). У *P. ridibundus* паразитували вісім видів гельмінтів (нематод – 2, трематод – 5, акантоцефалів – 1 вид). Така невелика кількість видів зумовлена малою вибіркою жаб (8 особин), адже основною метою роботи було не дослідження якомога більшої кількості хазяїв певного виду, а вивчення різноманіття гельмінтів домінуючих видів земноводних.

Отже, завдяки попереднім дослідженням, склад гельмінтофауни *P. ridibundus* на більшій частині її ареалу, зокрема, на території України, є загально встановленим. В межах України в озерних жабах зареєстровано близько 40 видів гельмінтів. Серед них переважають трематоди (28 видів), що є характерною особливістю гельмінтофауни всього комплексу зелених жаб.

Нематоди представлені дещо меншою кількістю – 12 видів, цестод знайдено два види, а моногеней та акантоцефалів – по одному виду.

1.5. Гельмінти *Pelophylax* spp.: дослідження на суміжних територіях.

Гельмінти *P. ridibundus* привертати увагу широкого кола дослідників і за межами України. Окремий інтерес становлять роботи, що охопили територію Східної Європи. Зокрема, М. Poriolek зі співавторами досліджували гельмінтів усіх компонентів комплексу *Pelophylax* у трьох природних біотопах Польщі (Poriolek et al., 2011). Гельмінтофауна зелених жаб виявилась доволі бідною та була представлена лише вісьмома видами, з яких п'ять паразитували у *P. ridibundus*. Незважаючи на великий обсяг вибірки (365 особин), озерні жаби виявились найменш зараженими (12 особин) у порівнянні з іншими амфібіями. Цікаво, що *D. subclavatus* був найрідкіснішим видом трематод у досліджених хазяях (EI=0,3%) попри те, що він є звичайним паразитом зелених жаб та неодноразово згадується в інших роботах як домінуючий вид.

Неочікуваною в роботі М. Poriolek виявилася й відсутність трематод *O. ranae* в озерних жабах, хоча інші дослідники з Польщі (Sandner, 1949; Kuc & Sulgostowska, 1988) знаходили цей вид у переважній більшості хазяїв. Однак попри невелике видове різноманіття гельмінтів, М. Poriolek зі співавторами охарактеризували та порівняли зараженість усіх досліджених амфібій. Автори зазначили, що склад і структура угруповань *P. ridibundus* та *P. esculentus* статистично не відрізняються, а для *P. lessonae* характерна більш специфічна гельмінтофауна.

Серед досліджень, проведених на території Польщі, слід також зазначити публікацію А. Okulewicz зі співавторами (Okulewicz et al., 2014), які вивчали особливості зараженості зелених та бурих жаб гельмінтами на рівні угруповань. У роботі продемонстровано, що склад і структура угруповань гельмінтів *Pelophylax* та *Rana* залежать від особливостей поведінки хазяїв, їхнього раціону живлення та умов навколишнього середовища. Дорослі

особини зелених жаб приурочені до водного середовища, тоді як бурі жаби, окрім періоду розмноження, ведуть переважно наземний спосіб життя. Такі особливості біології хазяїв узгоджуються з результатами A. Okulewicz: в угрупованнях гельмінтів *Pelophylax* домінували трематоди (трапляння в зелених жабах – 61,8%, в бурих жабах – 10,1%), а в угрупованнях *Rana* частіше траплялися нематоди (трапляння в бурих жабах – 95,7%, в зелених жабах – 50,0%). Слід зазначити, що вибірка зелених жаб була представлена *P. lessonae* та *P. esculentus*, тому свідчення про гельмінтів *P. ridibundus* в даному дослідженні відсутні.

Одним із ключових досліджень паразитів амфібій в Угорщині є робота D. Herczeg зі співавторами (Herczeg et al., 2016), присвячена гельмінтам *P. ridibundus* та *P. esculentus* з національного парку Гортобадь. Автори зібрали 101 особину хазяїв з різних локалітетів національного парку, пов'язаних з проточною водою, системою рибних ставків та водно-болотними угіддями. Виявилося, що озерні жаби, які мешкали у проточній воді, мали достовірно вищу середню чисельність гельмінтів, ніж особини зі стоячих водойм ($p=0,002$).

Результати D. Herczeg зі співавторами продемонстрували значні розбіжності з результатами, отриманими попередніми дослідниками на матеріалі з парку Гортобадь (Murai et al., 1983), що підкреслює важливість визначення актуального стану гельмінтофауни. Так, у роботі D. Herczeg зелені жаби були хазяями для восьми видів гельмінтів, з яких чотири виявилися новими на дослідженій території. Цікавою, зокрема, була знахідка нематод у легенях *P. ridibundus*, які відрізнялись від відомих на той час легеневих нематод амфібій в Європі. Herczeg зі співавторами віднесли їх до виду *Rhabdias esculentarum* Cipriani, Mattiucci, Paoletti, Santoro & Nascetti, 2012 та зареєстрували озерну жабу в Угорщині як нового хазяїна цього виду.

Свідчення про гельмінтів *P. ridibundus* та *P. esculentus*, включно з таксономічним складом та рівнем плоідності амфібій комплексу *Pelophylax* висвітлені в дисертації D. Herczeg (2017). Дослідження автора є прикладом

застосування протоколу «DAMA» (documentation–assessment–monitoring–action), який передбачає оцінку вже наявних даних як необхідний етап перед початком збору нової інформації (Brooks et al., 2014). У своїй роботі D. Herczeg представив власні матеріали, з урахуванням результатів попередніх дослідників, що дозволило отримати більш вичерпні зведення про різноманіття гельмінтів *P. ridibundus* та *P. esculentus* в Угорщині.

Дослідження D. Erhan зі співавторами (Erhan et al., 2017) були присвячені характеристиці фауни трематод *P. ridibundus* у центральній частині Молдови. В озерних жабах (54 особини) було виявлено п'ять видів трематод – звичайних паразитів травного тракту *Pelophylax* – *O. ranae*, *P. confusus*, *Cephalogonimus retusus* (Dujardin, 1845) Odhner, 1910, *P. medians* та *D. subclavatus*. Трапляння знайдених трематод в хазяях було доволі низьким; найбільш поширеним видом виявилася кишкова трематода *C. retusus*, екстенсивність інвазії якої сягала 22,6%. Автори також порівнювали зараженість трематодами в самців та самок озерних жаб, однак не виявили достовірних відмінностей.

Інформація щодо трематодофауни амфібій усього комплексу *Pelophylax* з природних і штучних біотопів в Молдові міститься в роботі D. Erhan та E. Gherasim (Erhan & Gherasim, 2015). В публікації для кожного виду трематод наведено таксономічний статус, список хазяїв, географічне поширення, особливості морфології та життєвого циклу.

Склад гельмінтофауни *Pelophylax*, включно з *P. ridibundus*, на території Білорусі відомий завдяки роботам В. Шималова (Шималов, 2002, 2009). Автор узагальнив відомості про зараження гельмінтами понад 700 особин зелених жаб, з яких озерні жаби (356 особин) були найбільш зараженими. За результатами В. Шималова, в озерних жабах на території Білоруського Полісся паразитувало 32 види гельмінтів. Різноманітними були, зокрема, личинки трематод: автор зареєстрував метацеркарій *Cathaemasia hians* (Rudolphi, 1809) Looss, 1899, *Plesioastiotrema monticellii* (Stossich, 1904) Karar, Blend, Dronan &

Adel, 2023, *Encyclometra colubrimurorum* (Rudolphi, 1819) Dollfus in Joyeux & Houdemer, 1928, *Paralepoderma cloacicola* (Lühe, 1909) Dollfus, 1950, *Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) Szidat, 1935, мезоцеркарій *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914, а також представників роду *Strigea* Abildgaard, 1790.

На території Росії було проведено чимало фауністичних досліджень гельмінтів амфібій. В публікації К. Равковської зі співавторами (Равковская та ін., 2015), що стосується географічно близьких до України територій, розглянуто угруповання гельмінтів з двох популяцій *P. ridibundus* у Тамбовській області. На відміну від дослідження В. Шималова, К. Равковська зі співавторами виявили лише два види метацеркарій трематод (*P. monticellii*, *C. urniger*) в озерних жабах. За результатами авторів, гельмінтофауна *P. ridibundus* з околиць Тамбова (23 види) та Воронезького заповідника (26 видів) була подібною, достовірних відмінностей у складі угруповань не виявлено.

Серед країн Балтії, свідчення про паразитів зелених жаб були отримані на території Литви та Латвії. В Литві гельмінтам *Pelophylax* були присвячені декілька робіт в околицях міста Каунас та на узбережжі Куршської затоки (Гайжаускене & Гецевичюте, 1970, 1974; Гецевичюте, 1978). Дослідження в Латвії охопили територію всієї країни та містили характеристику й порівняння інфраугруповань гельмінтів *Pelophylax* spp. (Šeirāns et al., 2021, 2023). Зелені жаби на території Балтії переважно представлені змішаними популяціями *P. lessonae* та *P. esculentus*, тому свідчення про гельмінтів *P. ridibundus* в цих дослідженнях відсутні.

На Близькому Сході склад гельмінтофауни озерної жаби добре відомий завдяки численним дослідженням, проведеним у різних регіонах Туреччини (Yildirimhan et al., 2005; Düşen & Öz, 2006; Saglam & Arikan, 2006; Amin et al., 2012; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015). Склад гельмінтофауни *P. ridibundus* в Туреччині є загальною подібним до такого в Україні. Однак, окрім звичайних паразитів озерних жаб, деякі автори знаходили личинок нематоди

Eustrongylides excisus Jägerskiöld, 1909 (Düşen & Öz, 2006; Saglam & Arıkan, 2006), для якої амфібії є паратенічними хазяями. Декілька дослідників з Туреччини реєстрували знахідки окремих видів трематод, серед яких *Pleurogenoides stromi* Travassos, 1930 (Yildirimhan et al., 2005), який є морфологічно подібним до *P. medians*, а також *Skrjabinoeces breviansa* Sudarikov, 1950 (Düşen & Öz, 2006; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015), що згаданий в одному дослідженні в Україні (Kovalenko, 2007). Деякі автори також відмічали в озерних жабах гельмінтів, які зазвичай паразитують у птахів – акантоцефали роду *Centrorhynchus* Lühe, 1911 (Yildirimhan et al., 2005; Amin et al., 2012) (цистаканти знаходили у рептилій (Sharpilo et al., 2001)), у рептилій – трематоди *Brachycoelium salamandrae* (Froelich, 1789) (Düşen & Öz, 2006), а також у риб – акантоцефали *Pomphorhynchus laevis* (Zoega in Müller, 1776) Porta, 1908 (Düşen & Oğuz, 2008) і трематоди на стадії метацеркарії *Bucephalus polymorphus* von Baer, 1827 (Kır et al., 2001). Отже, серед гельмінтів озерної жаби в регіоні Туреччини переважають звичайні паразити безхвостих амфібій, при цьому характерною особливістю гельмінтофауни є наявність личинкових стадій нематоди *E. excisus*. Використання озерних жаб в якості паратенічних хазяїв свідчить про участь амфібій у трансмісії та циркуляції нематоди *E. excisus* на території Туреччини.

Отже, дослідження паразитофауни *P. ridibundus* в Україні та на суміжних територіях є вагомими й цінними зведеннями, що заклали основу для подальшого поглибленого вивчення гельмінтів амфібій як компонентів екосистем. Однак у більшості фауністичних робіт не наведена характеристика окремих популяцій та угруповань гельмінтів, а також аналіз залежності складу й структури цих угруповань від умов середовища другого порядку. Також відсутні дані щодо розподілу видів в угрупованнях та взаємовідносин між видами гельмінтів у хазяїні. Слід відмітити, що попередні дослідження переважно стосувалися лише природних біотопів, що є недостатнім для характеристики угруповань гельмінтів в екосистемах із різними проявами та

ступенем антропогенної трансформації. Крім того, у багатьох публікаціях наведені об'єднані дані з декількох регіонів, отже параметри зараженості хазяїв окремими видами гельмінтів є узагальненими та непридатними для порівняльного аналізу угруповань.

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Пункти збору матеріалу, хазяї.

Збір амфібій проводився в травні-жовтні з 2016 по 2024 роки у 29 локалітетах на території Волинської, Рівненської, Житомирської, Київської, Полтавської, Кіровоградської, Дніпропетровської, Одеської, Миколаївської та Херсонської областей України (рис. 2.1). Пункти збору та кількість зібраного матеріалу в кожному з них вказані в таблиці (табл. 2.1). Розширені відомості про досліджені локалітети наведені в додатку (Додаток 1).



Рис. 2.1. Місця збору матеріалу: Біличі (1), Трипілля (2), Лісники (3), Прип'ять-Стохід (4), Переброди + Сомине (5), Вороневе (6), Голосієве (7), Тельбін (8), Василів (9), Пісочне (10), Піски (11), Білогірська (12), Пирятин (13), Малин (14), Богданівка (15), Сваловичі (16), Смига (17), Тягле (18), Коростишів (19), Маяки (20), Ольжин острів (21), Ржищів (22), Полтава (23), Сиваш (24), Підгородне (27), Вилкове (28), Березівка (29). Інформація про пункти 25 та 26 наведена в таблиці (табл. 2.1) та в додатку (Додаток 1).

Вісім північних локалітетів (Пісочне, Прип'ять-Стохід, Сваловичі, Переброди + Сомине, Смига, Вороневе, Малин, Коростишів) розташовані в природній зоні мішаних лісів (Полісся). Пункти відлову амфібій поблизу та в межах міста Київ (Біличі, Лісники, Голосієве, Тельбин, Білогородка, Тягле, Ольжин острів) знаходяться на межі між лісовою зоною на півночі та лісостеповою зоною на півдні. Локалітети у Київській (Василів, Трипілля, Ржищів) та Полтавській (Полтава, Пирятин) областях розташовані в межах лісостепової природної зони. Пункти з Одеської, Миколаївської та Херсонської областей охоплюють степову природну зону; Підгородне (Дніпропетровська область) та Березівка (Кіровоградська область) знаходяться в північній її частині. Для загальної характеристики ступеню та прояву антропогенної трансформації у досліджених локалітетах, застосовували підхід, запропонований Європейською Комісією з питань регіональної та міської політики (Dijkstra & Poelman, 2014). Локалітети характеризували за шкалою урбанізації як такі, що розташовані за межами населених пунктів, на межі або у межах населених пунктів сільського та міського типів.

Загалом досліджено 456 особин хазяїв, з яких 371 – *P. ridibundus*, 73 – *P. esculentus*, 12 – *P. lessonae*. Кожна вибірка амфібій містила від восьми до 33 особин та була представлена батьківськими (R, L) або змішаними (RE, LE) популяціями (табл. 2.1). Видову ідентифікацію зелених жаб *Pelophylax* spp. здійснювали з урахуванням таких морфологічних ознак, як забарвлення, колір звукового резонатору, форма та розмір п'яtkового горбка, а також довжина й розташування задніх кінцівок (Некрасова, 2002; Некрасова та ін., 2004; Nekrasova et al., 2005; Писанець, 2007).

На досліджених територіях ми збирали переважно дорослих жаб довжиною від 35 мм до 111 мм (середнє $74,4 \pm SD\ 13,0$ мм), за винятком двох локалітетів поблизу села Василів та біля озера Сиваш (село Григорівка). Вибірка з Василева складалась з ювенільних особин довжиною від 38 до 58 мм

(середнє $47,4 \pm SD \ 5,2$ мм). Розміри амфібій, зібраних біля озера Сиваш, становили від 42 мм до 77 мм (середнє $54,2 \pm SD \ 9,3$ мм). Довжину тіла амфібій визначали за стандартним морфометричним показником – вимірювали довжину від кінця морди до центру клоакального отвору («snout-vent length»).

Таблиця 2.1

Пункти та дати збору матеріалу, види та кількість досліджених амфібій

№	Назва локалітету та координати	Місяць та рік збору	Вид амфібій (кількість особин) [тип популяції]
1	«Біличі» 50.460250, 30.293803	09.2016	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]
2	«Трипілля» 50.122447, 30.784284	10.2016, 06.2019	<i>P. ridibundus</i> (16) [R]
3	«Лісники» 50.29707, 30.54856	05.2017	<i>P. lessonae</i> (8) [L]
4	«Прип'ять-Стохід» 51.812990, 25.481870	06.2017	<i>P. esculentus</i> (10) [LE]
5	«Переброди + Сомине» 51.650825, 27.081944 ; 51.402658, 26.851350	05.2018	<i>P. lessonae</i> (4), <i>P. esculentus</i> (15) [LE]
6	«Вороневе» 50.990364, 28.696017	05.2018, 06.2019	<i>P. ridibundus</i> (20) [R]
7	«Голосієве» 50.386825, 30.497167	09.2018	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]
8	«Тельбін» 50.425242, 30.610289	09.2018, 09.2019	<i>P. ridibundus</i> (24) [R]
9	«Василів» 49.955153, 30.456897	10.2018	<i>P. ridibundus</i> (15) [R]

10	«Пісочне» 51.568044, 23.924278	09.2018	<i>P. ridibundus</i> (1), <i>P. esculentus</i> (12) [RE]
11	«Піски» 47.147844, 31.849539	08.2018	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]
12	«Білогородка» 50.375247, 30.229981	06.2019	<i>P. ridibundus</i> (15) [R]
13	«Пирятин» 50.282064, 32.526817	07.2019	<i>P. esculentus</i> (12) [RE]
14	«Малин» 50.770192, 29.202828	07.2019	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]
15	«Богданівка» 47.820850, 31.098583	08.2019	<i>P. ridibundus</i> (13) [R]
16	«Сваловичі» 51.867781, 25.639522	08.2019	<i>P. ridibundus</i> (8), <i>P. esculentus</i> (2) [RE]
17	«Смига» 50.267394, 25.842384	05.2020	<i>P. ridibundus</i> (6), <i>P. esculentus</i> (5) [RE]
18	«Тягле» 50.379700, 30.641400	06.2020, 09.2020	<i>P. ridibundus</i> (33) [R]
19	«Коростишів» 50.304128, 29.072928	08.2020	<i>P. ridibundus</i> (15) [R]
20	«Маяки» 46.423469, 30.247608	09.2020	<i>P. ridibundus</i> (11), <i>P. esculentus</i> (6) [RE]
21	«Ольжин острів» 50.329016, 30.615272	07.2021	<i>P. ridibundus</i> (20) [R]
22	«Ржищів» 49.933000, 31.098528	08.2021	<i>P. ridibundus</i> (21) [R]
23	«Полтава» 49.587960, 34.589753	08.2021	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]

24	«Сиваш» 46.272383, 33.723403	08.2021	<i>P. ridibundus</i> (28) [R]
25	«Бурлакова Балка»	06.2023	<i>P. esculentus</i> (11) [RE]
26	«Бурлакова Балка»	07.2023	<i>P. ridibundus</i> (17) [R]
27	«Підгородне» 48.557853, 35.115095	10.2023	<i>P. ridibundus</i> (10) [R]
28	«Вилкове» 45.404586, 29.604608	06.2023	<i>P. ridibundus</i> (23) [R]
29	«Березівка» 48.145159, 30.069323	07.2024	<i>P. ridibundus</i> (25) [R]

Збір амфібій в природоохоронних зонах був ліцензований «Угодою про наукове співробітництво між Інститутом зоології ім. І.І. Шмальгаузена та Національним природним парком «Прип'ять-Стохід»» (2010 рік) та «Угодою про наукове співробітництво між Інститутом зоології ім. І.І. Шмальгаузена та Зоологічним та Рівненським заповідником» (2014 рік). У даному дослідженні обробка тварин проводилась згідно з інституційними та національними керівними принципами і правилами. Усі зібрані зразки гельмінтів є частиною колекції відділу паразитології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена (Київ, Україна).

2.2. Методи гельмінтологічних досліджень хазяїв.

Хазяїв після відлову транспортували до лабораторії живими, для проведення гельмінтологічних досліджень. Для переміщення хазяїв використовували пластикові контейнери з отворами для вентиляції, вистелені вологим субстратом. Дослідження гельмінтологічного матеріалу проводили у відділі паразитології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України.

Перед початком паразитологічного дослідження хазяїв оглядали та, за потреби, фотографували.

Розтин амфібій здійснювали за загальноприйнятими методиками (Braun & Lühe, 1910; Скрыбин, 1928; Justine et al., 2012). Досліджували порожнину тіла, шкіру, м'язи та внутрішні органи. Спинномозковий канал амфібій промивали фізіологічним розчином за допомогою піпетки; змив зливали в окрему чашку Петрі та оглядали під стереомікроскопом. Личинок трематод *Tylodelphys excavata*, що локалізуються в спинномозковому каналі, розпізнавали у змиві за їхньою помітною рухливістю (метацеркарії цього виду не формують цист) та збирали за допомогою піпетки.

Шкірні покриви амфібій розрізали уздовж тіла на черевному боці, а також вздовж задніх кінцівок; далі оглядали внутрішню поверхню шкіри та м'язи. М'язи розсували за допомогою загострених пінцетів; гельмінтів, що локалізуються у м'язах (нематод, метацеркарій трематод), вилучали за допомогою голок або тонких пензлів.

Після розрізання порожнини тіла оглядали поверхню внутрішніх органів. Органи вилучали єдиним органомкомплексом зі збереженням анатомічного зв'язку між ними, використовуючи пінцети та ножиці, і перекладали в окрему чашку Петрі з фізіологічним розчином. Далі оглядали порожнину тіла під стереомікроскопом.

Інцистовані (інкапсульовані) личинкові стадії гельмінтів збирали за допомогою пінцетів, після чого вилучали їх із цист, використовуючи пінцет для утримування (відтягування) цисти та голку для руйнування стінки цисти та вивільнення личинок (рис. 2.2). У разі гіперінвазії підраховували загальну кількість личинок та ексцистували лише їхню частину для подальших досліджень. Личинок, вивільнених із цист, фіксували в одній пробірці разом із декількома інцистованими екземплярами, щоб враховувати зовнішній вигляд цист під час дослідження.

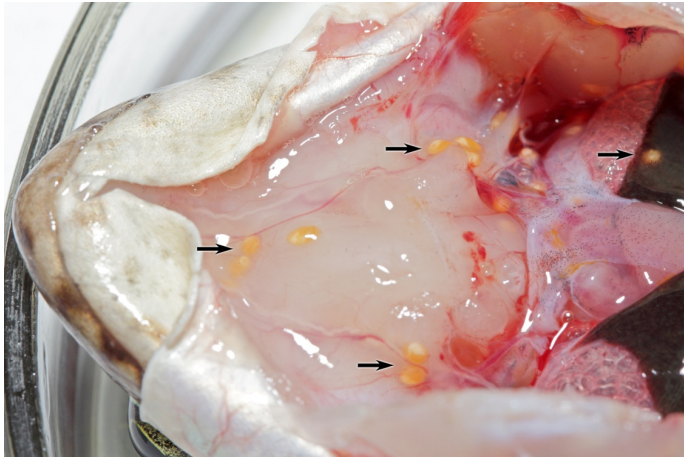


Рис. 2.2. Інкапсульовані личинки (метацеркарії) *C. urniger* (Trematoda) на м'язах та внутрішніх органах жаби.

Усі внутрішні органи амфібій досліджували окремо. Легені обережно розривали за допомогою загострених пінцетів, щоб запобігти пошкодженню гельмінтів, які локалізуються у стінці легень (рис. 2.3). Травний тракт (стравохід, шлунок, тонкий кишківник, товстий кишківник із клоакою) відділяли від інших органів та поверхнево оглядали під стереомікроскопом. Після цього кожен відділ травного тракту розтинали вздовж: шлунок із щільними стінками розрізали ножицями; кишківник обережно розривали за допомогою тонких пінцетів, щоб не пошкодити гельмінтів, які локалізуються у кишківнику.

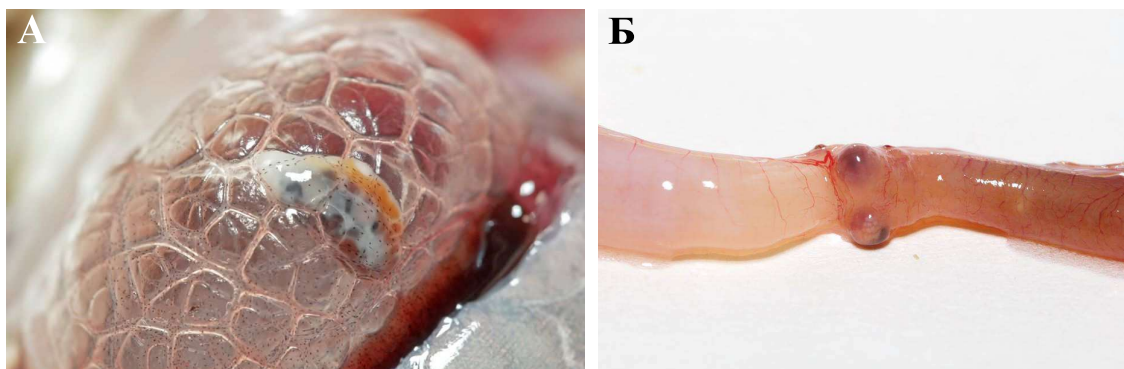


Рис. 2.3. Внутрішні органи амфібії в процесі розтину, **А** – одна особина *Haematoloechus* Looss, 1899 (Trematoda) на стінці легені; **Б** – дві особини *B. turgida* (Trematoda) в стінці кишківника.

Внутрішню поверхню органів травного тракту зіскоблювали за допомогою предметного скельця, зіскоб розмивали у фізіологічному розчині та відбирали гельмінтів зі змиву за допомогою піпетки. Для збору великих нематод (наприклад, нематод роду *Oswaldocruzia*), а також для відкріплення хоботка акантоцефалів від стінки кишківника застосовували м'які пензлі. Трематод *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) Stossich, 1899, які локалізуються у кишенеподібних виростах стінки кишківника, виймали через отвір у виростах; отвір розширювали за допомогою ножиць, утримуючи тонким пінцетом або голкою (рис. 2.3).

Сечовий і жовчний міхури оглядали під стереомікроскопом у фізіологічному розчині. У разі наявності гельмінтів стінки обережно розривали загостреними пінцетами. Трематод відокремлювали від стінок міхура за допомогою тонкого пензля, щоб запобігти пошкодженню присосок. Нирки, селезінку і печінку оглядали компресорним методом між двома предметними скельцями під стереомікроскопом.

Усі зібрані екземпляри гельмінтів промивали у фізіологічному розчині для очищення від слизу та залишків неперетравленої їжі. Акантоцефал залишали у дистильованій воді на 0,5–24 год до евагінації хоботка, після чого фіксували 80% етанолом. Плоских червів (трематод на дорослій та личинковій стадіях) вбивали гарячою (не більше 60°C) водою або підігрітим етанолом, щоб зберегти їхню природну форму тіла та розміри; після цього червів переносили в 80% етанол для фіксації та зберігання. Нематод (за винятком філярій) фіксували підігрітим 80% етанолом. Філярій (*Icosiella neglecta* (Diesing, 1851) Seurat, 1917) у фізіологічному розчині підігрівали до 40–45°C до повного розслаблення м'язів, після чого переносили у 80% етанол.

Загальну інформацію (порядковий номер і стаття хазяїна, наявність/відсутність патологій, місце збору матеріалу, попередню кількість та статеvu приналежність знайдених екземплярів гельмінтів тощо) занотовували в

паперовий журнал у процесі розтину. Після завершення роботи інформацію дублювали в електронному форматі у вигляді бази даних у Microsoft Excel. Фіксований матеріал етикетували: кожна етикетка містила дані про номер хазяїна, дату та місце збору матеріалу, кількість виявлених гельмінтів та їхню локалізацію в організмі хазяїна.

2.3. Методи морфологічної ідентифікації гельмінтів.

Перед морфологічним дослідженням та визначенням гельмінтів їх просвітлювали у лактофенолі – суміші рівних частин фенолу, гліцерину, дистильованої води та молочної кислоти (Berland, 1984). Лактофенол швидко проникає в тканини, не деформуючи їх. Це дозволяло ефективно підготувати матеріал до визначення: внутрішні морфологічні структури та діагностичні ознаки гельмінтів були чітко видимими. Крім того, завдяки швидкому просвітленню лактофенол виявився зручним для роботи з тими видами гельмінтів, які мали велику чисельність у хазяїні.

Тривалість просвітлення у лактофенолі залежала від розмірів гельмінтів. Для більшості нематод і дрібних особин трематод було достатньо 15–30 хв. Гельмінтів попередньо переносили з етанолу в дистильовану воду, після чого додавали невелику краплю лактофенолу на предметне скло й досліджували матеріал на тимчасових препаратах. Акантоцефал, великих трематод чи нематод спершу залишали в окремій ємності з лактофенолом на 4–8 год для кращого просвітлення, після чого виготовляли препарати. За необхідності екземпляри гельмінтів прокручували між предметним і покривним склом, щоб отримати зображення з будь-якого боку. Для контролю достовірності методу частину екземплярів трематод фарбували й досліджували на постійних препаратах.

Забарвлення трематод гематоксиліном за Майером відбувалося за наступними етапами: матеріал, вилучений з 80% етанолу, поміщали у дистильовану воду (5 хв); після цього послідовно занурювали у фарбник (5–10

хв), розчин соляної кислоти (5 хв) та розчин аміаку (5 хв); далі проводили через спирти висхідної концентрації (70%, 80%, 90%, 96%, 100% – 5(7) хв на кожен етап); просвітлювали у гвоздиковому маслі (10–15 хв) та заключали в канадський бальзам на постійному препараті (Kennedy, 1979). Процедура фарбування карміном передбачала послідовне занурення у фарбник (5–10 хв) та підкислений спирт (5 хв), проведення через спирти висхідної концентрації (80%, 90%, 96%, 100% – 5(7) хв на кожен етап), просвітлення у гвоздиковому маслі (10–15 хв) та заключення в канадський бальзам на постійному препараті (Kennedy, 1979).

Дослідження морфології гельмінтів проводили під світловим мікроскопом AmScope T690B (зі збільшенням об'єктивів 10×, 20× та 40×) з цифровою фотокамерою. Для визначення гельмінтів амфібій використовували інформацію, наведену в монографіях К. Рижикова зі співавторами (Рыжиков та ін., 1980), В. Шарпила та Н. Іскової (Шарпило & Искова, 1989), а також в окремих статтях щодо певних таксонів гельмінтів. Для уточнення ідентифікації нематод з родин Molineidae, Cosmocercidae та Rhabdiasidae використовували морфологічні описи, наведені в окремих публікаціях (Grabda-Kazubska, 1985; Ben Slimane et al., 1993; Durette-Desset et al., 1993; Cipriani et al., 2012; Kuzmin, 2013). Визначення трематод з родин Gorgoderidae, Pleurogenidae, Haematoloechidae уточнювали за допомогою спеціалізованих ключів (Campbell, 2008; Lotz & Font, 2008; Tkach, 2008). Зокрема для дослідження морфології личинкових стадій трематод родин Strigeidae та Diplostomidae, застосовували описи, представлені в роботі В. Сударикова (Судариков та ін., 2002) та в окремих публікаціях (Niewiadomska, 2002a, 2002b; Achatz et al., 2019).

2.4. Методи молекулярної ідентифікації гельмінтів.

Пробірки з гельмінтами, відібраними для подальших молекулярних досліджень, зберігали у холодильнику для збереження ДНК (Nagy, 2010). Для проведення досліджень використовували фрагменти тканин гельмінтів – за

допомогою спеціалізованих лез відрізали невеликі ділянки тіла, що не містили діагностичних ознак. Гельмінтів тимчасово переносили з етанолу в дистильовану воду, щоб уникнути пересихання тканин, після чого зріз виконували у краплі води. Для плоских червів робили тонкий зріз на латеральній поверхні тіла; для акантоцефал відрізали задню частину тіла, залишаючи хоботок; для нематод робили зріз у середній частині тіла, залишаючи передню та задню ділянки для морфологічної ідентифікації. Для дослідження гельмінтів на личинкових стадіях (метацеркарій трематод, дрібних личинок нематод) використовували один або декілька екземплярів.

Зразок кожного екземпляра гельмінтів, з якого безпосередньо отримували генетичну послідовність («hologenophore»), поміщали в окрему пробірку з 80% етанолом (Astrin et al., 2013). Для кожного екземпляра створювали електронні ваучери – фотографували гельмінтів на тимчасових препаратах у краплі дистильованої води.

Перед початком процедури виділення ДНК проби з фрагментами тканин гельмінтів позбавляли етанолу за допомогою термоблоку Biosan TS-100C (55°C). ДНК виділяли одним із двох наборів для екстракції – KAPA Express Extract Kit (KAPA Biosystems) або Quick-DNA Miniprep Kit (ZYMO Research). У протоколах використовували кроки, рекомендовані виробниками, з деякими модифікаціями.

Протокол виділення ДНК за допомогою KAPA Express Extract Kit складався з декількох етапів. У ПЛР-пробірки з фрагментом тканин послідовно додавали 80 мкл молекулярної води, 10 мкл буфера (KAPA extraction fluid), 2 мкл ферменту (proteinase K) та перемішували всі компоненти за допомогою вортексу. Реагенти під час роботи тримали в охолоджувальному штативі, окрім протеїнази K, яку діставали з морозильної камери безпосередньо перед використанням. Після цього проби поміщали в ПЛР-машину з наступним температурним протоколом: 25 хв при 75°C та 7 хв при 95°C. Після завершення циклу ПЛР-проби переносили в центрифугу (Eppendorf Centrifuge 5702) на 5 хв

при 12000 об/хв та згодом відбирали 70 мкл супернатанту з готовими екстракціями. Стерильні пробірки Еппендорф з екстракціями зберігали в морозильній камері.

Процедура виділення ДНК з використанням Quick-DNA Miniprep Kit складалася з послідовного додавання буферних розчинів та центрифугування (1 хв при 10000–16000 об/хв). У стерильні пробірки Еппендорф зі зразками тканин гельмінтів додавали 500 мкл лізуючого буфера (Genomic Lysis Buffer), попередньо змішаного з 250 мкл бета-меркаптоетанолу. Вміст пробірок перемішували за допомогою вортексу та залишали за кімнатної температури на 10 хв. Після цього рідину з пробірок Еппендорф переносили в нові колонки з фільтрами, які поміщали у збірні пробірки. Далі центрифугували, викидали збірні пробірки з відфільтрованою рідиною та замінювали їх на нові. До колонок з фільтрами вносили 200 мкл попередньо-очисного буфера (DNA Pre-Wash Buffer) та 500 мкл очисного буфера (g-DNA Wash Buffer) з подальшими центрифугуваннями. Наприкінці колонки з фільтрами поміщали в стерильні пробірки Еппендорф та додавали 45 мкл буфера для елюції ДНК (DNA Elution Buffer), залишали на 5 хв за кімнатної температури та центрифугували протягом 30 с на максимальній швидкості. Пробірки Еппендорф з готовими екстракціями зберігали в морозильній камері для подальшої ампліфікації ДНК.

Для полімеразної ланцюгової реакції (ПЛР) використовувалися відповідні до груп паразитів праймери та температурні протоколи. Праймери підбирали на основі літературних даних та перевіряли вручну з використанням попередньо відомих нуклеотидних послідовностей у програмі MEGA11 (Tamura et al., 2021). ПЛР-суміш складалася з 12,5 мкл розчину DreamTaq Green PCR Master Mix 2X (ДНК-полімераза, нуклеотиди, буфер з зеленим барвником (DreamTaq buffer), $MgCl_2$), 1,25 мкл кожного праймера (у концентрації 10 пмоль), 1–3 мкл розчину з виділеною ДНК та молекулярної води. Підготовку ПЛР-суміші здійснювали з розрахунку на кінцевий об'єм 20 або 25 мкл, відповідно до якого додавали необхідну кількість молекулярної води.

Ділянки гену малої рибосомної субодиниці (*18S*) для всіх груп паразитів були ампліфіковані за допомогою універсальних праймерів: прямого праймера 18SU467F (5' - ATC CAA GGA AGG CAG CAG GC - 3') та зворотного праймера 18SL1310R (5' - CTC CAC CAA CTA AGA ACG GC - 3') (Suzuki et al., 2008). ПЛР проводили за наступним температурним протоколом: денатурація ДНК (2 хв при 94°C), 35 циклів ампліфікації (30 с при 94°C, 60 с при 55°C, 2 хв при 72°C) та подовження ланцюгів (7 хв при 72°C).

Для ампліфікації ділянки гену великої рибосомної субодиниці (*28S*) трематод застосовували прямий праймер ZX-1 (5'–ACCCGCTGAATTTAAGCATAT–3') (van der Auwera et al., 1994), зворотний праймер 1500R (5'–GCTATCCTGAGGGAAACTTCG–3') (Olson et al., 2003; Tkach et al., 2003) та у разі потреби внутрішній праймер 300F (5'–CAAGTACCGTGAGGGAAAGTTG–3') (Littlewood et al., 2000). ПЛР проводили за наступним температурним протоколом: денатурація ДНК (3 хв при 94°C), 40 циклів ампліфікації (30 с при 94°C, 30 с при 55°C, 2 хв при 72°C) та подовження ланцюгів (10 хв при 72°C).

Ділянки мітохондріального гену (*cox1*) трематод ампліфікували з використанням декількох пар праймерів. Для трематод з родин Pleurogenidae та Diplostomidae застосовували прямий праймер Dig_cox1F (5' - ATG ATW TTY TTY TTY YTD ATG CC - 3') та зворотний праймер Dig_cox1R (5' - TCN GGR TGH CCR AAR AAY CAA AA - 3') (Wee et al., 2017). ПЛР проводили за таким температурним протоколом: денатурація ДНК (4 хв при 94°C), 35 циклів ампліфікації (30 с при 94°C, 30 с при 50°C, 30 с при 72°C) та подовження ланцюгів (7 хв при 72 °C). Для трематод з родини Strigeidae використовували прямий праймер JB3 (5' - TTT TTT GGG CAT CCT GAG GTT TAT - 3') та зворотний праймер CO1-R (5' - CAA CAA ATC ATG ATG CAA AAG G-3') (Miura et al., 2005) з наступним температурним протоколом: денатурація ДНК (5 хв при 94°C), 35 циклів ампліфікації (50 с при 94°C, 30 с при 55°C, 1 хв при 72°C) та подовження ланцюгів (5 хв при 72°C). Для трематод з родин

Telorchiidae, Gorgoderidae та Haematoloechidae застосовували прямий праймер Dice1F (5' - ATT AAC CCT CAC TAA ATT WCN TTR GAT CAT AAG - 3') та зворотний праймер Dice11R (5' - TAA TAC GAC TCA CTA TAG CWG WAC HAA ATT THC GAT C - 3') (van Steenkiste et al., 2015) з таким температурним протоколом: денатурація ДНК (4 хв при 94°C), 35 циклів ампліфікації (40 с при 94°C, 40 с при 51°C, 1 хв при 72°C), подовження ланцюгів (7 хв при 72°C).

Для ампліфікації гену *cox1* акантоцефал використовували пару універсальних праймерів LCO1490 (5' - GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G - 3') та HCO2198 (5' - TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA - 3') (Folmer et al., 1994). ПЛР проводили за таким температурним протоколом: денатурація ДНК (3 хв при 94°C), 40 циклів ампліфікації (30 с при 94°C, 30 с при 45°C, 60 с при 72°C) та подовження ланцюгів (10 хв при 72°C). Ампліфікація ДНК здійснювалась у приладах MiniAmp Plus Thermal Cycler та SimpliAmp Thermal Cycler (Thermo Fisher Scientific).

Якість та кількість готового ПЛР-продукту оцінювали за допомогою електрофорезу в 1% агарозному гелі (з додаванням 1 мкл барвника Midori Green Advance) за напруги 100 вольт протягом 30 хв, результат перевіряли в приладі для візуалізації GEL DOC GO (Gel Documentation System).

Для очищення ДНК після ампліфікації до пробірок з ПЛР-продуктом додавали ДНК-нуклеазний розчин ExoSAP-IT Express (Thermo Fisher Scientific) та інкубували з таким температурним протоколом: 4 хв при 37°C, 1 хв при 80°C, 30 с при 80°C.

Очищені проби ДНК відправляли до приватної компанії «Nanodiagnostika» (Литва). Отримані послідовності збирали та вирівнювали у програмі Geneious Prime 2024.0.7 (<https://manual.geneious.com/>). Після цього готові послідовності аналізували шляхом порівняння з раніше відомими послідовностями (за допомогою системи Basic Local Alignment Search Tool – BLAST) та між собою. Отримані нуклеотидні послідовності депонували до бази даних GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) з використанням способу завантаження BankIt

tool (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK51157/>). Для білок-кодуєчого гену *cox1* перевіряли амінокислотну послідовність, щоб підтвердити відсутність помилок та зсуву рамки зчитування. Амінокислотну послідовність перевіряли у програмі Geneious Prime 2024.0.7, використовуючи генетичний код «invertebrate mitochondrial» та «flatworm mitochondrial» (для послідовностей трематод) та за допомогою системи BLAST (Alignments: функція CDS (coding sequence)) (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK470040/>).

2.5. Методи статистичного аналізу популяцій та угруповань гельмінтів.

З огляду на відсутність єдиного підходу до аналізу паразитів амфібій, ми застосовували комбінацію декількох методів для дослідження популяцій та угруповань гельмінтів *P. ridibundus*. При вивченні та аналізі зібраного матеріалу використовували терміни та параметри, визначені в публікації А. Bush зі співавторами (Bush et al., 1997).

2.5.1. Методи дослідження популяцій.

Дослідження популяцій гельмінтів проводили на рівні компонентних популяцій – всіх особин одного виду гельмінта у вибірці (популяції) хазяїна (Bush et al., 1997). Для кожного виду гельмінта у компонентній популяції визначали: екстенсивність інвазії – частоту трапляння в особинах хазяїна, інтенсивність інвазії – чисельність в одній особині хазяїна та індекс рясності – середню щільність розподілу чисельності. Інтенсивність інвазії представляли середнім арифметичним значенням, медіаною, мінімальним та максимальним значенням у вибірці. Параметри окремих компонентних популяцій та їхні довірчі інтервали визначали за рекомендаціями L. Rozsa зі співавторами, реалізованими у програмі Quantitative Parasitology (QP) 3.0 (Rozsa et al., 2000). Для значень екстенсивності інвазії визначали 95% довірчі інтервали за методом Клоппера-Пірсона або Стерна (Reiczigel, 2003), для значень індексу рясності –

за методом Bootstrap BCa (Reiczigel et al., 2019). Порівняння параметрів компонентних популяцій проводили з використанням статистичних тестів: екстенсивність інвазії порівнювали із застосуванням безумовного точного тесту («unconditional exact test»), індекс рясності – бутстреп-*t* тесту в програмі QP 3.0.

2.5.2. Методи дослідження інфрагруповань.

Інфрагруповання гельмінтів (всі інфрапопуляції гельмінтів в одній особині хазяїна, (Bush et al., 1997)) характеризували для кожної окремої вибірки хазяїна. Визначали два кількісних показники – видове багатство та чисельність; для цих параметрів вказували середнє значення та медіану, відмічали мінімальне та максимальне значення. Порівняння медіан видового багатства та чисельності між вибірками виконували з використанням критерію Манна-Уїтні в програмі PAST 3.10 (Hammer, 1999–2015). Зв'язок між цими показниками та розмірами тіла хазяїв оцінювали за коефіцієнтом кореляції Спірмена (r_s) у цій самій програмі.

Аналіз спільного паразитування гельмінтів в інфрагрупованнях

Для дослідження спільного паразитування гельмінтів визначали попарні міжвидові асоціації за траплянням – залежністю між траплянням двох видів в хазяїні та міжвидові асоціації за чисельністю – залежністю між чисельністю двох видів в хазяїні (відповідає терміну «міжвидові коваріації») (Ludwig & Reynolds, 1988).

Міжвидові асоціації за траплянням виявляли з використанням Хі-квадрат тесту (χ^2) та візуалізували у вигляді мережі спільного паразитування «co-occurrence network», використовуючи пакети «cooccur» (Griffith et al., 2016) та «visNetwork» (Almende et al., 2021) у програмному середовищі R (R Core Team, 2022) (Додаток 7). Хі-квадрат тест (χ^2) застосовували до тих вибірок жаб, де були присутні обидва види гельмінтів з досліджуваної пари; мережу спільного паразитування робили на основі повної вибірки жаб. Характер міжвидової асоціації (позитивна чи негативна) встановлювали шляхом

порівняння спостережуваного та очікуваного значення екстенсивності інвазії двох видів гельмінтів (Veetch, 2013). Для отриманих значень міжвидових асоціацій виконували корекцію на множинне тестування за Холмом (Aickin & Gensler, 1996) у програмному середовищі R. Міжвидові асоціації за чисельністю оцінювали за допомогою коефіцієнту кореляції Спірмена (r_s), аналізуючи інфрагрупування, у яких були присутні обидва види з кожної пари.

2.5.3. Методи дослідження компонентних угруповань.

Компонентні угруповання гельмінтів (всі інфрапопуляції гельмінтів, асоційовані з певною популяцією хазяїна, (Bush et al., 1997)) характеризували за комплексом параметрів. Традиційна фауністична характеристика включала визначення видового складу угруповання та його структури – за таксономічним складом, локалізацією в організмі хазяїна, стадіями розвитку, типами життєвих циклів і специфічністю).

Для характеристики компонентних угруповань гельмінтів за видовим багатством визначали оцінюване («estimated») значення видового багатства, відповідно до рекомендацій R. Poulin (Poulin, 1998). Для цього застосовували методи оцінки («estimators») *Chao1*, *bootstrap* та *jackknife* як найбільш точні для аналізу малих вибірок (Poulin, 1998). Розрахунки виконували у програмі PRIMER 6 (Clarke & Gorley, 2006).

Характеристику угруповань за різноманіттям та розподілом видів гельмінтів здійснювали з використанням таких показників: індекс видового різноманіття Шеннона, індекс рівномірності Пієлу та індекси домінування Сімпсона ($1-\lambda$) й Бергера-Паркера (Peet, 1974; Kunakh et al., 2023). Розрахунки проводили у програмі PRIMER 6.

Для порівняння компонентних угруповань застосовували підхід, реалізований в дослідженні A. Spickett зі співавторами для угруповань гельмінтів двох видів південноафриканських гризунів (Spickett et al., 2017). Подібність та відмінність між окремими компонентними угрупованнями

визначали за допомогою індексу подібності Брея-Кертиса. Враховуючи різні розміри вибірок, в якості кількісного параметру для побудови матриці подібності обрали індекс рясності. Перед побудовою матриці дані попередньо трансформували ($\log X + 1$) та стандартизували (samples by total) у програмі PRIMER 6. Подібність між компонентними угрупованнями візуалізували за допомогою кластерного аналізу методом «group average» та використовуючи графіки неметричного багатовимірного шкалювання (nMDS). Величини подібності та відмінності між групами угруповань визначали з використанням методів SIMPER та ANOSIM у програмі PRIMER 6.

РОЗДІЛ 3

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ ТА ЇХ ОБГОВОРЕННЯ

3.1. Видовий склад гельмінтофауни *P. ridibundus* в досліджених регіонах.

Нижче наведений перелік знайдених нами видів гельмінтів, що паразитували в *P. ridibundus*, дані про поширення видів в дослідженому регіоні, а також коротка інформація щодо особливостей їх біології та поширення за межами України.

3.1.1. *Acanthocephala* (*Palaeacanthocephala*).

Тип *Acanthocephala*

Клас *Palaeacanthocephala*

Ряд *Echinorhynchida*

Родина *Echinorhynchidae* Cobbold, 1876

Acanthocephalus ranae (Schrunk, 1788) Lühe, 1911 (рис. 3.1)

Знайдений у *P. ridibundus* у 15 з 20 локалітетів у Київській, Житомирській, Полтавській, Кіровоградській, Миколаївській (Піски) та Одеській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 28,4% (мін. – 4% в Березівці, макс. – 88,2% в Бурлаковій Балці).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих амфібій, поширений в Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Шималов, 2002; Saglam & Arikan, 2006; Düşen & Öz, 2006; Andreas, 2007; Popiolek et al., 2011; Dimitrova & Dimitrova, 2012; Okulewicz et al., 2014; Karakaş, 2015; Koyun et al., 2015; Herczeg et al., 2016; Leon-Regagnon, 2019; Лисицына, 2019; Iacob, 2021).

Особливості біології. Проміжними хазяями є ракоподібні *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (Isopoda) (Шевченко, 1968; Лисицина, 2019).

Примітки. В публікації Б. Мазурмовича, присвяченій гельмінтофауні амфібій Карпат, зареєстрована знахідка *A. falcatus* (Frölich, 1789) Lühe, 1911 в зелених жабах (Мазурмович, 1963). В нашому дослідженні цей вид не був виявлений. Згідно з даними О. Лісичиної, *A. falcatus* частіше трапляється у ропух та хвостатих амфібій (Лисицина, 2019).

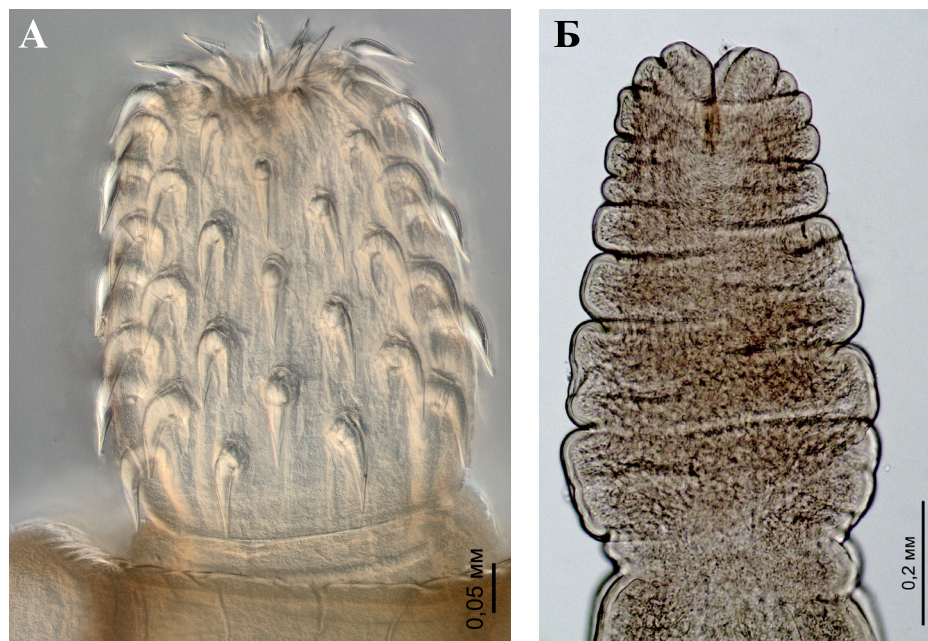


Рис. 3.1. А – *A. ranae*, передня частина тіла (хоботок); Б – *S. erinaceieuroraei*, передня частина тіла плероцеркоїда.

Ряд Polymorphida

Родина Centrorhynchidae (Van Cleave, 1916) Golvan, 1960

Sphaerirostris picae (Rudolphi, 1819) (цистакант)

Нами знайдений в двох з десяти особин *P. ridibundus* з міста Підгородне (Дніпропетровська область) (Додаток 8). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 0,6%.

Локалізація: стінка кишківника.

Хазяї та поширення. Паразит птахів, поширений у Західній Палеарктиці; на території України вид знайдений в горобцеподібних птахів (*Pica pica* (Linnaeus, 1758), *Corvus frugilegus* Linnaeus, 1758, *Sturnus vulgaris* Linnaeus, 1758) (Рыжиков та ін., 1980; Лисицына, 2019). Амфібії для *S. picae* слугують паратенічними хазяями.

Особливості біології. Проміжними хазяями є ізоподи *Armadillidium versicolor* Stein, 1859 (Lisitsyna & Tkach, 1994). В якості паратенічних хазяїв згадуються амфібії, ящірки, змії, їжаки та бурозубки (Лисицына, 2019).

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях (наприклад, Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980) вказані знахідки личинок *S. teres* (Rudolphi, 1819) в амфібіях та рептиліях, які є синонімом *S. picae* (Лисицына, 2019).

3.1.2. Platyhelminthes (Cestoda).

Тип Platyhelminthes

Клас Cestoda

Ряд Diphyllbothriidea

Родина Diphyllbothriidae Lühe, 1910

Spirometra erinaceieuropaei (Rudolphi, 1819) Faust, Campbell & Kellogg, 1929 (плероцеркоїд) (рис. 3.1)

Вид знайдений в трьох з десяти особин озерних жаб, зібраних в околицях села Піски з Миколаївської області, кожна з яких була заражена лише одним екземпляром *S. erinaceieuropaei*. Подібне низьке трапляння спостерігалось й у вибірці жаб з села Бурлакова Балка, де серед 17 особин хазяїна, інфікованою була лише одна (Додаток 8). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці *P. ridibundus* складає 1,1%.

Локалізація: м'язи, порожнина тіла, під шкірою.

Хазяї та поширення. Личинкові стадії паразитують в тетрапод, переважно в амфібій та рептилій (Okamoto et al., 2007; Liu et al., 2015).

Відмічене трапляння метацестод *S. erinaceieuropaei* у безхвостих амфібій в Західній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980). Статевозрілі цестоди заражають м'ясоїдних ссавців (Liu et al., 2015).

Особливості біології. Життєвий цикл *S. erinaceieuropaei* включає двох проміжних хазяїв, серед яких першими є веслоногі ракоподібні, а другими – амфібії та рептилії (Шарпило, 1976; Kondzior et al., 2018, 2020; Silva et al., 2022). Птахи та ссавці (серед яких і людина) також можуть брати участь в циркуляції цього виду цестод в ролі паратенічних хазяїв. В разі потрапляння в організм людини, метацестоди *S. erinaceieuropaei* зазвичай локалізуються в м'язах та підшкірній сполучній тканині або можуть вражати внутрішні органи, що спричинює різноманітні захворювання (Kuchta et al., Liu et al., 2015).

Таксономічна ремарка. Таксономічний статус *S. erinaceieuropaei* тривалий час був суперечливим, оскільки одні автори розглядали *Spirometra* Faust, Campbell & Kellogg, 1929 як окремий рід (Bray et al., 1994), тоді як інші вважали його синонімом *Diphyllbothrium* Cobbold, 1858 (Schmidt, 1986). Молекулярно-філогенетичні дослідження підтвердили, що *Spirometra* є самостійним родом (Okamoto et al., 2007).

Незважаючи на загальноприйняту думку, що *S. erinaceieuropaei* має космополітичне поширення, нещодавні дослідження встановили паразитування іншого виду в амфібіях на території Румунії – *S. mansonii* (Cobbold, 1883) Faust, Campbell & Kellogg, 1929 (Kuchta et al., 2021). Молекулярно-філогенетичні дані виявили, що зразки з України, Польщі та Фінляндії утворили окрему кладу *S. erinaceieuropaei*, тоді як зразки з Румунії згрупувались в межах класу *S. mansonii*.

Ряд Onchoproteocephalidea

Родина Proteocephalidae La Rue, 1911

Ophiotaenia saphena Osler, 1931 (рис. 3.2)

Ophiotaenia saphena вперше знайдено на території України, де вид заражав озерних жаб в місті Вилкове, в українській частині дельти Дунаю (Одеська область). Цей вид цестод виявився одним з найпоширеніших паразитів амфібій з Вилкового, адже інфікував більше 70% жаб (Додаток 8). Окрім високого трапляння, *O. saphena* демонструвала й значну чисельність в хазяях – 202 цестоди були знайдені в 23 особинах *P. ridibundus*. Цікаво, що поширеність цестоди в жаб з Вилкового була значно вищою, ніж на інших європейських територіях. Наприклад, екстенсивність інвазії амфібій з села Стара Кілія в Румунії становила 27,3% (de Chambrier et al., 2025) в порівнянні з Вилковим (78,3%) попри невелику відстань між цими локалітетами (23,5 км). Морфологічні та молекулярні дані підтвердили, що цестоди, знайдені в озерних жабах у Вилковому, належать до виду *O. saphena*, а також продемонстрували подібність зразків *O. saphena* з України, Північної Америки, Греції та Румунії (Greiben et al., 2025) [in press].

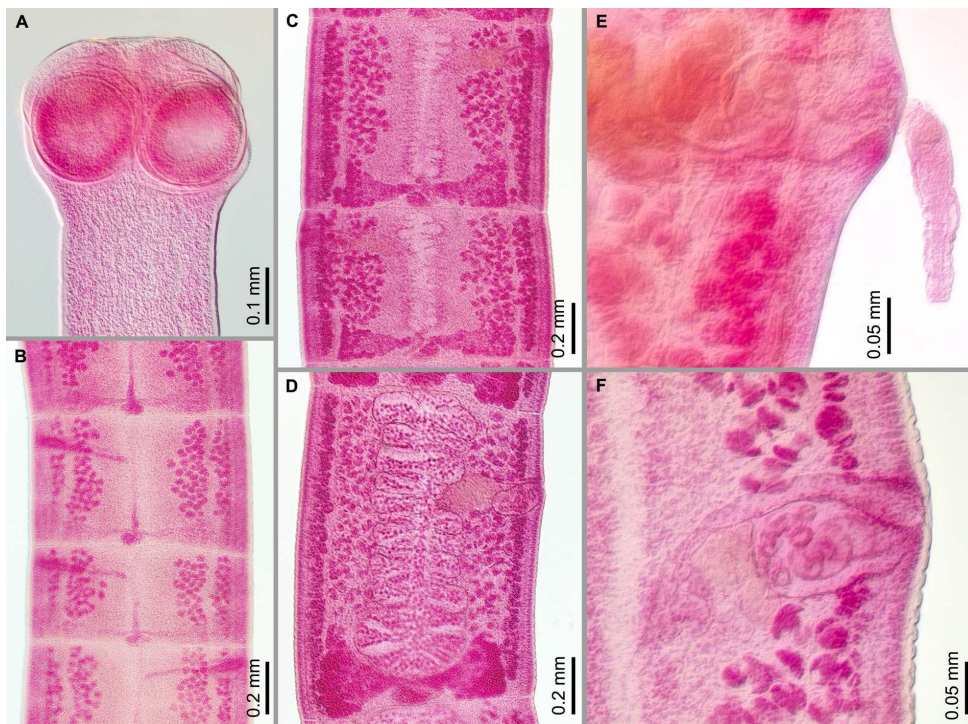


Рис. 3.2. *O. saphena* з *P. ridibundus*, **A** – scolex; **B** – immature proglottids; **C** – mature proglottids; **D** – gravid proglottid; **E** – evaginated cirrus; **F** – terminal genitalia (за Greben et al., 2025) [in press].

Локалізація: кишківник; молоді особини (плероцеркоїди) виявлені в стінці кишківника, на її внутрішньому боці.

Хазяї та поширення. Паразит жаб *Lithobates clamitans* (Latreille, 1801) та *L. catesbeianus* (Shaw, 1802), поширений в Неарктиці (Ulmer & James, 1976; Scholz et al., 2023). Нещодавно вид було виявлено у *Pelophylax* spp. в Греції та Румунії (de Chambrier et al., 2025).

Особливості біології: Типовим хазяїном *O. saphena* є жаба *L. clamitans* в Північній Америці, також цестода зустрічається в *L. catesbeianus* (підтверджено молекулярно) (Scholz et al., 2023). Експериментальні дані виявили, що для реалізації життєвого циклу *O. saphena* потребує одного проміжного хазяїна – веслоногого ракоподібного з родини Cyclopidae (зокрема, *Megacyclops viridis viridis* (Jurine, 1820)) (Thomas, 1931).

Ремарка. Паразитофауна амфібій в Європі представлена переважно трематодами та нематодами, тоді як цестоди зустрічаються рідше, особливо на дорослих стадіях. *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782) Lühe, 1899 раніше була єдиною статевозрілою цестодою, зареєстрованою у жаб в Палеарктиці (Schmidt, 1986; Scholz et al., 2023; de Chambrier et al., 2025). Знахідки дорослої *O. saphena* в українській частині дельти Дунаю, а також в Греції та Румунії, свідчать про успішне поширення інвазійного виду цестод у *Pelophylax* spp. в європейському регіоні. Паразитування *O. saphena* в озерних жабах в Україні може бути спричинене інтродукцією природного хазяїна жаби-бика, зараженого *Ophiotaenia* La Rue, 1911, з Північної Америки в Європу. Також можливим є занесення цестоди до нижньої течії Дунаю разом з проміжними хазяями. Необхідними є дослідження життєвого циклу *O. saphena* в Україні, щоб визначити шляхи зараження *P. ridibundus*.

3.1.3. Platyhelminthes (Trematoda).

Тип Platyhelminthes

Клас Trematoda

Ряд Plagiorchiida

Родина Cephalogonimidae Looss, 1899

Cephalogonimus retusus (Dujardin, 1845) Odhner, 1910 (рис. 3.3)

Знайдений у *P. ridibundus* в трьох з 20 локалітетів у Київській області (Тельбин, Ольжин острів, Білогородка). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 5,5% (мін. – 12,5% в Тельбіні, макс. – 66,7% в Білогородці).

Локалізація: кишківник.



Рис. 3.3. А – *C. retusus*, загальний вигляд статевозрілої особини; Б – *H. ovocaudatus*, загальний вигляд статевозрілої особини; B – *D. subclavatus*, загальний вигляд молоді особини.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, переважно родини Ranidae, поширений у Західній Палеарктиці (Bailenger & Chanseau, 1954; Grabda, 1954; Combes & Coll, 1974; Шарпило & Искова, 1989; Erhan et al., 2017). Згідно з даними В. Шарпила та Н. Іскової, цей вид є рідкісним для фауни України та зустрічається спорадично. Раніше був відомий тільки з Одеської, Закарпатської та Миколаївської областей (Шарпило & Искова, 1989).

Особливості біології. Згідно з даними С. Combes та А.-М. Coll, церкарії *C. retusus* проникають в пуголовків та амфібії згодом заражаються при канібалізмі (Combes & Coll, 1974; Grabda-Kazubaska, 1976). Також в експериментальних умовах церкарії здатні інцистуватись на шкірі амфібій; отже жаби заражаються під час поїдання власної шкіри під час линьки. Необхідні подальші дослідження, щоб встановити переважаючий спосіб потрапляння *C. retusus* в дефінітивного хазяїна. Канібалізм, як основний шлях зараження, на нашу думку є малоімовірним.

Родина Derogenidae Nicoll, 1910

Halipegus ovocaudatus (Vulpian, 1859) Looss, 1899 (рис. 3.3)

Знайдений у *P. ridibundus* в трьох локалітетах: в Одеській області (Вилкове з екстенсивністю інвазії 39,1% та Бурлакова Балка з екстенсивністю інвазії 23,5%) та Рівненській області (Смига, EI=9,1%). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 3,8%.

Локалізація: передні відділи травного тракту (зазвичай шлунок).

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих (Ranidae, Bombinatoridae) амфібій, поширений в Західній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Grossman & Sandner, 1954; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Kechemir, 1978; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992).

Особливості біології. Згідно з даними N. Kechemir, *H. ovocaudatus* потребує чотирьох хазяїв у своєму життєвому циклі: моллюсків роду *Planorbis* O. F. Müller, 1773, веслоногих ракоподібних, личинок бабок та амфібій

(Kechemir, 1978). На відміну від північноамериканських представників роду *Halipegus* Looss, 1899, для яких бабки є радше додатковими хазяями, *H. ovocaudatus* обов'язково використовує личинок Odonata як третіх проміжних хазяїв (Stigge, 2015). Включення личинок водних комах у життєвий цикл *H. ovocaudatus* як проміжних хазяїв, ймовірно, пов'язане з адаптацією цього виду до паразитування у наземних хребетних тварин – амфібій (Kechemir, 1978).

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях вказані знахідки *H. kessleri* (Grebritzky, 1872) Vlasenko, 1929 (наприклад, Биховський, 1932; Волгарь-Пастухова, 1959; Мазурмович, 1963; Магуза, 1972), який є синонімом *H. ovocaudatus*.

<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=3114332&lvl=0>

Родина Diplodiscidae Cohn, 1904

Diplodiscus subclavatus (Goeze, 1782) Diesing, 1836 (рис. 3.3)

Виявлений у *P. ridibundus* в більшості (19 з 20) досліджених місць збору, за винятком села Березівка у Кіровоградській області. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 62%, загальна чисельність складає 1619 екземплярів. Всі особини озерних жаб у вибірці з села Василів (Київська область) виявились зараженими *D. subclavatus*; мінімальна екстенсивність інвазії 14,3% була відмічена в локалітеті «Ржищів» (Київська область) (Додаток 8).

Локалізація: задній відділ кишківника (ректум).

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Andreas, 2007; Чихляев та ін., 2009; Резванцева та ін., 2010; Popiolek et al., 2011; Okulewicz et al., 2014; Erhan

& Gherasim, 2015; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015; Herczeg et al., 2016; Benovics et al., 2022).

Особливості біології. Амфібії заражаються адолескаріями, інцистованими на різних об'єктах, у тому числі на черепашках моллюсків, поверхні шкіри амфібій (Grabda-Kazubska, 1980; Рыжиков та ін., 1980). В останньому випадку зараження відбувається при поїданні хазяїном власної шкіри під час линьки.

Таксономічна ремарка. Дослідження М. Benovics зі співавторами (Benovics et al., 2022) виявили в зелених жабах *Pelophylax* зі Словаччини наявність двох представників надродина Paramphistomoidea – *D. subclavatus* та *Opisthodiscus diplodiscoides* Cohn, 1904. На відміну від *D. subclavatus*, який є звичайним паразитом ректуму амфібій по всій Європі, *O. diplodiscoides* є менш поширеним та набагато рідше був згаданий в роботах, присвячених гельмінтам зелених жаб. Однак, *O. diplodiscoides* був зареєстрований в східній Європі (Mehély, 1929; Grabda-Kazubska, 1980), зокрема, в *P. ridibundus* в Словаччині (Benovics et al., 2022).

Попри значну морфологічну подібність, представники родин Diplodiscidae та Cladorchiidae Fiscoeder, 1901 відрізняються, насамперед, кількістю сім'яників (один в Diplodiscidae, два в Cladorchiidae). Однак внаслідок накопичення великої кількості яєць в матці, найчастіше зона сім'яників не є добре видимою без фарбування трематод та їх дослідження на постійних препаратах.

З огляду на спільні діагностичні ознаки обох видів, їх морфологічна ідентифікація на тимчасових препаратах може бути недостатньо надійною. Отже, ми не можемо виключати присутність *O. diplodiscoides* у вибірках озерних жаб в попередніх дослідженнях.

Родина Gorgoderidae Looss, 1899

Gorgodera cygnoides (Zeder, 1800) Looss, 1899 (рис.3.4)

Знайдений в семи з 20 локалітетів у Київській (Біличі, Тягле, Білогородка), Житомирській (Вороневе, Коростишів), Полтавській та Миколаївській (Богданівка) областях. Загальна екстенсивність інвазії у вибірці озерних жаб становить 4,9% (мін. – 3% в Тяглому, макс. – 40% в Білогородці).

Локалізація: сечовий міхур.

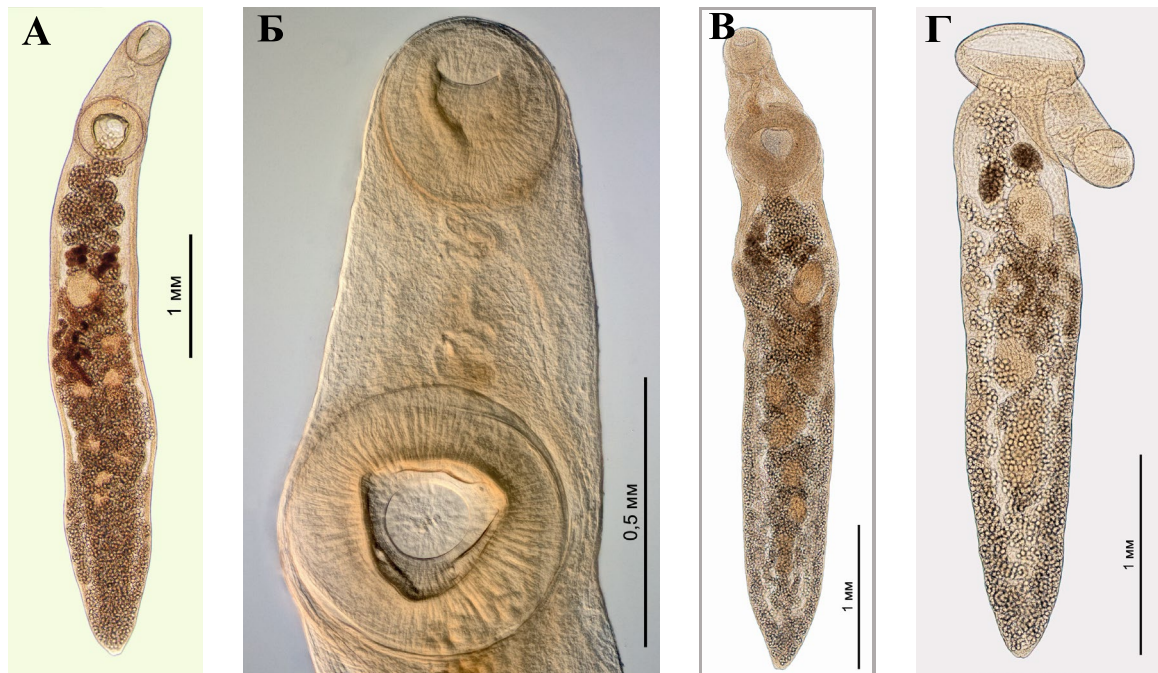


Рис. 3.4. А – *G. cygnoides*, загальний вигляд статевозрілої особини; Б – *G. cygnoides*, передня частина тіла, ротовий та черевний присоски; В – *G. varsoviensis*, загальний вигляд статевозрілої особини; Г – *G. vitelliloba*, загальний вигляд статевозрілої особини.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Волгарь-Пастухова, 1959; Мазурмович, 1963; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Murai et al., 1983; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Popiolek et al., 2011; Koyun et al., 2015).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є двостулкові молюски з родини Sphaeriidae (Синицын, 1905). Згідно з інформацією, наданою

К. Рижиковим зі співавторами, другі проміжні хазяї не встановлені; автори висунули припущення щодо личинок бабок (Рыжиков та ін., 1980).

Нам не вдалось знайти оновлені опубліковані дослідження життєвого циклу *G. cygnoides*, однак в серії експериментів, присвячених життєвому циклу *G. amplicava* Looss, 1899, не виявлено жодної личинки бабок, яка була б природно заражена метацеркаріями (Krull, 1935; Goodchild, 1948). Натомість, пуголовки амфібій успішно використовувались в ролі проміжних хазяїв як в експериментальних, так і в природних умовах (Goodchild, 1948).

***Gorgodera pagenstecheri* Sinitsin, 1905**

Знайдений лише в одному локалітеті – на озері Тельбин (Київська область). Екстенсивність інвазії амфібій в Тельбині становить 20,8%.

Локалізація: сечовий міхур.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій з родини Ranidae, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Рыжиков та ін., 1980; Шималов, 2009; Чихляев та ін., 2009).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є двостулкові молюски з родини Sphaeriidae (Синицын, 1905). Інші групи молюсків не зареєстровані в якості проміжних хазяїв для будь-яких видів трематод з родів *Gorgodera* або *Gorgoderina* (Cutmore et al., 2013). Необхідним є більш детальне вивчення життєвого циклу *G. pagenstecheri* для уточнення другого проміжного хазяїна.

***Gorgodera varsoviensis* Sinitsin, 1905 (рис.3.4)**

Знайдений у трьох з 20 локалітетів, в Київській (Трипілля), Кіровоградській та Одеській (Вилкове) областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 1,1%; чисельність в окремих вибірках складає 1–2 екземпляри.

Локалізація: сечовий міхур.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій з родини Ranidae, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Резванцева та ін., 2010; Шималов, 2002, 2009; Чихляев та ін., 2009; Erhan & Gherasim, 2015).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – двостулкові молюски з родини Sphaeriidae (Синицын, 1905). Необхідним є більш детальне вивчення життєвого циклу *G. varsoviensis* для уточнення другого проміжного хазяїна.

***Gorgoderina vitelliloba* (Olsson, 1876) Looss, 1902 (рис.3.4)**

Знайдений у трьох з 20 локалітетів, у Київській області (Білогородка, Трипілля, Ржищів). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці хазяїв становить 0,9%; чисельність в окремих вибірках складає по одному екземпляру (Додаток 8).

Локалізація: сечовий міхур.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих (Bombinatoridae, Bufonidae, Ranidae) амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Шималов, 2002, 2009; Saglam & Arikan, 2006; Düşen & Öz, 2006; Чихляев та ін., 2009; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – двостулкові молюски з родини Sphaeriidae (Синицын, 1905). Експериментально встановлений розвиток метацеркарій *G. vitelliloba* в пуголовках амфібій (Lees, 1953; Mitchell, 1973).

Родина Haematoloechidae Freitas & Lent, 1939

***Haematoloechus asper* Looss, 1899 (рис. 3.5)**

Знайдений в половині (10) досліджених локалітетів, у Київській, Кіровоградській та Одеській (Бурлакова Балка) областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 7,8% (мін. – 4% в Березівці, макс. – 47% в Бурлаковій Балці).



Рис. 3.5. **А** – *H. asper*, загальний вигляд статевозрілої особини; **Б** – *H. variegatus*, загальний вигляд статевозрілої особини; **В** – *S. similis*, загальний вигляд статевозрілої особини.

Локалізація: легені.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій з родини Ranidae, поширений у Західній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – червононогі молюски з родини Planorbidae Rafinesque, 1815 (Шарпило & Искова, 1989). Встановлено, що метацеркарії *H. asper* можуть розвиватись у рівнокрилих бабках (Zygoptera) (Odening, 1960; Добровольский, 1965). Наявність ректальних зябер (характерних для різнокрилих бабок Anisoptera) надає змогу церкаріям трематод пасивно проникати в бабок, що є ознакою їх вузькоспецифічності до других проміжних хазяїв (Snyder & Janovy, 1996). Отже, активне проникнення церкарій *H. asper* в бабок Zygoptera (які не мають ректальних зябер) та здатність метацеркарій

цього виду розвиватись в певній групі членистоногих свідчать про те, що *H. asper* має проміжну форму специфічності до хазяїна (Snyder & Tkach, 2001).

***Haematoloechus variegatus* (Rudolphi, 1819) Looss, 1899 (рис. 3.5)**

Знайдений в 14 з 20 локалітетів, у Київській, Житомирській (Вороневе), Полтавській, Кіровоградській, Дніпропетровській, Миколаївській (Богданівка), Одеській та Херсонській областях. Загальна екстенсивність інвазії у вибірці озерних жаб становить 13,9% (мін. – 3% в Тяглому, макс. – 45% у Вороневому).

Локалізація: легені.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Saglam & Arikian, 2006; Andreas, 2007; Резванцева та ін., 2010; Popiolek et al., 2011; Okulewicz et al., 2014; Herczeg et al., 2016; Erhan et al., 2017).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – черевоногі молюски з родини Planorbidae (Шарпило & Искова, 1989). Наявні дані щодо здатності *H. variegatus* заражати як рівнокрилих бабок Zygoptera, так і двокрилих комах Diptera (комарів *Anopheles maculipennis* Meigen, 1818), дозволяють віднести цей вид до широкоспецифічних по відношенню до других проміжних хазяїв (Snyder & Tkach, 2001).

***Skrjabinoeces similis* (Looss, 1899) Looss, 1899 (рис. 3.5)**

Знайдений у восьми з 20 локалітетів, у Київській (Тельбин, Біличі, Білогородка, Василів), Житомирській (Вороневе), Миколаївській (Богданівка), Одеській (Вилкове) та Херсонській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб складає 8,1% (мін. – 4,3% у Вилковому, макс. – 41,7% в Тельбіні).

Локалізація: легені.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій з родини Ranidae, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Grabda, 1960; Магуза, 1972; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Резванцева та ін., 2010). Згідно з даними В. Шарпила та Н. Іскової (Шарпило & Искова, 1989), цей вид зустрічається рідко у фауні України та заражає порівняно небагато хазяїв.

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є червоногі молюски з родини Planorbidae, в якості других проміжних хазяїв зареєстровані личинки рівнокрилих бабок (Grabda, 1960; Шарпило & Искова, 1989).

Таксономічна ремарка. Рід *Skrjabinoeces* Sudarikov, 1950 був встановлений для видів, у яких жовтівники не заходять за рівень сім'яників (Судариков, 1950). Деякі автори вважали *Skrjabinoeces* окремим родом (Скрябин & Антипин, 1962; Шарпило & Искова, 1989), тоді як інші розглядали його в якості підроду *Haematoloechus* (Odening, K. (1958)). Згідно з даними V. Tkach, *S. similis* є окремим видом, який окрім особливостей розміщення жовтівників суттєво відрізняється від представників *Haematoloechus* за морфологією церкарій (Tkach, 2008). Натомість V. Leon-Regagnon та J. Toran вважають *Haematoloechus* єдиним валідним родом родини Haematoloechidae, що налічує 70 видів (Leon-Regagnon & Toran, 2018). Додаткові молекулярно-філогенетичні дані є необхідними для уточнення статусу *S. similis* (Leon-Regagnon, 2024).

Родина Pleurogenidae Looss, 1899

Brandesia turgida (Brandes, 1888) Stossich, 1899 (рис. 3.6)

Знайдений у чотирьох з 20 локалітетів, у Житомирській (Вороневе, Малин), Кіровоградській та Одеській (Вилкове) областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 1,4%; чисельність в окремих вибірках складає декілька (1–4) екземплярів.

Локалізація: кишенеподібні вирости (крипти) стінки кишківника.

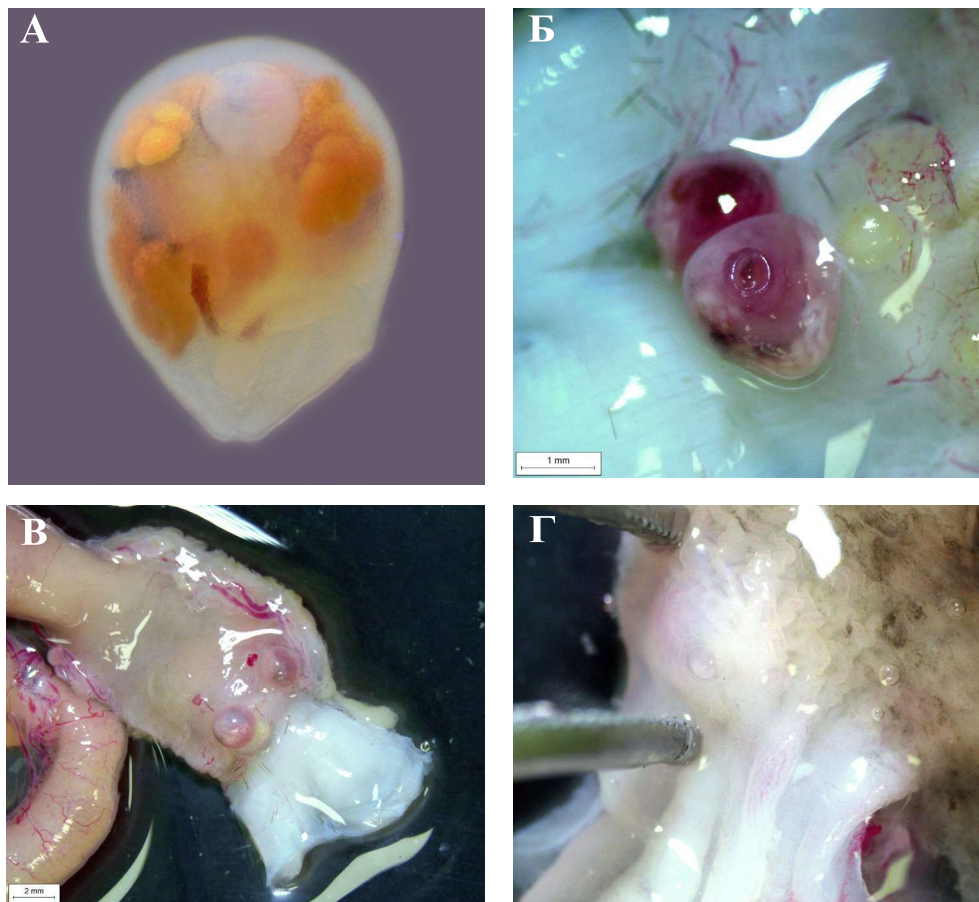


Рис. 3.6. *B. turgida*, А – загальний вигляд статевозрілої особини, вентрально; Б – дві особини, вилучені з крипт у стінці кишківника; В – дві особини у криптах в стінці кишківника; Г – отвір на внутрішній стінці кишківника, ймовірно, для вивільнення яєць *B. turgida*.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій родини Ranidae (частіше зустрічається у бурих жаб *Rana* spp.), поширений у Західній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009). Згідно з даними В. Шарпила та Н. Іскової, цей вид є рідкісним у фауні України та поширений спорадично (Шарпило & Искова, 1989).

Особливості біології. Життєвий цикл детально не вивчений. В дослідженні Z. Świdorski зі співавторами висунуто гіпотезу, що виду *B. turgida* притаманний пасивний спосіб зараження проміжного хазяїна (Świdorski et al.,

2014). Це може пояснювати відсутність в мірацидіїв нервових гангліїв або інших сенсорних структур, які використовувались би для активного пошуку молюска. Також, ймовірно, завдяки специфічній ультраструктурі яєць, вилуплення мірацидіїв відбувається лише після потрапляння в молюска певного виду (Świdorski et al., 2014). Це може свідчити про певний ступінь специфічності *B. turgida* до першого проміжного хазяїна.

Ремарка. Результати молекулярно-філогенетичних досліджень свідчать про близьку спорідненість між видами *B. turgida* та *P. confusus*, яка підтверджується багатьма морфологічними ознаками (Tkach et al., 2003). Водночас *B. turgida* значно відрізняється від *P. confusus* майже сферичною формою тіла (внаслідок локалізації в капсулах у стінці кишківника), скороченим заднім сегментом тіла та положенням статевого отвору відносно черевного присоска.

***Pleurogenes claviger* (Rudolphi, 1819) Looss, 1896 (рис. 3.7)**

Знайдений в 17 з 20 локалітетів в Київській, Житомирській, Полтавській, Кіровоградській, Одеській та Миколаївській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці хазяїв становить 35,1% (мін. – 16% в Березівці, макс. – 80% в Богданівці).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Andreas, 2007; Резванцева та ін., 2010; Erhan & Gherasim, 2015; Herczeg et al., 2016).

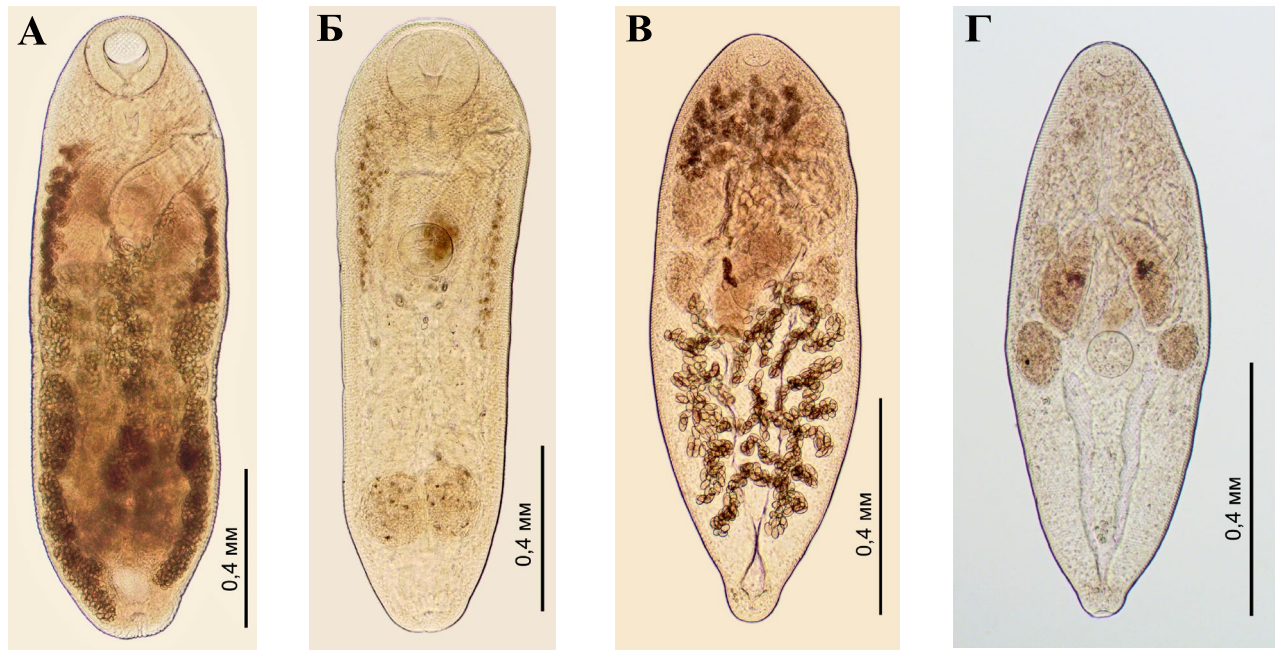


Рис. 3.7. **А** – *P. claviger*, статевозріла особина; **Б** – *P. claviger*, ювенільна особина; **В** – *P. medians*, статевозріла особина; **Г** – *P. medians*, ювенільна особина.

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – черевоногі молюски, переважно з родини Bithyniidae та іноді Planorbidae. Метацицеркарії розвиваються у водних членистоногих (комах та ракоподібних) (Шарпило & Искова, 1989).

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях серед трематод амфібій родини Pleurogenidae вказані знахідки *Candidotrema loossi* (Africa, 1930) (Шарпило & Искова, 1989). Морфологічні відмінності між *C. loossi* та *P. claviger* є незначними, а диференціація роду *Candidotrema* від інших видів роду *Pleurogenes* ще більш ускладнена. На підставі високої морфологічної подібності та результатів молекулярного дослідження *Candidotrema* визнаний синонімом *Pleurogenes* (Tkach et al., 2003).

***Pleurogenes loossi* Africa, 1930**

Знайдений в околицях села Піски (Миколаївська область) та у вибірці озерних жаб, зібраний в селі Бурлакова Балка (Одеська область). *Pleurogenes loossi* заражав більше половини хазяїв у вибірці з Бурлакової Балки (екстенсивність

інвазії 52,9%), на відміну від амфібій з села Піски, де вид паразитував лише в одній особині з десяти (екстенсивність інвазії 10%) (Додаток 8).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980). Відмічені поодинокі знахідки *P. loossi* в прудкої ящірки *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 на території України (Шарпило, 1976).

Особливості біології. Нам не вдалось знайти опубліковані дослідження життєвого циклу *P. loossi*. Ймовірно, першими проміжними хазяями є молюски родини Bithyniidae, а другими – водні членистоногі, подібно до життєвого циклу іншого виду роду *Pleurogenes* – *P. claviger*.

Таксономічна ремарка. Спершу вид був описаний в складі роду *Pleurogenes*, однак згодом був виділений в самостійний рід *Candidotrema* Dollfus, 1951 через різне положення сім'яників (Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989). Їх розташування (в середній частині тіла у *C. loossi* та позаду в *P. claviger*) є єдиною морфологічною відмінністю між цими таксонами; деякі інші представники роду *Pleurogenes* також мають сім'яники в середній частині тіла. Згодом молекулярно-філогенетичні дослідження трематод надродина Microphalloidea продемонстрували високу спорідненість між *Pleurogenes* та *Candidotrema* (Tkach et al., 2003). Отже, на основі молекулярних даних та значної морфологічної подібності (*Candidotrema* не має унікальних діагностичних ознак), таксономічний статус *C. loossi* був відновлений до початкового – *Pleurogenes loossi* Africa, 1930 (Tkach et al., 2003).

***Pleurogenoides medians* (Olsson, 1876) Travassos, 1921 (рис. 3.7)**

Виявлений в більшості (19) досліджених місць збору, за винятком локалітету поряд з озером Сиваш у Херсонській області. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 51,3%; загальна чисельність складає 3725 екземплярів. Найвищі (100%) показники трапляння відмічені в амфібіях з

Одеської (Бурлакова Балка) та Миколаївської (Піски) областей (Додаток 8). Натомість у вибірці з околиць міста Ржищів лише одна жаба виявилась зараженою *P. medians* (екстенсивність інвазії 4,8%).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Saglam & Arikan, 2006; Düşen & Öz, 2006; Andreas, 2007; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Erhan & Gherasim, 2015; Erhan et al., 2017; Koyun et al., 2015; Herczeg et al., 2016). Один з найбільш звичайних та поширених паразитів амфібій України (Шарпило & Искова, 1989).

Статевозрілі особини *P. medians* були виявлені в природних умовах також у прудких ящірок *Lacerta agilis* Linnaeus, 1758 на території України (Sharpilo et al., 2001); експериментально здатні заражати хамелеонів (Шарпило & Искова, 1989). В якості транзитних хазяїв були зазначені болотяна черепаха *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758) та щука *Esox lucius* Linnaeus, 1758 (Шарпило & Искова, 1989).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – черевоногі молюски, переважно з родини Bithyniidae, а також з родини Lymnaeidae. *Pleurogenoides medians* властива широка специфічність до других проміжних хазяїв. Метацеркарії виявлені в різних груп водних членистоногих: личинок та імаго бабок, одноденок, волохокрильців, вислокрилок, двокрилих, павуків, жуків та ракоподібних (Масу, 1964). Метацеркаріям *P. medians* властивий факультативний прогенез (Grabda-Kazubska, 1976).

Таксономічна ремарка. Досліджуючи паразитів рептилій в Харківській області, Н. Шевченко та Л. Белінісова виявили та описали гельмінта веретільниці в якості нового виду *P. anguis* (Шевченко & Белинісова, 1964). Згодом цей вид був знайдений в зелених жабах й часничниці та включений до

складу фауни амфібій України як *P. stromi* Travassos, 1930 (Хотеновский, 1970; Рыжиков та ін., 1980). Однак на думку В. Шарпила, який ознайомився з типовим матеріалом, *P. stromi* виявився значною мірою морфологічно подібним до виду *P. medians* та зрештою був визнаний його синонімом (Шарпило, 1976; Шарпило & Искова, 1989).

***Prosotocus confusus* (Looss, 1896) Looss, 1899 (рис. 3.8)**

Знайдений у більшості (18) досліджених місць збору, окрім локалітету поблизу села Василів (Київська область) та озера Сиваш (Херсонська область). Мінімальне (15,4%) значення екстенсивності інвазії зареєстроване для амфібій поблизу села Богданівка (Миколаївська область). Найвищий (100%) показник трапляння *P. confusus* в озерних жабах відмічений в с. Підгородне (Дніпропетровська область) (Додаток 8). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці хазяїв становить 46,7%; загальна чисельність – 2849 екземплярів.

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Andreas, 2007; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Karakaş, 2015; Erhan & Gherasim, 2015; Erhan et al., 2017). Один з найбільш звичайних та поширених видів трематод амфібій України (Шарпило & Искова, 1989).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – червононогі молюски з родини Bithyniidae. Другі проміжні хазяї – водні членистоногі (комахи та ракоподібні). Метациркуліаріям притаманний факультативний прогенез, що може бути пов'язано зі зникненням дефінітивних хазяїв, а отже – забезпечує існування даного виду у середовищі другого порядку (Баянов, 1975; Grabda-Kazubska, 1976). Функцію розповсюдження яєць *P. confusus* в такому випадку

можуть виконувати птахи, що живляться личинками бабок; встановлено, що яйця проходять крізь травний тракт в морфологічно незмінному вигляді (Баянов, 1975).

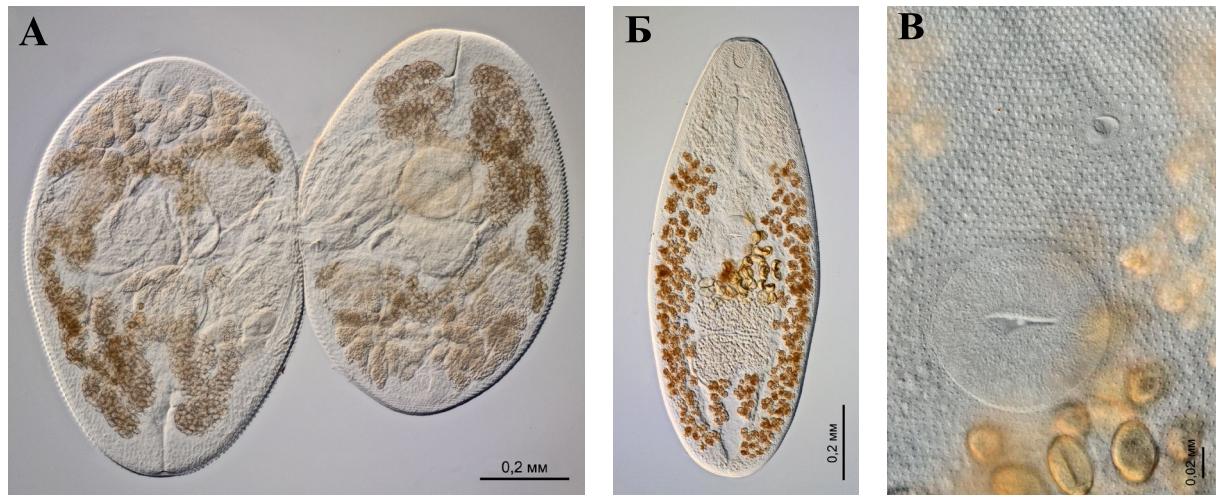


Рис. 3.8. **А** – Дві особини *P. confusus in copula*; **Б** – *O. ranae*, статевозріла особина вентрально; **В** – *O. ranae*, черевний присосок та статевий отвір у середній частині тіла.

Таксономічна ремарка. В низці публікацій щодо гельмінтів амфібій (Голикова, 1960; Магуза, 1972) зазначений вид *P. fuelleborni* Travassos, 1930. Його морфологічна диференціація від *P. confusus* не була чітко визначена та потребувала уточнень. Деякі автори розглядали *P. fuelleborni* як підвид *P. confusus* (Odening, 1957), дехто вважав їх одним видом; зрештою морфологічні відмінності між *P. fuelleborni* та *P. confusus* були вказані як незначні та *P. fuelleborni* визнали синонімом *P. confusus* (Tscherner, 1966).

Родина Telorchiidae Looss, 1899

Dolichosaccus rastellus (Olsson, 1876) Travassos, 1930

Серед 345 особин озерних жаб в нашому дослідженні, лише дві особини були заражені *D. rastellus* (екстенсивність інвазії 0,6%). Нами знайдено три екземпляри *D. rastellus* в жабах з села Трипілля (Київська область) (Додаток 8).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, Рыжиков та ін., 1980). Згідно з відомостями В. Шарпила та Н. Іскової, цей вид є рідкісним у фауні України та частіше зустрічається в кумок (*Bombina* spp.), зрідка відмічені знахідки в амфібій родини Ranidae (Шарпило & Іскова, 1989).

Особливості біології. Життєвий цикл загалом подібний до такого в іншого виду трематод родини Telorchidae – *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) Looss, 1907. Перші проміжні хазяї – молюски з родини Lymnaeidae. Церкарії потрапляють в пуголовка амфібій перорально та згодом досягають статевої зрілості в цій особині хазяїна за рахунок аутоінвазії (ексцистовані метацеркарії мігрують з ротової порожнини в кишківник) (Шарпило & Іскова, 1989). Таке поєднання ролей другого проміжного та остаточного хазяїв в одній особині амфібій є характерною властивістю життєвого циклу *D. rastellus*. Наявні експериментальні дані щодо участі комах (вислокрилок та бабок) як других проміжних хазяїв, однак їх участь є радше другорядною та необов'язковою в життєвому циклі цього виду (Судариков та ін., 2002).

Таксономічна ремарка. Індивідуальна морфологічна мінливість *Dolichosaccus* Johnston, 1912 спонукала різних авторів розділити його на декілька підродів та навіть окремих родів (Font & Lotz, 2008). Необхідні додаткові дослідження для уточнення меж таксону *Dolichosaccus*.

***Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) Looss, 1907 (рис. 3.8)**

Один з найбільш поширених (знайдений в усіх локалітетах) та численних (10221 екземплярів в об'єднаній вибірці) видів серед гельмінтів *P. ridibundus* в даному дослідженні. Трапляння в амфібіях було максимальним (100%) у вибірках з Київської (Ольжин острів, Білогородка), Житомирської (Вороневе, Коростишів), Дніпропетровської та Миколаївської (Піски) областей. Слід зазначити, що інтенсивність зараження жаб може сягати тисяч екземплярів. В

одній амфібії з Ольжиного острова було встановлено гіперінвазію *O. ranae* – 2326 екземплярів (переважно молодих особин) цього виду (Додаток 8).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих амфібій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Karakaş, 2015; Koyun et al., 2015; Erhan & Gherasim, 2015; Erhan et al., 2017; Herczeg et al., 2016). В якості транзитних хазяїв зазначені вуж звичайний *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758), гадюка звичайна *Vipera berus* Linnaeus, 1758 та степова *V. ursinii* (Bonaparte, 1835) (Шарпило & Искова, 1989).

Особливості біології. Перші проміжні хазяї – молюски з родини Lymnaeidae. Експериментально доведено, що в життєвому циклі *O. ranae* амфібії виконують роль як другого проміжного, так і дефінітивного хазяїна (Grabda-Kazubska, 1969, 1976). Такий скорочений життєвий цикл є нормальним та основним шляхом зараження для цього виду трематод.

Згідно з дослідженнями В. Grabda-Kazubska, церкарії *O. ranae* плавають прямо під поверхнею води та, відповідно, проникають переважно в дорослих амфібій (Grabda-Kazubska, 1976). Водночас церкарії трематод, що перебувають ближче до дна водойми, проникатимуть в пуголовків (наприклад, церкарії виду *D. rastellus* (Grabda-Kazubska, 1969)).

Відповідно до свідчень інших авторів, другим проміжним хазяїном *O. ranae* можуть бути як пуголовки, так амфібії після метаморфозу (Шарпило & Искова, 1989). У випадку з пуголовками, церкарії можуть проникати в різні частини їх тіла та інцистуватись там; дефінітивний хазяїн (інша особина амфібії) заражається через проміжного хазяїна за рахунок канібалізму. Якщо церкарії проникають в молодих амфібій після метаморфозу, то вони проникають безпосередньо в щічну порожнину жаб та інцистуються на

слизовій оболонці. Тоді дефінітивний хазяїн (та сама особина, що функціонувала як проміжний хазяїн) заражається в результаті аутоінвазії. Також церкарії можуть інцистуватись під шкірою молодих амфібій; в такому випадку метацеркарії відкидаються разом з епітелієм під час линьки та згодом заковтуються дефінітивним хазяїном (Grabda-Kazubska, 1969).

Таксономічна ремарка. *Opisthioglyphe ranae* характеризується значною індивідуальною мінливістю у формі тіла, співвідношенні розмірів присосок, формі та ступені розвитку статевих органів (зокрема, жовтівників) (Grabda-Kazubska, 1969). Через широку мінливість виду *O. ranae*, його морфологічні форми часто сприймали за окремі види (*O. endoloba*, *O. natricis* тощо) (Шарпило & Искова, 1989). Це також стосувалось і виду *O. rastellus* (Olsson, 1876) Looss, 1907. Однак попри значну морфологічну подібність з іншими *Opisthioglyphe*, *O. rastellus* віднесли до окремого роду – *Dolichosaccus* (Font & Lotz, 2008).

Невизначені личинки трематод родини Echinostomatidae Looss, 1899

За морфологічними ознаками визначення цих метацеркарій до рівня роду було неможливим. Ймовірно, дефінітивними хазяями цих трематод є птахи.

Метацеркарії трематод з родини Echinostomatidae Looss, 1899 знайдені у *P. ridibundus* в одному локалітеті – у місті Вилкове (Одеська область) (Додаток 8). Лише дві особини амфібій з Вилкового виявились зараженими цими личинками трематод (екстенсивність інвазії 8,7%), але їхня чисельність сягала по декілька десятків (21 та 44) екземплярів в кожному хазяїні. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці жаб становить 0,6%.

Ряд Diplostomida

Родина Diplostomidae Poirier, 1886

Codonocephalus urniger (Rudolphi, 1819) Lühe, 1909 (метацеркарія) (рис. 3.9)

Знайдений у *P. ridibundus* в 14 з 20 локалітетів у Київській (Біличі, Тягле, Ольжин острів, Трипілля, Ржищів), Житомирській (Вороневе, Малин), Полтавській, Кіровоградській, Дніпропетровській, Одеській та Миколаївській областях. Лише дві особини озерних жаб зі Ржищева виявились зараженими *C. urniger* (екстенсивність інвазії 9,5%), однак чисельність метацеркарій сягала понад 200 екземплярів в кожному хазяїні. Трапляння в амфібіях було максимальним (100%) у вибірках з Миколаївської (Піски) та Дніпропетровської (Підгородне) областей. Крім того, окремі особини жаб з Підгородного містили понад 500, а деколи й майже 1000 екземплярів цього виду. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці хазяїв становить 38%. Попри порівняно невисоке трапляння в амфібіях, *C. urniger* є одним з найчисельніших в даному дослідженні – його загальна чисельність сягає 15171 екземплярів.

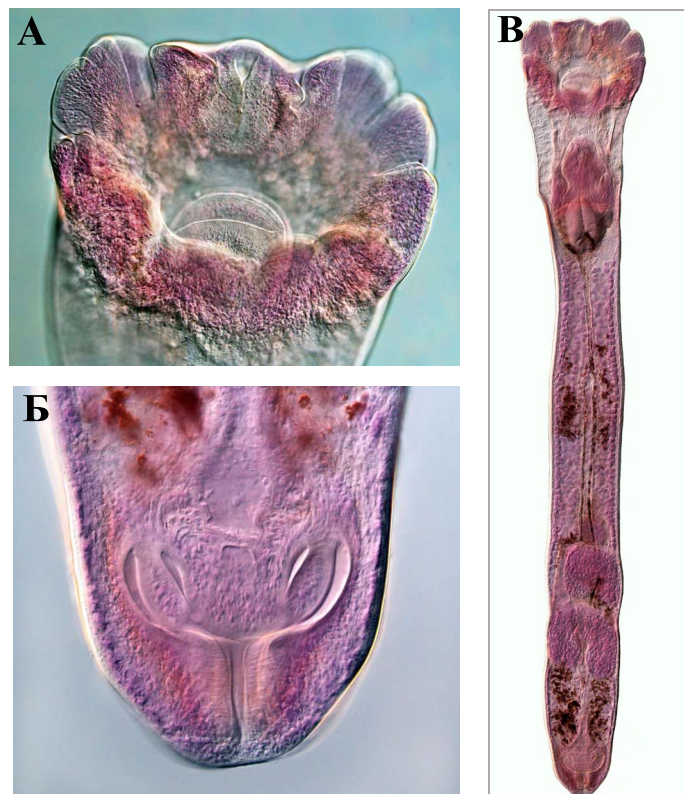


Рис. 3.9. *C. urniger*, ексцистована метацеркарія, А – передня частина тіла; Б – задня частина тіла; В – загальний вигляд, вентрально (за Achatz et al., 2019).

Локалізація: плевра порожнини тіла, м'язи, під шкірою, вздовж крупних нервів, поверхня та паренхіма внутрішніх органів, гонади, спинномозковий канал. Метацеркарії знаходяться всередині тонкостінних нещільних цист.

Хазяї та поширення. Метацеркарії паразитують у жаб, переважно з роду *Pelophylax*, у Західній та Центральній Палеарктиці (Биховський, 1932; Мазурмович, 1951; Grossman-Pojmańska & Sandner, 1958; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Düşen & Öz, 2006; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є червоногі молюски родини Lymnaeidae. Дефінітивними хазяями є чаплеві птахи: бугай *Botaurus stellaris* (Linnaeus, 1758), бугайчик *Ixobrychus minutus* (Linnaeus, 1766), та зрідка інші представники родини Ardeidae (Grabda, 1958). Змії (зазвичай вужі *Natrix* spp., зрідка полоз *Elaphe dione* (Pallas, 1773)) можуть слугувати в якості паратенічних хазяїв (Судариков та ін., 2002).

Примітки. Деякі автори висували припущення, що життєвий цикл *C. urniger* включає трьох проміжних хазяїв: (1) молюск, (2) невизначений хазяїн, в якому розвиваються метацеркарії, та (3) амфібія, в якій розвивається доросла незріла форма («adult immature form») (Dollfus et al., 1956). Однак на думку інших дослідників, личинка *C. urniger*, виявлена в амфібіях, є типовою метацеркарією та її розвиток завершується у другому проміжному хазяїні (Судариков, 1959). Подальше дослідження, присвячене розвитку метацеркарій *C. urniger*, підтвердило, що життєвий цикл включає в себе двох проміжних хазяїв – молюска та амфібію (Niewiadomska, 1964).

Метацеркаріям *C. urniger* властивий прогенез: перебуваючи в проміжному чи паратенічному хазяїні, личинки мають повністю сформовану, але не функціонуючу репродуктивну систему (Niewiadomska, 1964; 2002b).

Інтенсивність зараження амфібій цим видом трематод може сягати кількох тисяч екземплярів. Так, нами виявлено 2196 екземплярів *C. urniger* в

одній особині озерної жаби у вибірці з Одеської області (Бурлакова Балка). Присутність метацеркарій у великій кількості, очевидно, здійснює патогенний вплив на хазяїна та, в разі локалізації на органах репродуктивної системи, може призвести до паразитарної кастрації. Явище паразитарної кастрації зелених жаб, спричиненої *C. urniger*, було також виявлене й іншими авторами (Dollfus et al., 1956).

Таксономічна ремарка. Незвичайна морфологія *C. urniger* (чашеподібна просома, невиразний «holdfast» орган, добре розвинена протеолітична залоза) сприяла тому, що систематичне положення виду довго залишалось суперечливим. Різні дослідники неодноразово переміщували монотиповий рід *Codonocephalus* Diesing, 1850 між родинami Diplostomidae та Strigeidae керуючись різними морфологічними ознаками.

Молекулярно-філогенетичні дані неодноразово демонстрували, що родини Diplostomidae та Strigeidae не мають монофілетичного походження (Blasco-Costa & Locke, 2017; Hernández-Mena et al., 2017; Achatz et al., 2019). Згідно з результатами досліджень на основі 28S послідовностей, *C. urniger* утворює ще одну гілку в політомії, яка охоплює Diplostomidae, Strigeidae та Proterodiplostomidae (Achatz et al., 2019). Отже, унікальні морфологічні ознаки та наявність прогенезу в метацеркарій відображають філогенетичне положення *C. urniger* як самостійної гілки серед представників ряду Diplostomoidea.

***Neodiplostomum* spp. (метацеркарія) (рис. 3.10)**

Представники роду *Neodiplostomum* Railliet, 1919 нами знайдені у двох з 20 локалітетів у місті Вилкове (Одеська область, екстенсивність інвазії 13%) та поблизу села Березівка (Кіровоградська область, екстенсивність інвазії 16%).

Локалізація: порожнина тіла, паренхіма внутрішніх органів. Метацеркарії не утворюють щільних цист, оточені сполучнотканинною капсулою.

Хазяї та поширення. Метацеркарії паразитують в безхвостих амфібіях родини Ranidae, переважно *Pelophylax* spp., у Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951; Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2009).

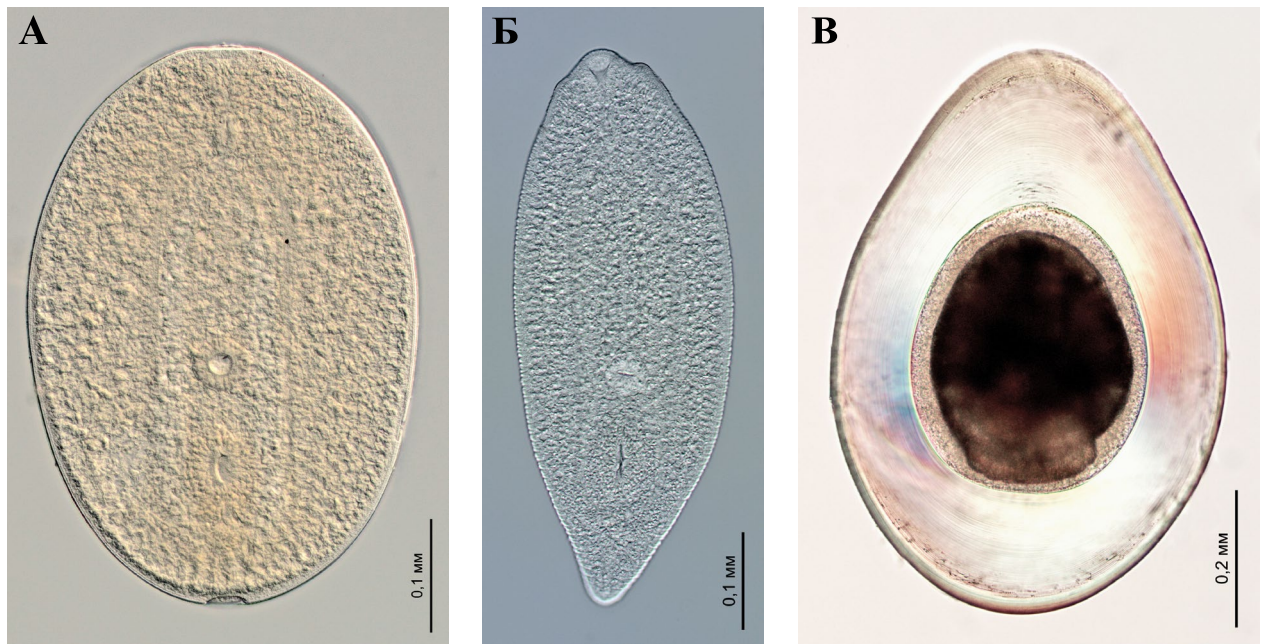


Рис. 3.10. **А** – *Neodiplostomum* spp., вилучена з капсули метацеркарія, вентрально; **Б** – *T. excavata*, метацеркарія, вентрально; **В** – *Strigea* spp., інцистована метацеркарія.

Особливості біології. Першими проміжними хазяями видів роду *Neodiplostomum* є черевоногі молюски родини Planorbidae, метацеркарії знайдені в безхвостих амфібіях родини Ranidae, переважно *Pelophylax* spp. Статевозрілі особини паразитують в хижих птахів (Falconiformes та Strigiformes) (Niewiadomska, 2002b; Судариков та ін., 2002). В якості паратенічних хазяїв відмічені змії (*Natrix* spp., *Vipera* spp.) (Шарпило, 1976; Niewiadomska, 2002b).

Таксономічна ремарка. Паразитовання у птахів, як дефінітивних хазяїв *Neodiplostomum*, раніше використовувалось для відокремлення їх від роду *Fibricola* Dubois, 1932, паразитів ссавців (Niewiadomska, 2002b). Однак

нещодавні морфологічні та молекулярно-філогенетичні дослідження в Північній Америці не підтвердили статус *Fibricola* як незалежного роду та визнали його молодшим синонімом *Neodiplostomum* (Achatz et al., 2022). Молекулярні дані не виявили відмінностей між *Neodiplostomum* та *Fibricola* та продемонстрували відсутність специфічності до птахів або ссавців, які є їхніми остаточними хазяями. Отже, це розширило список видів гельмінтів, які використовують амфібій як проміжних хазяїв, заражаючи тварин-батрахофагів. Актуальними є подальші дослідження різноманіття та філогенетичних взаємозв'язків личинкових стадій паразитів амфібій у різних географічних регіонах, зокрема, на території України.

Примітки. З огляду на значну схожість метацеркарій роду *Neodiplostomum* Railliet, 1919, їх ідентифікація є ускладненою. Наприклад, паразити яструбових птахів *N. attenuatum* (von Linstow, 1906) La Rue, 1926 та *N. spathoides* Dubois, 1937, що зазначені в літературі як паразити амфібій на стадії метацеркарії, морфологічно є дуже подібними. Згідно з діагностичним ключем для визначення, відмінності полягають у розташуванні черевного присоска відносно «holdfast» органу (відстань дорівнює половині діаметра присоска або всій довжині діаметра присоска) та кількості поперечних комісур вторинної екскреторної системи (три або чотири) (Судариков та ін., 2002). Ми припускаємо, що такі ознаки, як форма та розмір присосок відносно інших структур, можуть бути мінливими в різних екземплярів личинок трематод за рахунок особливостей фіксації – температури дистильованої води, концентрації спирту та інших технічних умов. Отже, морфологічна ідентифікація видів роду *Neodiplostomum* на стадії метацеркарії в амфібій є недостатньо надійною. Необхідними є детальні морфологічні та молекулярні дослідження личинкових стадій та статевозрілих особин, а також вивчення життєвих циклів *Neodiplostomum*, що полегшить їх видову ідентифікацію в амфібіях.

***Tylodelphys excavata* (Rudolphi, 1803) Szidat, 1935 (метацеркарія) (3.10)**

Виявлений в семи з 20 локалітетів у Київській (Тягле, Ольжин острів, Ржищів), Житомирській (Коростишів), Кіровоградській та Одеській областях. Трапляння *T. excavata* було максимальним (100%) у амфібій з міста Коростишів, а також у вибірці жаб, зібраних в селі Бурлакова Балка. Крім того, чисельність метацеркарій *T. excavata* з Бурлакової Балки сягала найвищого значення в даному дослідженні – 710 екземплярів в одній особині озерної жаби.

Локалізація: спинномозковий канал (у спинномозковій рідині, в товщі оболонки спинного мозку), зрідка у травній системі та порожнині тіла. Метацеркарії не формують цист.

Хазяї та поширення. Метацеркарії паразитують в безхвостих амфібій родини Ranidae, переважно *Pelophylax* spp., у Західній Палеарктиці (Мазурмович, 1951; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2009; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є молюски родини Planorbidae, метацеркарії знайдені в безхвостих амфібій родини Ranidae. Статевозрілі особини паразитують в лелеках роду *Ciconia* Brisson, 1760 Рыжиков та ін., 1980; Судариков та ін., 2002).

Гіперінвазія личинками *T. excavata* в спинномозковому каналі амфібій призводить до порушень роботи нервової системи, змін поведінки та погіршення рухливості жаб, що робить їх більш вразливою здобиччю для птахів. В той час як інтенсивне зараження лелек видом *T. excavata* є частою причиною смерті птахів через глибокі виразки в тонкому кишківнику (Heneberg & Sitko, 2021).

Таксономічна ремарка. Ідентифікація трематод родини Diplostomidae, зокрема на личинкових стадіях, на основі виключно морфологічних ознак є ускладненою. Таким чином, складнощі у визначенні метацеркарій та застосування молекулярних методів призвели до знахідок криптичних видів. Молекулярні дослідження статевозрілих *Tylodelphys* spp. з птахів Центральної

Європи виявили існування комплексу *T. excavata*, який раніше вважався одним видом, однак тепер включає принаймні три окремі види (Heneberg & Sitko, 2021). Ці три види є морфологічно подібними, однак добре розділяються на генетичному рівні.

Основним видом залишається *T. excavata sensu stricto* зі свого типового хазяїна – білого лелеки *Ciconia ciconia* (Linnaeus, 1758), що заражається при поїданні амфібій. Другий вид представлений *T. circibuteonis* Odening 1962, що переважно паразитує в хижих птахів, однак може також зустрічатись і в лелек. Третій вид був нещодавно описаний як *T. nigriciconis* sp. n. Heneberg & Sitko, та попри свою морфологічну схожість на *T. excavata sensu stricto*, цей вид паразитує в чорного лелеки *C. nigra* (Linnaeus, 1758).

Незважаючи на преференції *C. nigra* в живленні рибою, птах харчується на заплавах луках та поблизу водойм, що може посприяти потраплянню церкарій *T. nigriciconis* в амфібій. Отже, ми не можемо виключати присутність декількох видів роду *Tylodelphys* в зелених жабах в межах ареалу поширення чорного лелеки на території України.

Примітки. В деяких публікаціях вказані знахідки метацеркарії *T. clavata* (von Nordmann, 1832) Diesing, 1850 у ставкової жаби та тритона звичайного на території Українського Полісся (Магуза, 1969). Оскільки дані про ці знахідки не супроводжуються ілюстраціями, а метацеркарії *T. clavata* паразитують в склистому тілі ока прісноводних риб, ми не можемо виключати ймовірність помилкової ідентифікації *T. clavata* в амфібіях.

Родина Strigeidae Railliet, 1919

***Strigea* spp.** (метацеркарія) (рис. 3.10)

Не визначені до виду личинки *Strigea* Abildgaard, 1790 нами знайдені у *P. ridibundus* лише в місті Вилкове та у вибірці озерних жаб, зібраних поблизу села Бурлакова Балка (Одеська область). Екстенсивність інвазії амфібій метацеркаріями роду *Strigea* у місті Вилкове сягала 43,5%. Подібне трапляння

(37,8%) личинок стригеїд в озерних жабах у Вилковому спостерігалось також в іншому дослідженні (Волгарь-Пастухова, 1959). Отже, амфібії в дельті річки Дунай активно забезпечують циркуляцію гельмінтів, які заражають денних хижих птахів на дорослих стадіях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 3.8%.

Локалізація: м'язи (найчастіше тулуба та кінцівок), порожнина тіла, гонади, покриви внутрішніх органів. Метацеркарії оточені щільною товстостінною цистою яйцеподібної форми, що вкрита сполучнотканинною капсулою.

Хазяї та поширення. Метацеркарії паразитують у безхвостих амфібій у Західній Палеарктиці (Мазурмович, 1951; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Sey & Eöry, 1992; Шималов, 2002, 2009; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. На відміну від більшості трематод ряду Diplostomida, що використовують трьох хазяїв в своєму життєвому циклі, види роду *Strigea* є винятком, оскільки потребують чотирьох хазяїв для своєї успішної циркуляції (Blasco-Costa & Locke, 2017). Першими проміжними хазяями є молюски родини Planorbidae. Амфібії слугують як другими проміжними хазяями для неінцистованих мезоцеркарій, так і третіми проміжними хазяями, в яких личинки інцистуються та перетворюють на метацеркарій.

Статевозрілі особини заражають переважно денних хижих, рідше совоподібних птахів (*S. strigis* (Schrunk, 1788) Abildgaard, 1790, *S. falconis* Szidat, 1928); дефінітивними хазяями *S. sphaerula* (Rudolphi, 1803) Mathias, 1925 є воронові птахи (Heneberg et al., 2018). Види роду *Strigea* мають широке коло паратенічних хазяїв, що включає рептилій, птахів та ссавців (Судариков та ін., 2002). Серед рептилій, серед паратенічних хазяїв відмічені змії (*Natrix* spp., *Vipera* spp.) (Шарпило, 1976; Niewiadomska, 2002a).

Таксономічна ремарка. Взаємовідносини між трематодами родини Strigeidae складні та невизначені – молекулярні дані свідчать про те, що родина є парафілетичною (Olson et al., 2003; Heneberg et al., 2018; López-Jiménez et al., 2023). Згідно з інформацією, наданою декількома авторами (наприклад, Рыжиков та ін., 1980; Судариков та ін., 2002) в регіоні Східної Європи амфібії є проміжними хазяями для родів *Strigea*, *Parastrigea* Szidat, 1928 та *Apharyngostrigea* Ciurea, 1927. Однак відповідно до ключів для визначення трематод, метацеркарії роду *Apharyngostrigea* паразитують в рибах (Niewiadomska, 2002a).

Представники родів *Strigea* та *Parastrigea* незначно відрізняються між собою, що ускладнює ідентифікацію як статевозрілих, так і личинкових особин. Молекулярно-філогенетичні дослідження стригейд птахів Центральної Європи продемонстрували, що рід *Strigea* є парафілетичним таксоном, який складається з декількох груп.

Спільну групу становлять *S. strigis* та *P. robusta* Szidat, 1928. Отже, на основі філогенетичної спорідненості та подібної морфології, *P. robusta* був віднесений до роду *Strigea* та переописаний як *Strigea robusta* (Szidat, 1928) Heneberg & Sitko in Heneberg, Sitko, Těšínský, Rząd & Bizon, 2018 (Heneberg et al., 2018). Використовуючи жаб як проміжних хазяїв, *S. robusta* досягає статевої зрілості в качкових птахів (типовим хазяїном є *Anas platyrhynchos* Linnaeus, 1758). Іншу групу складає вид *S. falconis*, що може бути віднесений до нового роду (клада «Cryptostrigea»), враховуючи його відокремленість від інших стригейд птахів у філогенетичному аналізі (Heneberg et al., 2018). Необхідним є подальший аналіз видів родини Strigeidae за межами Центральної Європи для встановлення їх філогенетичних взаємовідносин, опису коректних діагностичних ознак та створення оновленого ключа для визначення.

Примітки. Морфологічна ідентифікація стригейд на стадії метацеркарії в жабах є недостатньо надійною. Згідно з ключем для визначення, відмінності полягають у товщині та формі цисти (еліпсоподібна або яйцеподібна), однак її

важко розрізнити без порівняння різних видів між собою (Рыжиков та ін., 1980). Урахування форми тіла для визначення личинок часто є неінформативним для *Strigea*, оскільки вона може видозмінитись внаслідок вивільнення метацеркарій з щільних товстостінних цист. Отже, ми обмежили ідентифікацію личинок *Strigea* spp. до рівня роду.

Ряд Plagiorchiida

Родина Encyclometridae Mehra, 1931

Encyclometra colubrimurorum (Rudolphi, 1819) Dollfus in Joyeux & Houdemer, 1928 (метацеркарія) (рис. 3.11)

Нами відмічені поодинокі знахідки метацеркарій в *P. ridibundus* в Полтавській та Одеській областях (Додаток 8). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 0,9%; чисельність в окремих вибірках складає по одному екземпляру.

Локалізація: порожнина тіла, внутрішні органи. Метацеркарії оточені порівняно великими, кулеподібними цистами.

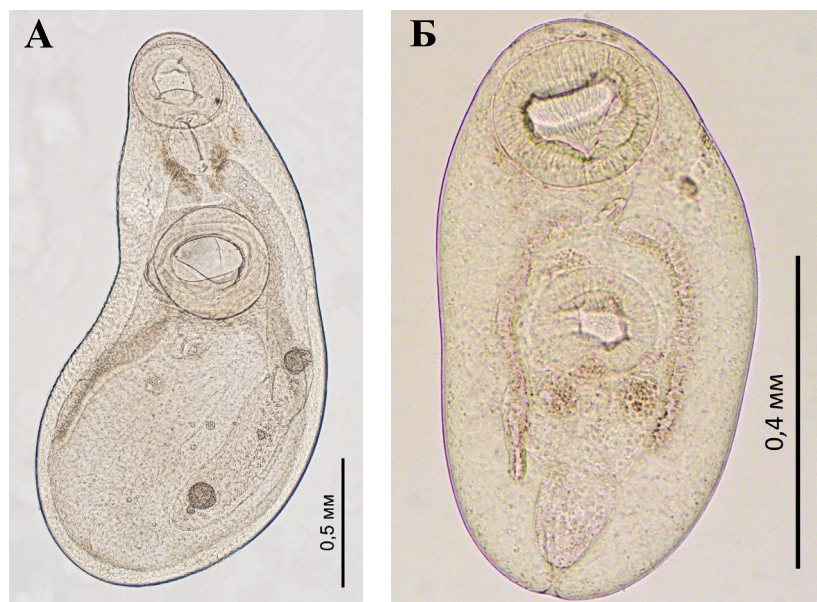


Рис. 3.11. А – *E. colubrimurorum*, ексцистована метацеркарія; Б – *P. cloacicola*, ексцистована метацеркарія.

Хазяї та поширення. Метацеркарії паразитують у безхвостих амфібій у Західній та Центральній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989; Düşen & Öz, 2006; Шималов, 2009; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. Нам не вдалось знайти оновлені опубліковані дослідження життєвого циклу *E. colubrimurorum*, зокрема відсутні свідчення про першого проміжного хазяїна. В безхвостих амфібіях вид паразитує на стадії метацеркарії.

Дефінітивними хазяями є змії (*Natrix* spp., поодинокі знахідки у *Vipera* spp.) (Шарпило, 1976). Деякими авторами було відмічено, що мірацидії *E. colubrimurorum* покидають яйця ще в матці статевозрілої особини (Гинецинская, 1968; Шарпило, 1976). Необхідним є більш детальне вивчення життєвого циклу *E. colubrimurorum* для уточнення першого проміжного хазяїна.

Таксономічна ремарка. Спершу більшість авторів відносили рід *Encyclometra* Baylis & Cannon, 1924 до родини Plagiorchiidae (надродина Plagiorchioidea). Однак це твердження було спростоване, враховуючи особливості будови екскреторної системи *Encyclometra*, які значно відрізняються від представників Plagiorchiidae (Tkach, 2008). Крім того, численні молекулярно-філогенетичні дослідження (наприклад, Olson et al., 2003; Pérez-Ponce de León & Hernández Mena, 2019; Knudson et al., 2023) підтвердили спорідненість *Encyclometra* з представниками іншої надродини – Gorgoderoidea. Отже, на основі морфологічних та молекулярних даних, *Encyclometra* переміщено в окрему родину Encyclometridae в межах надродини Gorgoderoidea.

Родина Leptophallidae Dayal, 1938

Paralepoderma cloacicola (Lühe, 1909) Dollfus, 1950 (метацеркарія) (рис. 3.11)

Знайдений у п'яти з 20 локалітетів у Житомирській (Вороневе, Малин), Полтавській та Одеській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 4,9% (мін. – 5,9% в Бурлаковій Балці, макс. – 50% в Малині).

Локалізація: порожнина тіла, внутрішні органи, м'язи, часто у м'язах горла. Метацицеркарії оточені білуватими тонкостінними цистами.

Хазяї та поширення. Метацицеркарії паразитують у безхвостих (рідше у хвостатих) амфібій у Західній та Центральній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989; Шималов, 2009; Резванцева та ін., 2010).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є молюски родини Planorbidae, метацицеркарії знайдені у безхвостих та хвостатих амфібій. Статевозрілі особини паразитують в змії роду *Natrix*, рідше *Vipera* (Grabda-Kazubska, 1975). Метацицеркарії *P. cloacicola* схильні до прогенезу. Знахідки прогенетичних метацицеркарій цього виду у проміжних хазяїв спостерігались декількома авторами, зокрема повідомлялось про прогенетичних личинок, інцистованих вздовж нервів *P. esculentus* (Dollfus, 1950).

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях (наприклад, Мазурмович, 1951; Волгарь-Пастухова, 1959) вказані знахідки метацицеркарій *Distomum acervocalciferum* або *D. cloacicola*, які зараз визнані синонімами *P. cloacicola*.

Родина Opisthorchiidae Looss, 1899

Plesioastiotrema monticellii (Stossich, 1904) Karar, Blend, Dronan & Adel, 2023 (метацицеркарія)

Знайдений в шести з 20 локалітетів у Київській (Тягле), Полтавській, Одеській та Миколаївській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 6,9% (мін. – 3% в Тяглому, макс. – 60% в Полтаві).

Локалізація: порожнина тіла, внутрішні органи, м'язи, часто на зовнішній поверхні нирок.

Хазяї та поширення. Метациркарії паразитують у безхвостих амфібіях у Західній та Центральній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989; Шималов, 2009).

Особливості біології. Першими проміжними хазяями є молюски з родини Bithyniidae, метациркарії виявлені у безхвостих амфібіях (Шевченко & Вергун, 1960). Статевозрілі особини паразитують у змії, переважно вужів (*Natrix Laurenti*, 1768), в Західній Палеарктиці (Шарпило, 1976).

Таксономічна ремарка. Спершу більшість авторів розглядали рід *Astiotrema* Looss, 1900 як представника родини Plagiorchiidae. Однак молекулярно-філогенетичні дослідження V. Tkach зі співавторами (Tkach et al., 2001), а також P. Olson зі співавторами (Olson et al., 2003) виявили, що *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904 (паразит змії) не є близько спорідненим з *Plagiorchis* Lühe, 1899 та з іншими трематодами родини Plagiorchiidae.

Натомість особливості життєвого циклу та морфології окремих стадій розвитку *A. monticelli* узгоджувались з її розміщенням серед представників родини Opisthorchiidae у молекулярно-філогенетичному аналізі (Tkach, 2008). Оскільки *Astiotrema*, найімовірніше, є збіркою групою близькоспоріднених родів (Prudhoe & Bray, 1982), філогенетичне положення окремих представників *Astiotrema* залишається неоднозначним.

Трематода *Astiotrema monticelli* була виявлена в певній групі рептилій (змії з родини Colubridae) з географічно близьких місцевостей (Східна Європа та Південно-Центральна Європа) (Karar et al., 2023). Водночас інші види *Astiotrema* (sensu stricto) відомі у широкого спектру хазяїв, включаючи прісноводних риб, рептилій та безхвостих амфібіях, поширених на трьох континентах – в Азії, Європі та Африці (Karar et al., 2021). З огляду на поширення, обмежене європейським регіоном, паразитування в окремій групі хазяїв та відмінні морфологічні ознаки на рівні роду (розташування черевного присоска відносно біфуркації кишківника), вид *A. monticelli* було перенесено в

окремий рід *Plesioastiotrema*, типовим видом якого є *P. monticellii* (Stossich, 1904) Karar, Blend, Dronan & Adel, 2023.

3.1.4. Nematoda (Chromadorea).

Тип Nematoda

Клас Chromadorea

Ряд Rhabditida

Родина Cosmoceridae Railliet, 1916

Cosmocerca ornata (Dujardin, 1845) Diesing, 1861 (рис. 3.12)

Знайдений в 15 з 20 локалітетів у Київській, Житомирській (Малин, Коростишів), Кіровоградській, Дніпропетровській, Одеській та Миколаївській областях. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 32,5% (мін. – 6,7% в Білогіродці, макс. – 80% в Коростишеві).

Локалізація: задній відділ кишківника (ректум).

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, переважно з родини Ranidae, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980; Baker, 1987; Шималов, 2002, 2009; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015). Відмічені поодинокі знахідки *C. ornata* у веретільниці на території України (Шарпило, 1976).

Особливості біології. Моноксенний паразит; личинкові стадії до інвазійної (L3) розвиваються в ґрунті; зараження хазяїв пероральне або перкутанне (Anderson, 2000). У матеріалі з озера Тельбин нами виявлено ураження покривів *C. ornata* грибковою або бактеріальною інфекцією, що призвело до деформації кутикули нематод вздовж всього тіла, окрім переднього кінця (Додаток 2).

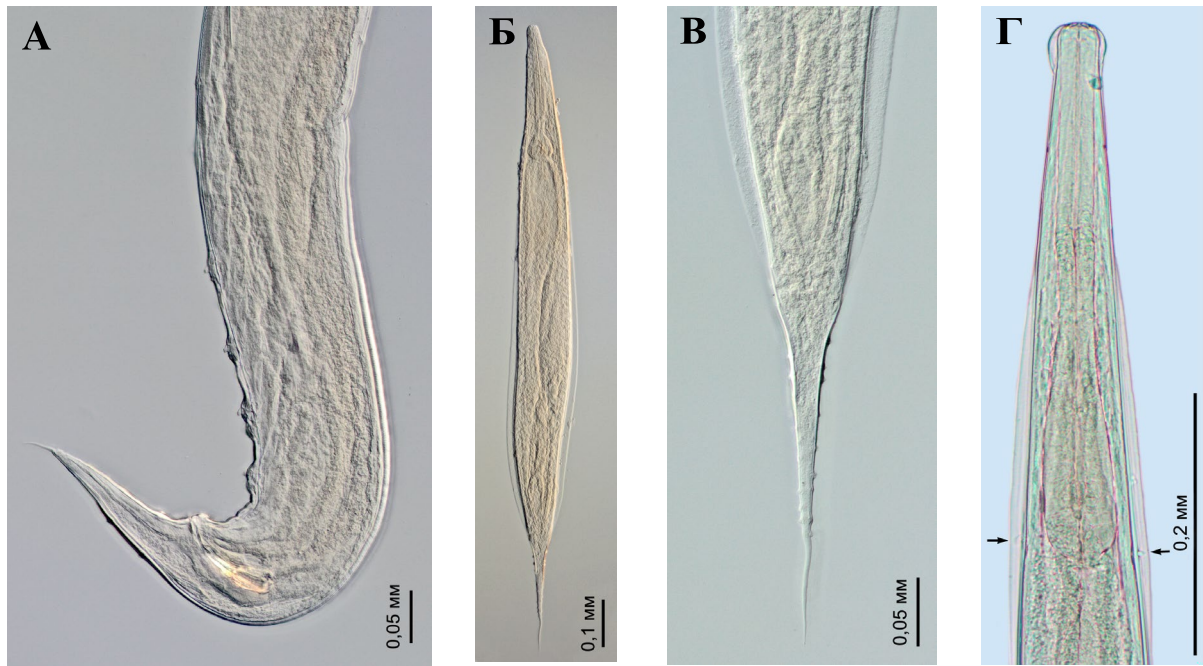


Рис. 3.12. **А** – *C. ornata*, задня частина тіла самця, латерально; **Б** – *N. schneideri*, загальний вигляд самця, вентрально; **В** – *N. schneideri*, задня частина тіла самця, вентрально; **Г** – *O. bialata*, латеральні крила та дейриди в передній частині тіла.

***Neyrapterlectana schneideri* (Travassos, 1931) (рис. 3.12)**

Знайдений в *P. ridibundus* у восьми з 20 локалітетів у Київській (Тельбін, Тягле, Білогородка, Ржищів), Житомирській (Коростишів), Кіровоградській, Дніпропетровській, Одеській (Вилкове) областях. Вид переважно був виявлений лише в одній-двох амфібіях з кожної вибірки, окрім жаб, зібраних поблизу села Березівка, де зараженими були шість особин хазяїв (екстенсивність інвазії 24%) (Додаток 8). Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці озерних жаб становить 4,6%.

Локалізація: задній відділ кишківника (ректум).

(Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980; Baker, 1987; Шималов, 2002, 2009; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015).

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній Палеарктиці (Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980; Grabda-Kazubska, 1985; Шималов, 2002, 2009).

Особливості біології. Деталі життєвого циклу не вивчені.

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях (наприклад, Рыжиков та ін., 1980; Чихляев та ін., 2009) серед гельмінтів амфібій вказані знахідки *Neorailletnema praeputiale* (Skrjabin, 1916) sensu Semenow, 1929. Однак В. Grabda-Kazubska довела, що *N. praeputiale* має бути ідентифікований як *N. schneideri* (Grabda-Kazubska, 1985). Авторка дійшла висновку, що обидві назви (*N. praeputiale* у Східній Європі, *N. schneideri* на Заході) використовувались різними дослідниками для одного і того самого виду нематод. Бейкер ототожнював обидві назви з *Aplectana macintoshii* (Stewart, 1914) – виду, який, на думку автора, широко поширений по всій Євразії та Африці (Baker, 1987).

Примітки. Диференціація нематод *N. schneideri* та *C. ornata* є можливою за ознаками самців цих видів. Однак незважаючи на відмінні риси у самців, самки *N. schneideri* морфологічно практично не відрізняються від самок *C. ornata* (Grabda-Kazubska, 1986). Згідно з даними В. Grabda-Kazubska, яка займалась диференціацією самок, вони дещо різняться розмірами та пропорціями тіла. Тим не менш, такі відмінності недостатньо виражені та чіткі, адже розміри тіла цих видів нематод коливаються в широких межах та можуть збігатись. Ймовірно, наявність молекулярних даних полегшуватиме видову диференціацію, однак лише в разі виділення ДНК та отримання генетичних послідовностей з кожної самки *N. schneideri* та *C. ornata*.

Отже, морфологічна подібність самок унеможлиблює їх точну ідентифікацію при змішаній інвазії жаб обома видами космоцерцид або при відсутності самців у вибірці. В таких випадках ми враховували всіх неідентифікованих самок як нематод родини Cosmocercidae gen. sp. Якщо у

вибірці жаб траплялися самці одного з видів (*N. schneideri* або *C. ornata*), ми відносили всіх самок до відповідного виду.

***Oxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) Railliet & Henry, 1916**

Знайдений в одній особині озерної жаби з Київської області (Ржищів), де чисельність *O. brevicaudatum* складала три екземпляри (Додаток 8).

Локалізація: кишківник.

Хазяї та поширення. Паразит амфібій та рептилій, поширений у Західній та Центральній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Магуза, 1972; Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Koyun et al., 2015). Частіше зустрічається в бурих жаб *Rana* spp.

Особливості біології. Було проведено ряд експериментів, щоб визначити спосіб зараження *O. brevicaudatum*. Експерименти з перкутанням проникненням демонстрували неоднозначні результати: відсоток зараження нематодами був низьким чи навіть негативним (Harwood, 1930). Необхідними є подальші дослідження життєвого циклу *O. brevicaudatum*.

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях щодо гельмінтів амфібій вказані знахідки нематод *Aplectana brevicaudata* (Zeder, 1800) Railliet & Henry, 1916 (Мазурмович, 1951) та *Neoxysomatium brevicaudatum* (Zeder, 1800) (Магуза, 1972; Рыжиков та ін., 1980). Згідно з ревізією нематод роду *Oxysomatium* Railliet & Henry, 1916, обидві назви є синонімами *O. brevicaudatum* (Baker, 1987).

Родина Molineidae Skryabin & Schulz, 1937

***Oswaldocruzia bialata* (Molin, 1860) Travassos, 1917 (рис. 3.12)**

Знайдений в чотирьох з 20 місць збору з Київської (Трипілля, Ржищів) та Житомирської (Вороневе, Малин) областей. Трапляння та чисельність *O. bialata* були низькими. Загальна екстенсивність інвазії становила 3,5%, а

кількість екземплярів нематод в окремих вибірках амфібій була не більше десяти.

Локалізація: кишківник, шлунок (у випадку гіперінвазії).

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, переважно родини Ranidae (частіше зустрічається у бурих жаб *Rana* spp.), поширений по всій Палеарктиці (Durette-Desset et al., 1993; Vashetko & Siddikov, 1999; Світін, 2014, 2016).

Особливості біології. Моноксенний паразит, геогельмінт; личинкові стадії до інвазійної (L3) розвиваються в ґрунті (Anderson, 2000).

Таксономічна ремарка. У більшості досліджень, присвячених гельмінтам амфібій та рептилій в Західній Палеарктиці, автори визнавали єдиний вид *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782, з яким ототожнювали інших представників цієї групи нематод. Наприклад, *O. bialata* не вважали окремим видом та пропонували його в якості синоніму *O. filiformis* (Шарпило, 1976). Однак на думку Р. Світін, *O. bialata* є самостійним видом, враховуючи його морфологічні ознаки (відмінності у будові синлофу) та специфічність до паразитування у амфібій з родів *Rana* та *Pelophylax* (Світін, 2016).

Примітки. В результаті дослідження генетичної мінливості та поширення *Oswaldocruzia* spp. у амфібій з Балкан та Центральної Європи (Чехія, Словаччина), було ідентифіковано два види: *O. filiformis* та *O. ukraineae* Iwanitzky, 1928 (Gulyás et al., 2025). Молекулярно-філогенетичні дані продемонстрували, що вид *O. ukraineae*, який є видоспецифічним паразитом зеленої ропухи *B. viridis*, продемонстрував низьку генетичну різноманітність. Натомість для *O. filiformis* було відмічено велику кількість гаплотипів, що відображає значну генетичну мінливість цього виду нематод. Актуальними є подальші дослідження поширення та генетичної різноманітності *Oswaldocruzia* spp. в амфібій з інших регіонів Європи.

Oswaldocruzia duboisi Ben-Slimane, Durette-Desset & Chabaud, 1993 (рис. 3.13)

Знайдений у більшості досліджених озерних жаб з міста Вилкове (Одеська область), де екстенсивність інвазії складала 91,3%. Також один екземпляр *O. bialata* був виявлений в амфібій з Полтави (Додаток 8).

Локалізація: кишківник, шлунок (у випадку гіперінвазії).

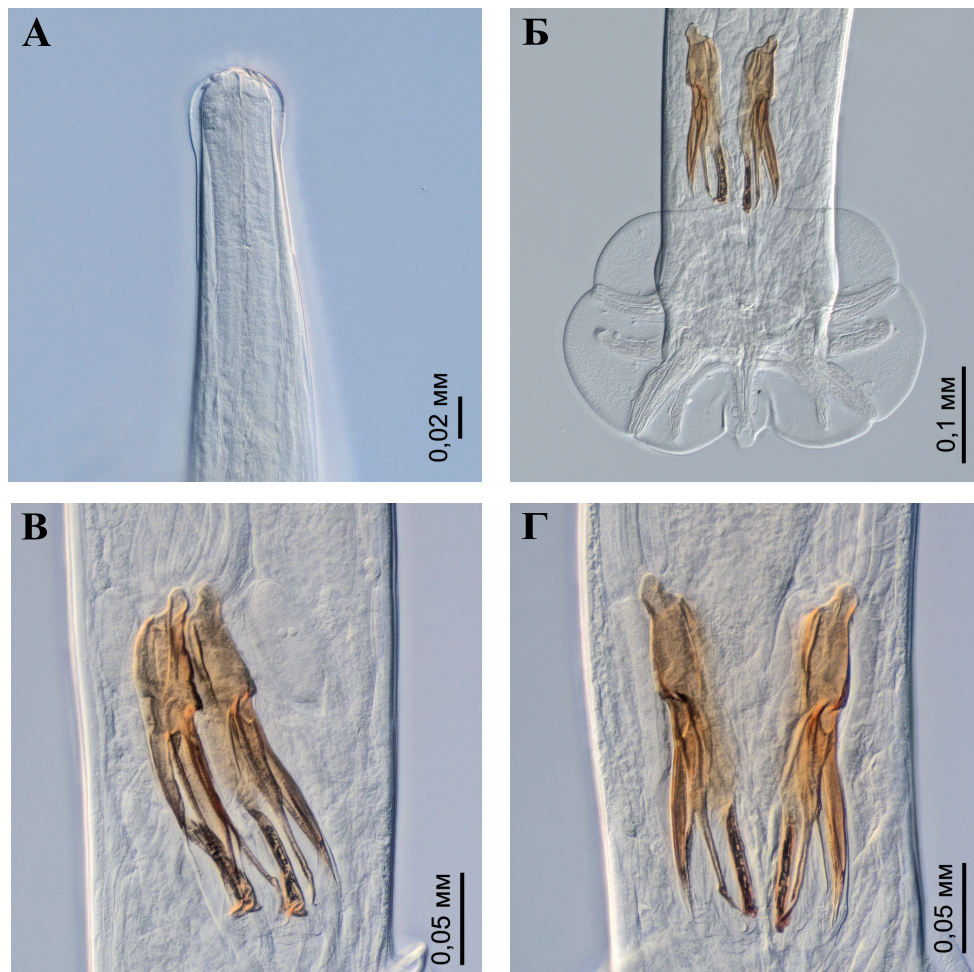


Рис. 3.13. *O. duboisi*, А – передній кінець тіла; Б – статеві бурси самця; В – спікули, латерально; Г – спікули, вентрально.

Хазяї та поширення. Паразит хвостатих та безхвостих (Ranidae, Hylidae) амфібій, поширений у Західній Палеарктиці (Ben Slimane et al., 1993; Durette-Desset et al., 1993; Svitin & Kuzmin, 2012; Світін, 2014, 2016). Були відмічені

випадки постциклічного паразитизму *O. duboisi* у звичайної гадюки (Світін, 2016).

Особливості біології. В літературі описані перкутанний та пероральний шляхи потрапляння нематод роду *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 у дефінітивних хазяїв. Однак експериментальні дослідження Р. Світін продемонстрували успішне зараження амфібій освальдокрузіями лише в разі перорального способу інвазії. Ймовірно, такий шлях потрапляння в хазяїна є основним в природних умовах (Світін, 2016). При пероральному зараженні личинки *Oswaldocruzia* потрапляють безпосередньо в травну систему та розвиваються там, без потреби в міграції через кров'яне русло чи легені (Світін, 2016).

Таксономічна ремарка. В дисертаційному дослідженні В. Магузи (Магуза, 1972) серед гельмінтів озерної жаби вказана нематода *O. goezei* Skrjabin et Shultz, 1952, що є синонімом *O. filiformis*. Однак знахідка *O. filiformis*, найімовірніше, є результатом помилкового визначення.

Примітки. Вид було знайдено на географічно віддалених територіях, що вказує на його значне поширення в Західній Палеарктиці. Крім того, *O. duboisi* є єдиним дійсно полігостальним видом цієї групи нематод в регіоні, оскільки здатний заражати як жаб, так і тритонів (Світін, 2016).

Родина Onchocercidae Leiper, 1911

Icosiella neglecta (Diesing, 1851) Seurat, 1917 (рис.3.14)

Один з найпоширеніших видів серед гельмінтів *P. ridibundus* в даному дослідженні – знайдений в більшості (19) місць збору, за винятком локалітету у Херсонській області. Трапляння в хазяях також виявилось досить високим – майже половина озерних жаб з об'єднаної вибірки була заражена *I. neglecta* (загальна екстенсивність інвазії 49,3%).

Локалізація: м'язи, під шкірою та в порожнині тіла. Нами часто виявлений в м'язах задніх кінцівок та в підщелепних м'язах. Мікрофілярії (L1) – у крові дефінітивних хазяїв.

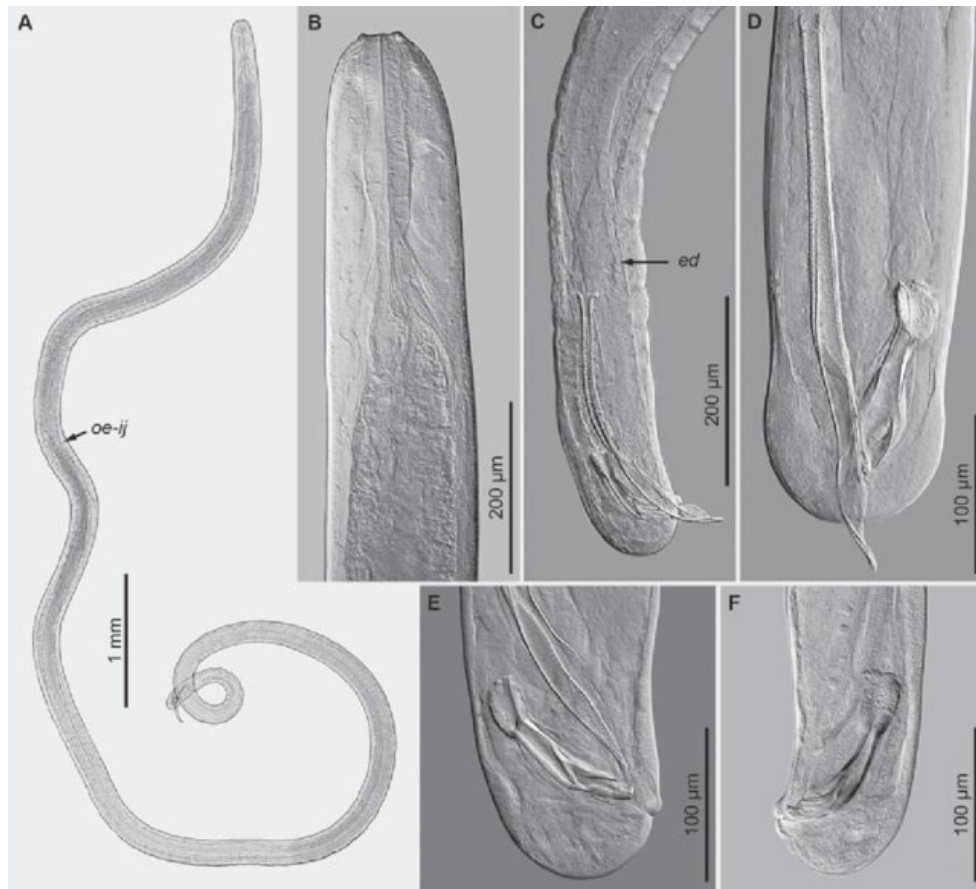


Рис. 3.14. Самець *I. neglecta*, **A** – загальний вигляд; **B** – передня частина тіла; **C** – задня частина тіла, латерально; **D** – задня частина тіла, вентрально; **E** – хвостовий кінець з короткою спікулою на правій стороні тіла; **F** – хвостовий кінець з короткою спікулою на лівій стороні тіла (за Kuzmin et al., 2023).

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібіїв родини Ranidae, поширений у Західній Палеарктиці (Мазурмович, 1951, 1963; Резванцева та ін., 2010; Okulewicz et al., 2014; Mikulíček et al., 2021; Kuzmin et al., 2023). Зрідка зустрічається у бурих жаб *Rana* spp. (Baker, 1987).

Особливості біології. *Icosiella neglecta* є єдиним гетероксенним видом серед нематод, які паразитують у *P. ridibundus*. Переносниками та водночас проміжними хазяями є двокрилі комахи *Forcipomyia velox* (Winnertz, 1852) (Ceratopogonidae), а також *Sycorax silacea* Haliday, 1839 (Psychodidae) (Desportes, 1942; Szadziwski, 1986).

Примітки. Згідно з попередніми дослідженнями з різних регіонів України, вид *I. neglecta* був відмічений як один з найбільш рідкісних паразитів зелених жаб. Зокрема, екстенсивність інвазії нематодою у *Pelophylax* spp. поблизу Києва складала лише 2,2% (Мазурмович, 1951). Згодом *I. neglecta* була знайдена в зелених жабах на заході України (Мазурмович, 1959) та в Харківській області на сході (Шевченко, 1966; Резванцева та ін., 2010). Рідкісні знахідки *I. neglecta* спостерігались в північній частині України (Полісся), де серед 93 особин їстівної жаби лише одна виявилась зараженою цим видом нематод (Магуза, 1972).

Нещодавнє дослідження, проведене в межах українського Полісся, продемонструвало значно вище трапляння *I. neglecta* в зелених жабах: 52,6 % в *P. esculentus* та 40,7 % в *P. ridibundus* (Kuzmin et al., 2020). Такі показники трапляння узгоджуються з результатами даного дисертаційного дослідження та демонструють, що нематода *I. neglecta* стала більш поширеним паразитом амфібій на півночі України.

Отримано генетичні послідовності (*18S* та *cox1*) одного зразка *I. neglecta*, зібраного в озері Тельбин (Київ). Обидві послідовності виявились ідентичними відповідним послідовностям *I. neglecta* з інших регіонів України, а також з різних регіонів Європи та Західної Азії (Kuzmin et al., 2023).

Родина Rhabdiasidae Railliet, 1916

Rhabdias bufonis (Schränk, 1788) Stiles & Hassall, 1905

Відмічені поодинокі знахідки *Rh. bufonis* в трьох особин *P. ridibundus*, досліджених біля міста Ржищів (Київська область), сіл Вороневе (Житомирська) та Богданівка (Миколаївська). Чисельність нематод в кожній вибірці амфібій складала по одному екземпляру. Загальна екстенсивність інвазії в об'єднаній вибірці хазяїв 0,9%.

Локалізація: легені.

Хазяї та поширення. Паразит безхвостих амфібій, поширений у Західній Палеарктиці (Hartwich, 1972; Cipriani et al., 2012; Kuzmin, 2013; Zeng et al., 2024).

Особливості біології. Життєвий цикл переважної більшості нематод родини Rhabdiasidae Railliet, 1916 реалізується при гетерогонії – чергуванні паразитичного та вільноживучого поколінь. Паразитичне покоління представлене дорослими гермафродитними особинами (самками за морфологією), що локалізуються в легенях хазяїна. Вільноживуче покоління представлене роздільностатевими нематодами, що мешкають в ґрунті або фекаліях (Kuzmin, 2013).

Таксономічна ремарка. Диференціація видів роду *Rhabdias* Stiles & Hassall, 1905 є ускладненою через подібну морфологію цієї групи нематод, відсутність самців у паразитичному поколінні та нестачу даних про поширення та специфічність до хазяїна (Kuzmin et al., 2003; Tkach et al., 2014). *Rhabdias bufonis* початково був описаний з сірої ропухи *B. bufo*, однак згодом вид було зареєстровано у широкого спектру амфібій (Bombinatoridae, Bufonidae, Hylidae, Pelobatidae, Ranidae) з різних регіонів Палеарктики (Мазурмович, 1951, 1963; Волгарь-Пастухова, 1959; Магуза, 1972; Moravec et al., 1987; Шималов, 2002, 2009; Düşen & Öz, 2006; Saglam & Arikan, 2006; Andreas, 2007; Koyun et al., 2015; Karakaş, 2015).

Молекулярний аналіз *Rh. bufonis* з азійської ропухи *B. gargarizans* Cantor, 1842 у Китаї виявив відмінності у послідовностях *cox1* (6,24%) порівняно з *Rh. bufonis* з трав'яної жаби в Україні (Zeng et al., 2024). Ймовірно, *Rh. bufonis*, що раніше був класифікований як один вид у широкого спектру хазяїв, включає в себе комплекс криптичних, морфологічно подібних видів (Cipriani et al., 2012; Kuzmin, 2013; Zeng et al., 2024).

Rhabdias esculentarum Cipriani, Mattiucci, Paoletti, Santoro & Nascetti, 2012 (рис. 3.15)

Rhabdias esculentarum виявлено на території України вперше; вид заражав більше половини досліджених озерних жаб з Кіровоградської області (екстенсивність інвазії 64%), а також був знайдений в одній жабі з міста Вилкове (Одеська область) (Додаток 8).

Локалізація: легені.

Хазяї та поширення. Паразит зелених жаб *Pelophylax* spp., поширений у Західній Палеарктиці (Cipriani et al., 2012; Herczeg et al., 2016).

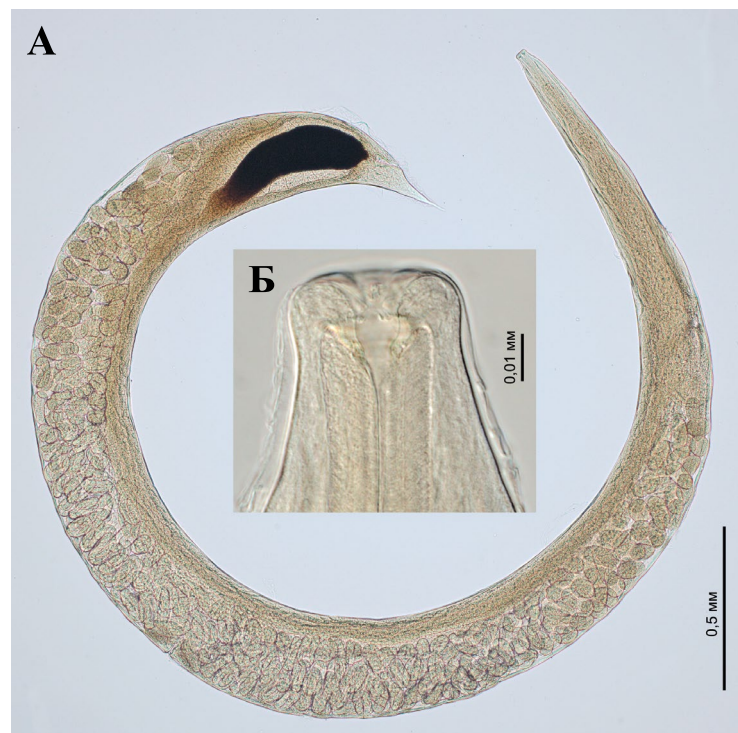


Рис. 3.15. *R. esculentarum*, А – загальний вигляд; Б – передня частина тіла, ротова капсула.

Таксономічна ремарка. Вид легеневих нематод *Rh. esculentarum*, який був описаний від ставкової жаби *P. lessonae* в Італії (Cipriani et al., 2012), початково відносили до *Rh. bufonis*, що паразитує в ропах та бурих жаб. Однак Р. Cipriani зі співавторами встановили, що ропухи *B. bufo*, які в період нересту перебували в одному біотопі з *Pelophylax* spp., виявились зараженими різними видами легневих нематод. Ставкова та їстівна жаби були заражені

Rh. esculentorum, тоді як в ропах паразитував *Rh. bufonis* та *Rh. sphaerocephala* Goodey, 1924.

Морфологічне порівняння *Rh. esculentorum* з ваучерними екземплярами *Rh. bufonis* (Hartwich, 1972) показало, що *Rh. esculentorum* відрізняється за такими ознаками, як форма та розмір ротової капсули, довжина тіла та форма хвоста. Молекулярні дані підтвердили існування нового виду *Rh. esculentorum*, який диференціюється від *Rh. bufonis* (sensu Hartwich, 1972) та *Rh. sphaerocephala* як за мітохондріальними, так і за ядерними генами (Cipriani et al., 2012).

Родина Strongyloididae Chitwood & McIntosh, 1934

Strongyloides spiralis Grabda-Kazubska, 1978 (рис. 3.16)

Strongyloides spiralis вперше знайдено на території України в озерних жабах з Київської (Тельбін, Ольжин острів), Житомирської (Коростишів), Кіровоградської, Миколаївської (Богданівка) та Одеської (Бурлакова Балка) областей. Трапляння було найвищим в *P. ridibundus* поблизу села Березівка – більше половини особин (60%) були заражені *S. spiralis* (Додаток 8). Чисельність нематод в амфібій з інших вибірок становила від одного до десяти екземплярів.

Локалізація: слизова оболонка кишківника, ректума.

Хазяї та поширення. Паразит амфібій родини Ranidae (виявлений в зелених жаб *Pelophylax* spp.), поширений у Західній Палеарктиці (Grabda-Kazubska, 1978; Рыжиков та ін., 1980).

Особливості біології. Життєвий цикл нематод роду *Strongyloides* реалізується при чергуванні паразитичного та вільноживучого поколінь. Паразитичні стадії в хазяїні представлені самками, які розмножуються партеногенетично (Viney, 2017), вільноживуче покоління складається з роздільностатевих особин (Dorris et al., 2002). Досліджуючи *S. spiralis* в зелених жаб, В. Grabda-Kazubska відмітила, що яйця цих нематод містять повністю

сформованих личинок, які, ймовірно, вилуплюються в слизовій оболонці кишківника амфібій (Grabda-Kazubska, 1978).

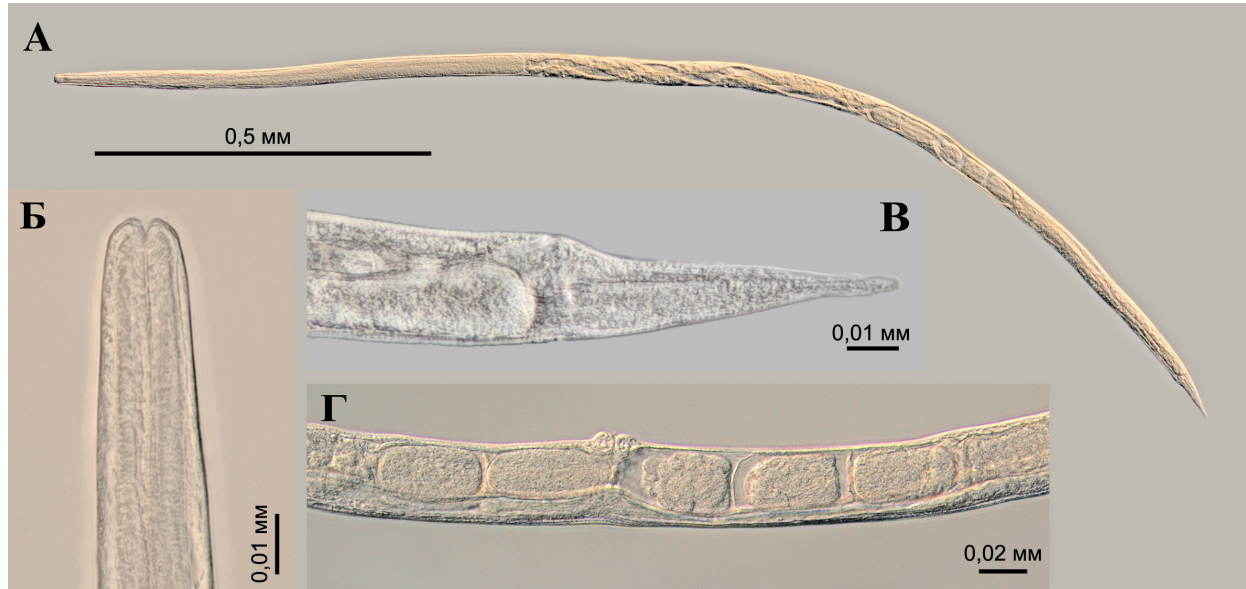


Рис. 3.16. *S. spiralis*, А – загальний вигляд; Б – передня частина тіла; В – задня частина тіла; Г – матка з яйцями в середній частині тіла, латерально.

Примітки. *Strongyloides spiralis* є першим представником нематод родини Strongyloididae, описаним В. Grabda-Kazubska від жаб (Ranidae) в Європі, тоді як інші види були попередньо зареєстровані лише в ропух (Bufonidae) з тропічних регіонів (Grabda-Kazubska, 1978). Основною діагностичною ознакою *S. spiralis* є розташування яєчників, які спіралеподібно закручуються навколо кишківника.

Grabda-Kazubska зауважила, що зелені жаби (в яких паразитував *S. spiralis*) були відловлені зі штучно підігрітих озер в Польщі, що узгоджується зі знахідками інших видів *Strongyloides* Grassi, 1879 в амфібіях з тропіків та субтропіків. Ймовірно, виявлення *S. spiralis* в підігрітих водоймах може свідчити про прихильність цього виду до паразитування в умовах теплого клімату, а кліматичні зміни протягом останніх десятиліть зумовили його більш широке поширення в Європі.

Родина Gnathostomatidae Railliet, 1895

Spiroxys contortus (Rudolphi, 1819) Schneider, 1866 (личинка третьої стадії) (рис. 3.17)

Знайдений в п'яти з 20 локалітетів у Київській (Тельбин), Житомирській (Малин), Полтавській, Дніпропетровській та Миколаївській (Піски) областях. Трапляння в амфібіях з Полтави було найвищим (екстенсивність інвазії 40%), в одній особині озерної жаби чисельність *S. contortus* сягала 200 екземплярів. Мінімальна екстенсивність інвазії відмічена для *P. ridibundus* з околиць села Піски та в місті Тельбин, де нематоди заражали лише по одній особині жаб з вибірки (Додаток 8).

Локалізація: стінки шлунка.

Хазяї та поширення. Личинки *S. contortus* зустрічаються у хвостатих та безхвостих амфібій в Західній та Центральній Палеарктиці (Шарпило, 1976; Рыжиков та ін., 1980). Статевозрілі нематоди роду *Spiroxys* Schneider, 1866 паразитують в прісноводних черепах (Kirin, 2001; Palumbo et al., 2016; Demkowska-Kutrzepa et al., 2021). Типовим хазяїном *S. contortus* є болотяна черепаха *Emys orbicularis* (Linnaeus, 1758).

Особливості біології. Згідно з результатами експериментів L. Hedrick, *S. contortus* залучає веслоногих ракоподібних (циклопів) в якості проміжних хазяїв у своєму життєвому циклі (Hedrick, 1935). Авторка також стверджувала про присутність й другого проміжного хазяїна – риб, безхвостих амфібій, молюсків чи водних личинок бабок. Однак, зважаючи на розвиток інвазійних личинок *S. contortus* в циклопах та подальше успішне зараження остаточної хазяїна, можна підсумувати, що *Spiroxys* потребує лише циклопів для своєї циркуляції (Demkowska-Kutrzepa et al., 2021). Це твердження узгоджується з іншими дослідженнями, де риби, амфібії та молюски класифіковані як паратенічні хазяї (Anderson, 2000; González & Hamann, 2010). Також в експериментальних умовах серед паратенічних хазяїв *S. contortus* були відмічені змії (Шарпило, 1976).

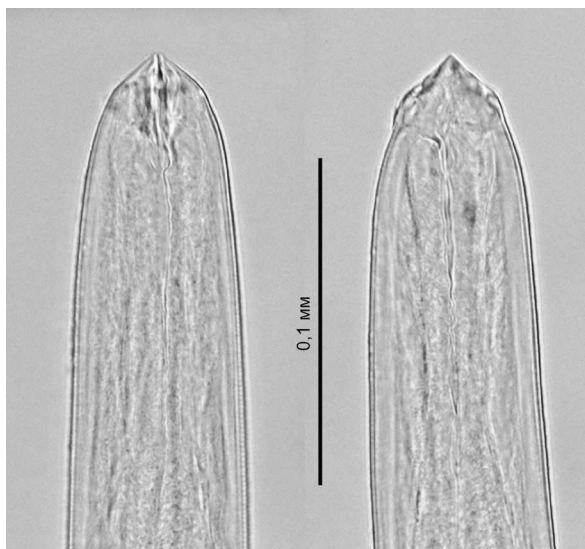


Рис. 3.17. *S. contortus* (личинка третьої стадії), передня частина тіла.

Таксономічна ремарка. В деяких публікаціях (наприклад, Волгарь-Пастухова, 1959; Рыжиков та ін., 1980; Шималов, 2002, 2009) вказані знахідки личинок групи *Agamospirura* – штучного таксону, що об'єднує морфотипи, подібні до личинок ряду *Rhabditida*. Зокрема, серед личинок нематод, які на дорослій стадії паразитують в рептилій, згадується *Agamospirura ophidii* Sharpilo, 1964, що є синонімом *S. contortus* (Шарпило, 1976).

Таким чином, нами знайдено 39 видів гельмінтів, що заражали *P. ridibundus* в регіоні досліджень. Три види гельмінтів – нематоди *R. esculentarium*, *S. spiralis* та цестода *O. saphena* – вперше знайдені в озерних жаб на території України. Окрім поповнення видового складу гельмінтофауни *P. ridibundus*, дане дослідження дозволило розширити межі ареалів нематоди *I. neglecta* та трематоди *C. retusus*, які раніше вважались рідкісними для фауни України. Натомість, декілька видів гельмінтів, що були неодноразово згадані в попередніх роботах як паразити зелених жаб, зокрема в Україні, виявились відсутніми в нашому дослідженні. Так, серед 456 особин зелених жаб, ми не зареєстрували жодного екземпляра моногенії *Polystoma integerrimum* (Frölich,

1791) Rudolphi, 1808, цестоуди *N. dispar* та трематоди на личинковій стадії *Alaria alata* (Goeze, 1782) Krause, 1914.

3.2. Результати молекулярно-генетичних досліджень, ідентифікація гельмінтів молекулярними методами.

Нами досліджено нуклеотидні послідовності генів *18S* та *28S* ядерної рибосомальної ДНК та гену *cox1* мітохондріальної ДНК 16 видів гельмінтів зелених жаб із зібраного у даному дослідженні матеріалу. Результати узагальнено в таблиці (табл. 3.1). Додаткова інформація наведена в Додатку 3.

Таблиця 3.1

Нуклеотидні послідовності та їх відповідні номери в GenBank, отримані у дослідженні. Підкреслені номери послідовностей, отриманих вперше. Номери послідовностей, використаних для ідентифікації гельмінтів, виділені жирним шрифтом.

Види гельмінтів	Нуклеотидні послідовності		
	<i>18S</i>	<i>28S</i>	<i>cox1</i>
<i>Acanthocephalus ranae</i>	PV648453		<u>PV655166</u>
<i>Brandesia turgida</i>		PV659010	
<i>Codonocephalus urniger</i>	<u>PV659018</u>		PV659801
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	PV659374 PV659780		
<i>Gorgoderia cygnoides</i>	<u>PV648671</u>	PV648756	
<i>Gorgoderia</i> sp.	PV6616586	PV661660	
<i>Gorgoderina vitelliloba</i>	<u>PV648696</u>	<u>PV648729</u>	<u>PV660548</u>
Haematoloechidae	PV661659 PV661661		

<i>Haematoloechus variegatus</i>	<u>PV659032</u>	PV659007	PV659803
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	<u>PV659382</u>		
<i>Neodiplostomum</i> sp.	PV754674 PV754675 PV754676		PV754454 PV754455 PV754456
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	PV648658.1 PV648660.1	PV659005	PV659384
<i>Pleurogenes claviger</i>	PV659380		<u>PV659821</u>
<i>Pleurogenoides medians</i>	PV659144 PV659147 PV659163 PV659375	PV659009	<u>PV659820</u>
<i>Prosotocus confusus</i>	<u>PV648657.1</u> <u>PV648659.1</u>		<u>PV659383</u>
<i>Strigea falconis</i>	PV752318		PV740221
<i>Strongyloides spiralis</i>	<u>PV648454</u>		

Серед 44 досліджених нами нуклеотидних послідовностей, 13 були визначені вперше (вісім послідовностей гену *18S*, одна послідовність гену *28S* та п'ять послідовностей гену *cox1*) та депоновані в GenBank. У перспективі вони можуть бути використані як для ідентифікації гельмінтів, так і для молекулярно-філогенетичних та інших досліджень.

29 нуклеотидних послідовностей були використані для ідентифікації гельмінтів – підтвердження їх визначення морфологічними методами (Додаток 4). Оскільки гени *18S* та *28S* є відносно стабільними та менш мінливими у межах надвидових таксонів, їх послідовності були використані здебільшого для перевірки належності виявлених гельмінтів до певних родів та родин. Таким чином було підтверджено ідентифікацію трематод *C. urniger*, *D. subclavatus*,

G. cygnoides, *G. vitelliloba*, *H. variegatus*, *H. ovocaudatus*, *O. ranae*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, нематоди *S. spiralis* та скреблянки *A. ranae*.

Ген *cox1* мітохондріальної ДНК для більшості груп гельмінтів, які вивчалися в даному дослідженні, є досить мінливим, іноді навіть у межах одного виду. Тому він використовувався для підтвердження видової ідентифікації гельмінтів. Таким чином було визначено дев'ять видів гельмінтів; подібність нуклеотидних послідовностей *cox1* між встановленими нами та попередньо розміщеними в GenBank становила 91,75% для *Neodiplostomum*, 99,86% для *O. ranae*, 100% для *C. urniger* (Додаток 4).

Сучасні комплексні дослідження паразитофауни неможливо провести без залучання молекулярних даних. Морфологічне визначення деяких груп гельмінтів (личинкові стадії трематод та нематод, зразки лише самок у нематод тощо) є недостатньо надійним, отже молекулярна ідентифікація дозволяє перевірити та підтвердити правильність отриманих результатів. Оскільки гельмінти амфібій та рептилій залишаються найменш дослідженими серед паразитів хребетних тварин (Bower et al., 2018) та молекулярні дані щодо гельмінтів є фрагментарними, поповнення генетичної бази даних паразитів амфібій стане корисним інструментом для майбутніх екологічних досліджень. Крім того, отримання нуклеотидних послідовностей правильно ідентифікованих видів сприятиме вивченню таксономії та філогенетичних зв'язків гельмінтів. Також отримані молекулярні дані дозволять проводити подальші дослідження паразитофауни з використанням малоінвазивних методів, що є актуальним для рідкісних та зникаючих видів хазяїв.

3.3. Структура гельмінтофауни *P. ridibundus*.

Виявлені гельмінти належать до чотирьох таксономічних груп: трематод – 25 видів, нематод – 10 видів, цестод та акантоцефал – по два види. Трематоди були найбільш поширеною групою паразитів в озерних жабах та сягали

найвищих значень екстенсивності інвазії (табл. 3.2). Наприклад, трематода з кишківника *O. ranae* заражала більше 70% всіх *P. ridibundus*, а також була знайдена в усіх локалітетах. Окрім значного поширення в досліджених біотопах, трематоди *O. ranae* та *C. urniger* виявились найчисленнішими видами гельмінтів – в озерних жабах ми знайшли більше 10000 тисяч та більше 15000 тисяч особин відповідно. Цікаво, що метацеркарії *C. urniger* демонстрували таку масову чисельність попри те, що заражали менше половини (38%) досліджених хазяїв.

Дещо вища екстенсивність інвазії (49,3%) спостерігалась для нематоди *I. neglecta*, яка локалізується в м'язах у *Pelophylax* spp. Даний вид продемонстрував значне поширення на території України, незважаючи на його рідкісні згадки в минулих дослідженнях.

Таблиця 3.2

Екстенсивність інвазії виявлених видів гельмінтів та кількість локалітетів, в яких ці види були знайдені.

Види гельмінтів	Екстенсивність інвазії, %	Кількість локалітетів
<i>Acanthocephalus ranae</i>	28,4	15
<i>Brandesia turgida</i>	1,4	4
<i>Cephalogonimus retusus</i>	5,5	3
<i>Codonocephalus urniger</i> (mtc)	38	14
<i>Cosmocerca ornata</i>	32,5	15
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	62	19
<i>Dolichosaccus rastellus</i>	0,6	1
Echinostomatidae gen.sp. (mtc)	0,65	1
<i>Encyclometra colubrimurorum</i> (mtc)	0,9	3

<i>Gorgodera cygnoides</i>	4,9	7
<i>Gorgodera pagenstecheri</i>	1,4	1
<i>Gorgodera varsoviensis</i>	1,1	3
<i>Gorgodrina vitelliloba</i>	0,9	3
<i>Haematoloechus asper</i>	7,8	10
<i>Haematoloechus variegatus</i>	13,9	14
<i>Halipegus ovocaudatus</i>	3,8	2
<i>Icosiella neglecta</i>	49,3	19
<i>Neodiplostomum</i> spp. (mtc)	2	2
<i>Neyraplectana schneideri</i>	4,6	8
<i>Ophiotaenia saphena</i>	5,2	1
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	70,7	20
<i>Oswaldocruzia bialata</i>	3,5	4
<i>Oswaldocruzia duboisi</i>	6,4	2
<i>Oxysomatium brevicaudatum</i>	0,3	1
<i>Paralepoderma cloacicola</i> (mtc)	4,9	5
<i>Plesioastiotrema monticelli</i> (mtc)	6,9	6
<i>Pleurogenes claviger</i>	35,1	17
<i>Pleurogenes loossi</i>	2,9	2
<i>Pleurogenoides medians</i>	51,3	19
<i>Prosotocus confusus</i>	46,7	18
<i>Rhabdias</i> cf. <i>bufonis</i>	0,9	3
<i>Rhabdias esculentarum</i>	4,9	2
<i>Skrjabinoeces similis</i>	8,1	8

<i>Sphaerirostris picae</i> (L)	0,6	1
<i>Spirometra erinaceieuropaei</i>	1,1	2
<i>Spiroxys contortus</i> (L3)	2,9	5
<i>Strigea</i> spp. (mtc)	3,8	2
<i>Strongyloides spiralis</i>	5,8	6
<i>Tylodelphys excavata</i> (mtc)	20,3	7

Неочікуваною знахідкою в Україні також є північноамериканський вид цестод *O. saphena*, паразитування якого у *P. ridibundus* в дельті Дунаю, ймовірно, спричинене інтродукцією природного хазяїна – жаби-бика. Екстенсивність інвазії *O. saphena* в озерних жабах з Вилкового становила 78,3%.

Серед 39 знайдених видів гельмінтів, 11 видів були представлені личинковими стадіями (рис. 3.18). Частка личинок у дослідженому матеріалі складала 20,51 % для трематод та 2,56 % для інших систематичних груп гельмінтів. Метацеркарії трематод, виявлених у озерних жаб в цьому дослідженні, досягають статевої зрілості у рептилій, переважно змій (*P. monticelli*, *P. cloacicola*, *E. colubrimurorum*) та птахів (*C. urniger*, *T. excavata*, *Strigea* spp., *Neodiplostomum* spp. та, ймовірно, личинки родини Echinostomatidae). Нематода *S. contortus*, що паразитує в черепах та використовує амфібій як проміжних хазяїв, була представлена в *P. ridibundus* личинками третьої стадії. Личинки були виявлені і серед цестод – метацестоди *S. erinaceieuropaei* (паразит м'ясоїдних ссавців). Цікаво, що ми знайшли личинкові стадії серед всіх систематичних груп гельмінтів, включаючи скреблянку *S. picae*, для якої *P. ridibundus* є паратенічним хазяїном. Отже, озерні жаби забезпечують передачу паразитів, які на дорослих стадіях заражають рептилій, птахів та ссавців – батрахофагів.

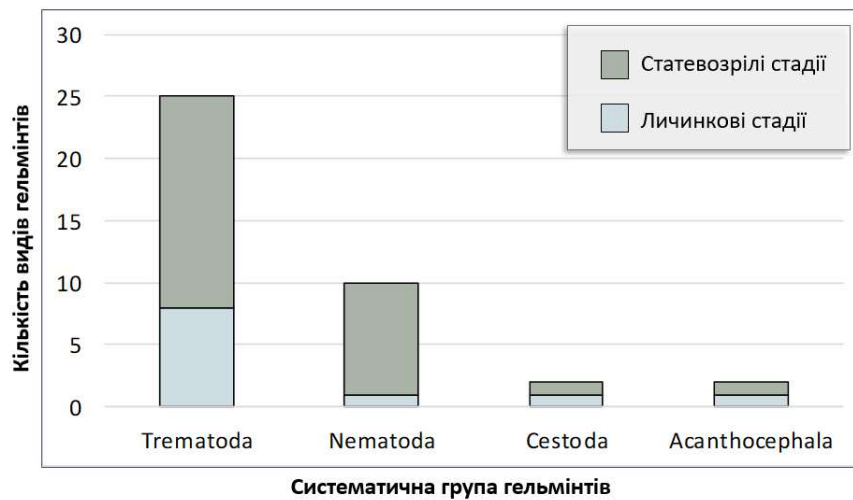


Рис. 3.18. Вікова структура гельмінтофауни *P. ridibundus*.

Ми спостерігали високе різноманіття гетероксенних паразитів у *P. ridibundus*, яке здебільшого зумовлене переважанням трематод (рис. 3.19). Серед нематод, *I. neglecta* є єдиним гетероксенним видом в даному дослідженні, для якого безхвості амфібії є дефінітивними хазяями, причому їх зараження відбувається за участі переносника. Переважання гетероксенних гельмінтів в гельмінтофауні *P. ridibundus* спростовує твердження J. Aho про більшу різноманітність моноксенних видів та про загальну збідненість угруповань паразитів амфібій (Aho, 1990). Натомість, наші результати узгоджуються зі свідченнями J. Koprivnikar зі співавторами щодо домінування трематод серед гельмінтів амфібій, асоційованих з водним середовищем (Koprivnikar et al., 2012).

Більшість гельмінтів, виявлених в озерних жабах, локалізувались у травному тракті (трематоди родини Pleurogenidae, нематоди з родин Cosmocercidae, Molineidae, акантоцефала *A. ranae* тощо); деякі види паразитують в легенях (трематоди родини Haematoloechidae, нематоди родини Rhabdiasidae), сечовому міхурі (трематоди родини Gorgoderidae), спинномозковому каналі (метацеркарії трематод *T. excavata*), порожнині тіла та м'язах (*I. neglecta*, трематоди на личинкових стадіях) (рис. 3.20).

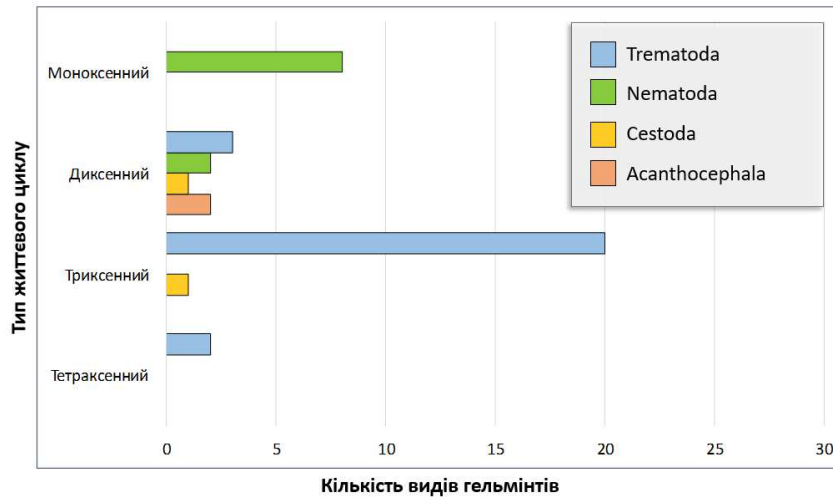


Рис. 3.19. Розподіл гельмінтів *P. ridibundus* за типом життєвого циклу.

Серед трематод, знайдених у озерної жаби в цьому дослідженні, більшість є широкоспецифічними паразитами земноводних з ряду Anura, які заражають різних безхвостих амфібій в межах Західної та Центральної Палеарктики. Крім того, деякі види трематод, наприклад *O. ranae* та *D. subclavatus*, часто трапляються також у хвостатих амфібій (Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989). Натомість паразитами, що проявляють специфічність до зелених жаб *Pelophylax*, є нематоди *I. neglecta* та *R. esculentarum*.

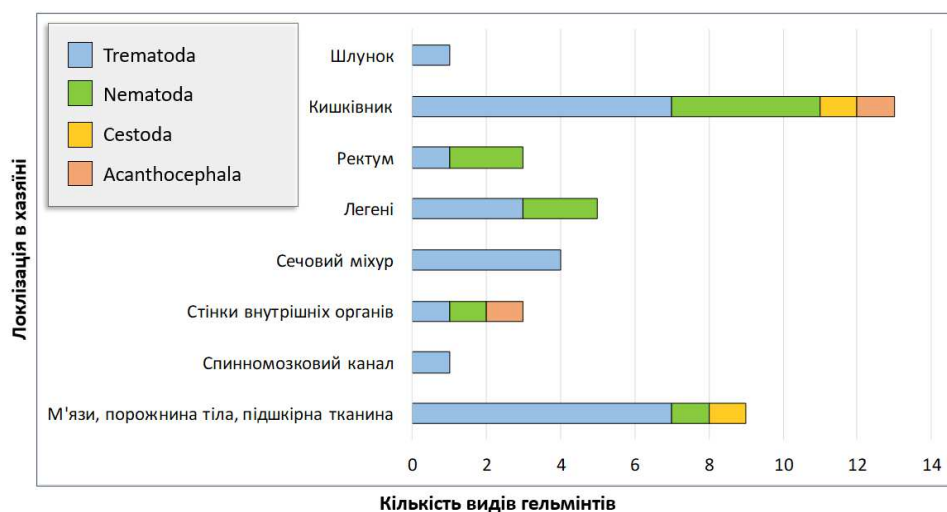


Рис. 3.20. Розподіл знайдених видів гельмінтів за локалізацією в хазяїні.

Таким чином, у дослідженому нами матеріалі виявлено не менше 39 видів гельмінтів, які є паразитами *P. ridibundus* на території України. Три види – нематоди *R. esculentorum* та *S. spiralis* та цестода *O. saphena* зареєстровані в Україні вперше. Найбільша частка видів (79%) представлена гетероксенними паразитами; значну частину (28%) становлять види, для яких амфібії є проміжними або паратенічними хазяями. Отже, озерна жаба продемонструвала значну різноманітність гельмінтофауни, включно з гельмінтами, характерними для водних та наземних середовищ існування. Такий склад угруповань гельмінтів *P. ridibundus* свідчить про багатство її трофічних зв'язків у біоценозах.

3.4. Основні характеристики інфраугруповань гельмінтів *P. ridibundus*.

Інфраугруповання гельмінтів досліджували у вибірці озерних жаб, що налічував 361 особину (201 самець та 160 самок). Всі особини амфібій були заражені принаймні одним екземпляром гельмінтів. Довжина тіла жаб у вибірці становила 72 ± 14 (35–111) мм. Самці мали дещо менші розміри (69 ± 12 (41–97) мм) порівняно з самками (75 ± 16 (35–111) мм).

Видове багатство гельмінтів у інфраугрупованнях становило від 1 до 14 видів в одній особині хазяїна (середнє 5,7; медіана 6). Виявлено слабку, але достовірну позитивну кореляцію між показниками видового багатства гельмінтів та розмірами тіла хазяїв: коефіцієнт кореляції Спірмена (r_s) становив 0,27 ($p < 0,01$).

Самці *P. ridibundus* були заражені дещо більшою кількістю видів паразитів, порівняно з самками. Так, видове багатство гельмінтів у інфраугрупованнях самців становило 1 до 14 видів (середнє 6,1; медіана 6), тоді як в самок – від 1 до 12 видів (середнє 5,2; медіана 5). Амфібії обох статей демонстрували позитивну кореляцію видового багатства у інфраугрупованнях

гельмінтів із розмірами тіла: $r_s=0,24$ ($p<0,01$) у самців та $r_s=0,37$ ($p<0,01$) у самок.

Зважаючи на те, що розподіл видового багатства у інфрагрупуваннях гельмінтів не є нормальним (рис. 3.21), а наближається до розподілу Пуассона (Hamann et al., 2012, 2013), ми визначали вірогідність відмінностей між видовим багатством гельмінтів у самців та самок жаб, використовуючи критерій Манна-Уїтні. Попри те, що медіани значення видового багатства відрізнялися несуттєво (6 у вибірці з самців, 5 у вибірці з самок), U-критерій Манна-Уїтні показав вірогідність відмінностей між вибірками: $U=12786$; $z=3,3694$; $p<0,01$.

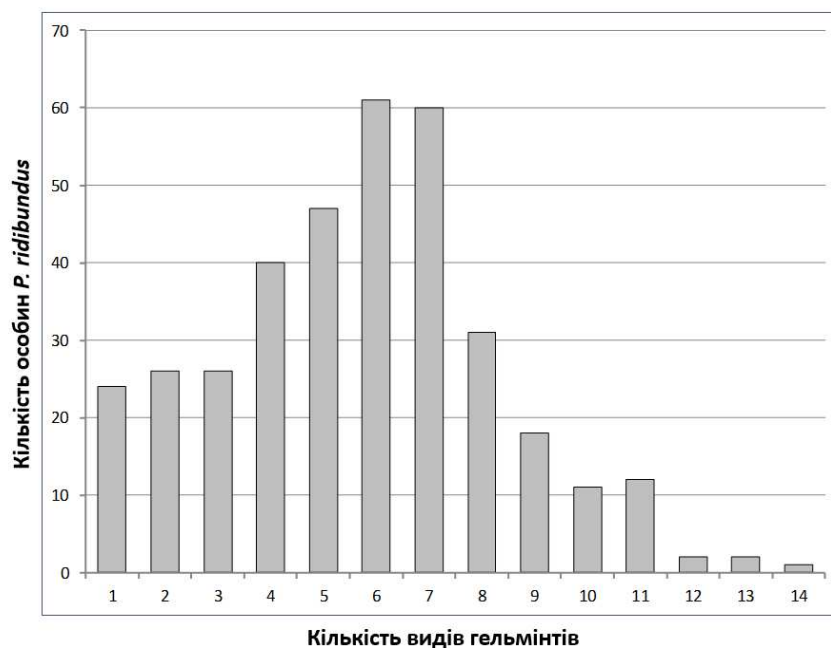


Рис. 3.21. Частотний розподіл видового багатства в інфрагрупуваннях гельмінтів у дослідженій вибірці *P. ridibundus* ($n=361$).

Чисельність гельмінтів у інфрагрупуваннях в дослідженій вибірці становила від 1 до 2871 екземплярів (середня 134; медіана 60) в одній особині хазяїна. Розподіл чисельності був очікувано агрегованим, індекс дисперсії становив 529. Ми виявили достовірну позитивну кореляцію чисельності

гельмінтів у інфрагрупуваннях з розмірами тіла амфібій як у загальній вибірці ($r_s=0,38$; ($p<0,01$)), так і у вибірках самців ($r_s=0,40$; ($p<0,01$)) та самок ($r_s=0,42$; ($p<0,01$)).

Чисельність гельмінтів у вибірці з самців становила від 1 до 2871 екземплярів (середня 140; медіана 72) в одній особині хазяїна. У вибірці з самок цей показник становив від 1 до 2576 екземплярів (середня 126; медіана 46). Тест Манна-Уїтні вірогідно підтвердив відмінності у чисельності гельмінтів в інфрагрупуваннях між вибірками самців та самок жаб: $U=13653$; $z=-2,4642$; $p=0,01$.

Зростання видового багатства та чисельності гельмінтів зі збільшенням розміру (віку) озерних жаб є очікуваним. Позитивну кореляцію цих показників із розмірами тіла амфібій відмічали у багатьох дослідженнях угруповань гельмінтів амфібій (Navarro & Lluch, 2006; Hamann et al., 2012, 2013; Comas et al., 2014). Таку закономірність можна пояснити тим, що більш крупні та дорослі особини жаб споживають різноманітніший раціон: вони інтенсивно живляться об'єктами, які є проміжними хазяями гетероксенних гельмінтів (наприклад, водними членистоногими – личинками бабок, ракоподібними та ін.). Окрім того, термін життя деяких видів гельмінтів, ймовірно, триває понад один рік. Таким чином, з віком відбувається поступове накопичення чисельності гельмінтів в окремих особинах хазяїна.

Ми оцінювали внесок окремих видів – представників різних біологічних груп гельмінтів – у кореляцію між чисельністю в інфрагрупуваннях та розмірами тіла хазяїна. Для цього визначили коефіцієнт кореляції між чисельністю інфрапопуляцій окремих видів та розмірами тіла заражених ними жаб з дослідженої вибірки (табл. 3.3).

Як видно з даних, наведених у таблиці, що найбільший внесок у кореляцію між чисельністю гельмінтів в інфрагрупуваннях та розмірами тіла хазяїна належить нематоді *I. neglecta* ($r_s=0,46$) та трематоді *C. urniger* ($r_s=0,30$). Обидва види паразитують поза межами травної системи жаб; *I. neglecta*

локалізується у м'язах, а *C. urniger* – інцистований в порожнині тіла, м'язах та під шкірою. Вочевидь, обидва види здатні паразитувати в амфібіях тривалий час, протягом років, а отже – накопичуватись в організмі хазяїна із віком. Те саме стосується й метацеркарій *T. excavata*, що паразитують у спинномозковому каналі жаб, хоча у дослідженій вибірці кореляція їх чисельності з розмірами тіла хазяїна знаходиться на межі вірогідності ($p=0,06$).

Таблиця 3.3

Кореляція між чисельністю у інфрапопуляціях окремих видів гельмінтів та розмірами тіла *P. ridibundus*. Вірогідні значення r_s виділені жирним шрифтом.

Види гельмінтів	Кількість інфрапопуляцій	Коефіцієнт кореляції (r_s)
Моноксенні паразити		
<i>Cosmocerca ornata</i>	115	-0,08; $p=0,42$
Диксенні паразити		
<i>Acanthocephalus ranae</i>	103	0,04; $p=0,69$
<i>Icosiella neglecta</i>	180	0,46 ; $p<0,01$
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	233	0,20 ; $p<0,01$
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	259	0,17 ; $p<0,01$
Триксенні паразити		
<i>Pleurogenoides medians</i>	197	0,01; $p=0,89$
<i>Prosotocus confusus</i>	178	0,26 ; $p<0,01$
<i>Haematoloechus variegatus</i>	50	0,18; $p=0,22$
Паразити на личинкових стадіях		
<i>Codonocephalus urniger</i> (mtc)	142	0,30 ; $p<0,01$

<i>Tyloodelphys excavata</i> (mtc)	83	0,21; $p=0,06$
------------------------------------	----	----------------

Дещо меншим, але вірогідним, є внесок у кореляцію диксенних (*D. subclavatus*, *O. ranae*) та деяких триксенних (*P. confusus*) трематод. Ймовірно, вища чисельність цих видів у крупних озерних жаб пов'язана з особливостями їхньої поведінки: активним споживанням проміжних хазяїв (*P. confusus*), живленням у водному середовищі (*O. ranae*) та накопиченням паразитів під час линьок (*D. subclavatus*).

Цікаво, що єдиний моноксенний паразит у цьому аналізі – нематода *C. ornata* – демонструє негативну (хоча і не вірогідну) кореляцію чисельності з розмірами тіла хазяїна. Ймовірно, це зумовлено особливостями циркуляції нематоди та поведінки амфібій. *Cosmocerca ornata* є «геогельмінтом», інвазивні стадії якого розвиваються у вологому ґрунті (Anderson, 2000), а зараження амфібій відбувається на суходолі. Молоді особини озерних жаб проводять на суходолі більше часу порівняно з дорослими, а отже частіше контактують із ґрунтом, що робить їх більш вразливими до зараження нематодами.

Відсутність вірогідної кореляції чисельності з розмірами тіла хазяїна у акантоцефалів *A. ranae*, ймовірно, пов'язана з великими розмірами цього виду. Це обмежує можливість їх значного накопичення та збільшення інтенсивності інвазії навіть у крупних хазяях. Те саме може бути вірним і для трематоди *H. variegatus*, що паразитує в легенях.

Дещо складніше пояснити відсутність очевидної кореляції для трематоди *P. medians*. Її життєвий цикл подібний до виду *P. confusus*, причому останній демонструє вищу чисельність у більш крупних жаб. Ймовірно, відсутність кореляції для *P. medians* пов'язана з впливом імунної відповіді хазяїна на інвазію саме цим видом гельмінта, що посилюється з віком. Іншим можливим поясненням є нерівномірність поширення *P. medians* на дослідженій території, що вплинула на репрезентативність вибірки для цього виду. *Pleurogenoides medians* був відмічений майже у всіх досліджених вибірках, хоча

є більш звичайним паразитом озерних жаб у південних та східних регіонах України. Ми перевірили останнє припущення, аналізуючи окремо вибірки тільки з Полтавської, Миколаївської та Одеської областей (109 особин жаб, з яких 100 були заражені *P. medians*). Для цієї вибірки виявлено достовірну кореляцію між чисельністю *P. medians* та розмірами тіла хазяїна ($r_s=0,35$; $p<0,01$).

Знайдені вірогідні відмінності у чисельних показниках інфраугруповань гельмінтів між самцями та самками *P. ridibundus* свідчать про вищу зараженість гельмінтами самців. У більшості аналогічних робіт відмічалось, що відмінності, якщо існували, не були вірогідними. Проте в дослідженнях E. Lees (Lees, 1962), а також P. Navarro і J. Lluch (Navarro & Lluch, 2006), виконаних на великих за обсягом вибірках, результати були аналогічні нашим – у самців видове багатство і чисельність в угрупованнях гельмінтів були більшими, ніж у самок.

На думку E. Lees, менша зараженість гельмінтами самок трав'яної жаби *R. temporaria* порівняно з самцями зумовлена тим, що жіночі статеві гормони активно виділяються у кров самок тривалий час при формуванні яєць та мають антипаразитарну дію, таким чином знижуючи чисельність гельмінтів (Lees, 1962). Інші автори (Navarro & Lluch, 2006) погоджуються з цим поясненням і, окрім того, вказують, що стрес, який діє на самців у період розмноження, може негативно впливати на їхню здатність протистояти зараженню гельмінтами. Точні механізми, які лежать в основі відмінностей у зараженості самців та самок *P. ridibundus* гельмінтами, потребують, на нашу думку, окремого дослідження.

3.5. Аналіз спільного паразитування видів гельмінтів в інфраугрупованнях.

Для дослідження попарної взаємодії між окремими видами гельмінтів у інфраугрупованнях гельмінтів *P. ridibundus* нами було використано вибірку, що

складала 201 особину жаб, зібраних у Волинській, Рівненській, Житомирській та Київській областях. Вибірка для аналізу була обмежена регіонами північної частини України, оскільки кліматичні умови зовнішнього середовища, чисельність та щільність популяцій проміжних хазяїв у досліджуваному регіоні були приблизно однотипними та однаково впливали на циркуляцію окремих видів гельмінтів.

Спільне паразитування гельмінтів в інфрагрупованнях *P. ridibundus* було досліджене для дев'яти видів гельмінтів із загальною екстенсивністю інвазії в об'єднаній вибірці вище 15% (таке значення становить щонайменше 30 заражених жаб у вибірці з 201 особини) (рис. 3.22). Трематоди *O. ranae*, *D. subclavatus*, *P. confusus*, *P. claviger*, *P. medians*, *C. urniger*, нематоди *I. neglecta*, *C. ornata* та скреблянка *A. ranae* були попарно проаналізовані на предмет міжвидових асоціацій за траплянням та чисельністю.

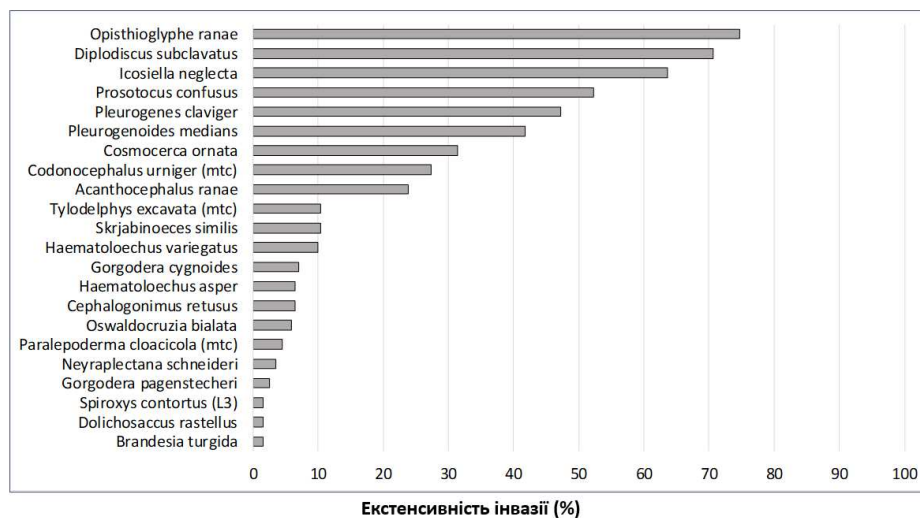


Рис. 3.22. Екстенсивність інвазії гельмінтів у вибірці з 201 особини *P. ridibundus* для розрахунку міжвидових асоціацій.

У досліджуваних гельмінтів ми знайшли сім міжвидових асоціацій за траплянням (чотири позитивні, три негативні) (рис. 3.23); асоціації за чисельністю виявлені для чотирьох пар видів, включаючи дві позитивні та дві

негативні асоціації (табл. 3.4). Виявлено позитивні асоціації за траплянням між трематодами *P. confusus* та *P. medians*, а також між цими двома видами та нематодою *I. neglecta*. Крім того, позитивну асоціацію встановлено між трематодами *P. claviger* та *P. medians*. Метод «co-occurrence network» показав додаткову позитивну асоціацію *P. claviger* з *I. neglecta* та *P. confusus*. Негативні асоціації знайдено для трематоди *C. urniger* зі скреблянкою *A. ranae* та трематодою *D. subclavatus*, та між нематодами *I. neglecta* та *C. ornata*. Ці негативні асоціації були також підтверджені методом «co-occurrence network», який, проте, встановив додаткову негативну асоціацію *C. urniger* з *P. medians* та *P. claviger* (рис. 3.23).

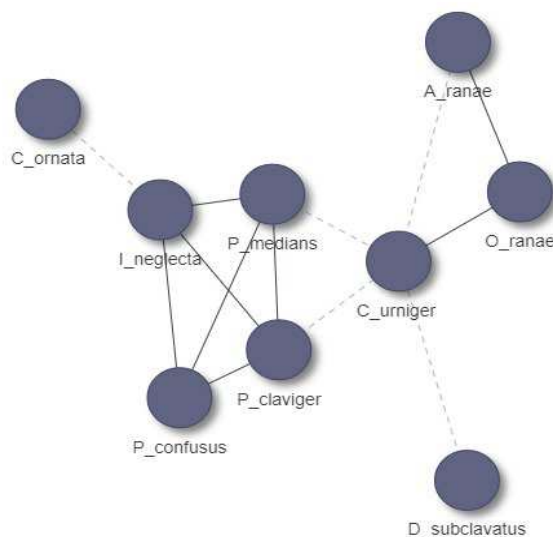


Рис. 3.23. Візуалізація міжвидових асоціацій за траплянням гельмінтів *P. ridibundus* за допомогою мережі співіснування («co-occurrence network»). Позитивні асоціації позначено суцільними лініями, негативні — пунктирними.

Щоб уникнути хибних негативних асоціацій за траплянням, ми застосовували χ^2 тест до тих вибірок жаб, де були присутні обидва види гельмінтів з досліджуваної пари. Натомість мережа співіснування візуалізувала зв'язки паразитів у повній вибірці амфібій. Це підтвердило позитивні асоціації гельмінтів, які достовірно зустрічались в жабах разом попри присутність

незаражених хазяїв. Втім, окрім міжвидових асоціацій, знайдених за допомогою χ^2 тесту та підтверджених методом «co-occurrence network», мережа співіснування встановила декілька додаткових асоціацій.

Таблиця 3.4

Міжвидові асоціації гельмінтів у інфрагрупованнях *P. ridibundus*. Вірогідні значення χ^2 та r_s виділені жирним шрифтом. Повні розрахунки наведені в Додатку 5 та Додатку 6.

Види гельмінтів	<i>O. ranae</i>	<i>D. subclavatus</i>	<i>I. neglecta</i>	<i>P. confusus</i>	<i>P. claviger</i>	<i>P. medians</i>	<i>C. ornata</i>	<i>C. urniger</i>	<i>A. ranae</i>	Міжвидові асоціації за траплянням (χ^2)
<i>O. ranae</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>D. subclavatus</i>	0,2		0	0	0	0	0	5,0	0	
<i>I. neglecta</i>	ns	ns		5,2	0	14,6	7,5	0	0	
<i>P. confusus</i>	ns	ns	ns		0	4,9	0	0	0	
<i>P. claviger</i>	ns	ns	ns	ns		17,3	0	0	0	
<i>P. medians</i>	ns	ns	ns	0,3	ns		0	0	0	
<i>C. ornata</i>	ns	-0,3	ns	ns	ns	ns		0	0	
<i>C. urniger</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns		5,9	
<i>A. ranae</i>	ns	ns	ns	ns	ns	ns	n/d	ns		
Міжвидові асоціації за чисельністю (r_s)										

0 – відсутність асоціації; ns – кореляція невірогідна; n/d – дані відсутні (розмір вибірки недостатній для аналізу).

Міжвидові асоціації за траплянням.

Позитивні міжвидові асоціації за траплянням виявлені серед трьох видів гельмінтів – нематоди, що локалізується в м'язах *I. neglecta*, та двох трематод *P. medians* і *P. confusus*, які паразитують в кишківнику. Зважаючи на різну локалізацію цих гельмінтів в амфібіях та відмінність життєвих циклів нематоди та трематод, позитивна асоціація всіх трьох видів не має, на нашу думку, єдиного біологічного обґрунтування. Для пошуку можливих пояснень їх спільного паразитування, ми впорядкували вибірку амфібій за довжиною тіла (розподіливши всіх особин на розмірні категорії з інтервалом в 10 мм) та перевірили поширеність гельмінтів в межах кожної категорії хазяїв.

Позитивні асоціації між *I. neglecta* та *P. medians* ($p < 0,01$), *I. neglecta* та *P. confusus* ($p < 0,05$), а також між *P. medians* та *P. confusus* ($p < 0,05$) можуть бути, принаймні частково, зумовлені однаковою тенденцією цих видів до підвищення екстенсивності інвазії (частоти трапляння) у хазяїв більшого розміру (рис. 3.24). Відтак, шанс спільної присутності цих видів гельмінтів зростає серед більших амфібій, які становили переважну частину досліджуваної вибірки (83% жаб мали довжину тіла понад 60 мм). Крім того, *I. neglecta*, *P. medians* та *P. confusus* є одними з найпоширеніших паразитів озерних жаб у цьому дослідженні (рис. 3.22), тож комбінація саме цих трьох видів найчастіше спостерігалась у заражених особинах хазяїв. Вірогідність позитивних асоціацій між *I. neglecta* та *P. medians* (скоректоване $p < 0,01$) підтверджена із застосуванням корекції на множинне тестування за Холмом (Додаток 5).

Позитивна асоціація між кишковими трематодами з родини Pleurogenidae – між *P. claviger* і *P. medians* ($p < 0,01$) та між *P. confusus* і *P. medians* ($p < 0,05$) – може бути спричинена подібними життєвими циклами та способом потрапляння цих видів в амфібій. Усі види використовують прісноводних молюсків роду *Bithynia* Leach, 1818 як перших проміжних хазяїв та водних членистоногих (личинок бабок, бокоплавів, волохокрильців) в ролі других проміжних хазяїв. Вірогідність позитивних асоціацій між *P. claviger* та

P. medians (скоректоване $p<0,01$) підтверджена із застосуванням корекції на множинне тестування за Холмом (Додаток 5).

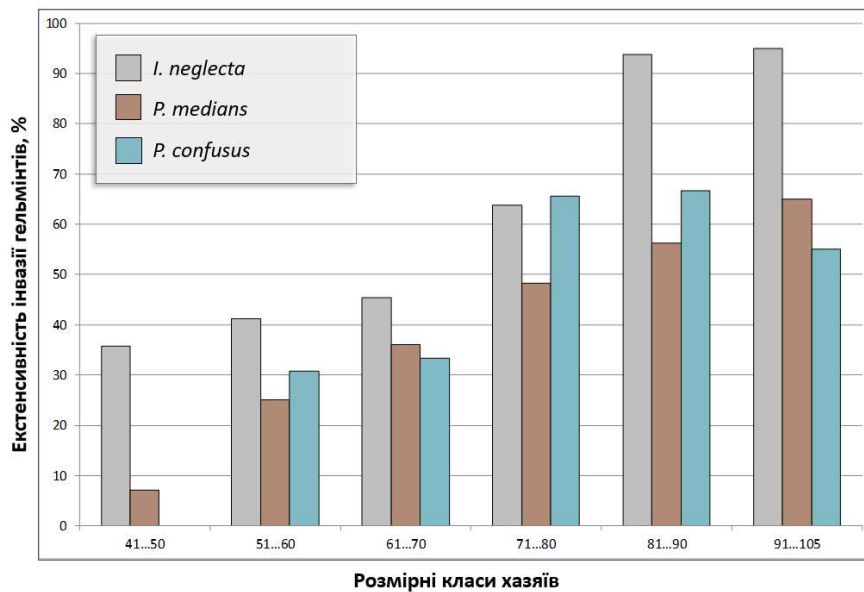


Рис. 3.24. Екстенсивність інвазії *I. neglecta*, *P. medians* та *P. confusus* в хазяях різних розмірних груп.

Серед негативних міжвидових зв'язків гельмінтів, виявлено негативну асоціацію нематод *I. neglecta* та *C. ornata* ($p<0,05$). У досліджуваній вибірці амфібій *Icosiella* демонструвала помітно вищу екстенсивність інвазії серед більших хазяїв (рис. 3.25). Крім того, ми виявили позитивну кореляцію між чисельністю нематоди та розміром тіла амфібій ($r_s=0,4$; $p<0,01$), отже більші особини озерних жаб частіше та інтенсивніше заражались *I. neglecta*. Ймовірно, такі хазяї забезпечують більшу поверхню для контакту з двокрилими гематофагами *F. velox*, які під час живлення кров'ю слугують переносниками нематод. Також ми не виключаємо те, що дорослі великі амфібії накопичують *I. neglecta* упродовж життя внаслідок повторних інвазій.

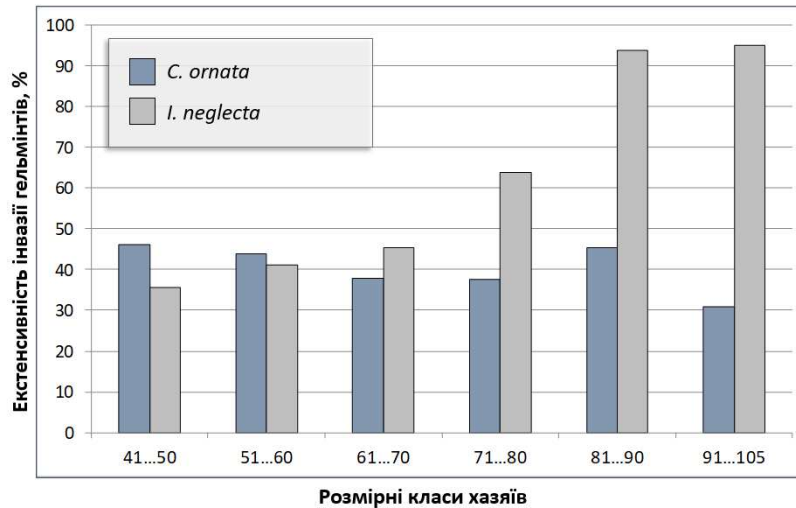


Рис. 3.25 Екстенсивність інвазії *C. ornata* та *I. neglecta* в хазяях різних розмірних груп.

На відміну від *I. neglecta*, нематода *C. ornata* не відзначалась помітною схильністю частіше заражати великих жаб (рис. 3.25), отже шанс появи обох видів нематод в одному хазяїні був досить низьким. *Cosmocerca ornata* є моноксенним паразитом – інвазійні личинки третьої стадії розвиваються в ґрунті, а зараження жаб відбувається під час їх перебування на суходолі. Частіше поза межами водойми перебувають саме дрібні (молоді) особини жаб, завдяки їхньої схильності до розселення, тому вони частіше заражені *C. ornata*. Натомість гетероксенна нематода *I. neglecta* переважно інфікує крупніших та доросліших амфібій у воді. Отже, нематоди обох видів потрапляють в озерних жаб незалежно, але зараження здебільшого відбувається в різні вікові періоди життя амфібій та в різних середовищах існування, що може пояснювати негативну асоціацію між *I. neglecta* та *C. ornata*.

Неочікуваною виявилась негативна асоціація, яку демонстрували метацеркарії трематоди *C. urniger* з дорослою трематодою з ректума *D. subclavatus* ($p < 0,05$), а також зі скреблянкою *A. ranae* ($p < 0,05$) (рис. 3.23, табл. 3.4). Поширеність та чисельність цих видів у досліджуваних хазяїв не була пов'язана з розміром тіла хазяїна, отже негативні відносини між гельмінтами зумовлені іншими чинниками. Ймовірно, трансмісія личинок

C. urniger відбувається в місцях, просторово або екологічно відмінних від тих, де відбувається зараження *D. subclavatus* та *A. ranae*. В такому випадку паразити могли потрапляти в різних особин жаб навіть в межах однієї водойми. Таке відокремлення може бути пов'язане з різними уподобаннями щодо середовища мешкання проміжних хазяїв цих видів та дефінітивних хазяїв *C. urniger*: молюсків з родини Planorbidae у *D. subclavatus*, водяного ослика *A. aquaticus* в *A. ranae*, та ставковиків Lymnaeidae з чаплевими птахами (*B. stellaris*, *I. minutus*) – у випадку з *C. urniger*. Перевірка цієї гіпотези може бути предметом окремого дослідження.

Міжвидові асоціації за чисельністю.

На нашу думку, позитивній кореляції між чисельністю трематод *P. medians* та *P. confusus* ($r_s=0,4$, $p<0,01$) передують їх позитивна асоціація за траплянням (рис. 3.23, табл. 3.4). Оскільки життєві цикли цих видів включають однакових проміжних хазяїв (молюски Bithyniidae, личинки бабок *Calopteryx* Leach, 1815, *Platycnemis* Burmeister, 1839), церкарії трематод, ймовірно, часто потрапляють в одних й тих самих особин водних членистоногих. В свою чергу, це сприяє спільному зараженню озерних жаб та пояснює позитивну кореляцію між чисельністю *P. medians* та *P. confusus* в остаточних хазяях.

Слабка, але вірогідна позитивна асоціація між трематодами *O. ranae* та *D. subclavatus* ($r_s=0,2$, $p<0,05$) може бути пояснена тим, що ці гельмінти активно інфікували озерних жаб (зараження спостерігалось для понад 70% досліджуваних особин) (рис. 3.22). Однак, варто зазначити, що обидва види є диксенними паразитами, що вирізняє їх з-поміж інших трематод озерної жаби. Амфібії для *O. ranae* виконують роль як другого проміжного, так і дефінітивного хазяїна, заражаючи його в результаті аутоінвазії або при поїданні жабами власної шкіри під час линьки. Адолюскарії *D. subclavatus* можуть інцистуватись на різних об'єктах, в тому числі на шкірних покривах амфібій. Отже, обидва види мають подібні механізми потрапляння в дефінітивного

хазяїна. Ми припускаємо, що під час линьки озерні жаби могли контактувати з личинковими стадіями обох трематод, а зараження при поїданні шкіри сприяло кореляції в чисельності *O. ranae* та *D. subclavatus*. Перевірка цієї гіпотези може бути предметом окремого дослідження.

Негативна асоціація ($r_s = -0,3$, $p < 0,05$) між *D. subclavatus* та нематодою *C. ornata* є єдиним випадком взаємовідносин паразитів озерних жаб, який, на нашу думку, можна пояснити міжвидовою конкуренцією (табл. 3.4). Обидва види гельмінтів локалізуються в прямій кишці (ректумі), де дорослі особини живляться її вмістом та можуть сягати порівняно великих розмірів. Цілком ймовірно, що *D. subclavatus* та *C. ornata* потребують спільного простору та однакових ресурсів хазяїна, тому негативна кореляція між їхньою чисельністю є результатом конкуренції.

Наступним прикладом міжвидової взаємодії гельмінтів за участі нематоди *C. ornata* є її негативна коваріація зі скреблянкою *A. ranae* ($r_s = -0,7$, $p < 0,05$) (табл. 3.4). Нам не вдалось знайти обґрунтованих припущень, які можуть пояснити таке «взаємне уникання» гельмінтів, адже вони локалізуються в різних ділянках травного тракту хазяїна: *A. ranae* мешкає в тонкому кишківнику, а *C. ornata* – в ректумі. Крім того, спільне паразитування цих видів спостерігалось лише в 11 особин озерних жаб, тому ми не можемо виключати ймовірність випадкової негативної кореляції між чисельністю *A. ranae* та *C. ornata* через малий розмір вибірки.

Вивчення взаємодії видів є важливою складовою в дослідженнях угруповань. У будь-якому угрупованні існує низка біотичних та абіотичних факторів, які впливають на поширення, чисельність та, як наслідок, взаємозв'язки організмів (Ludwig & Reynolds, 1988). Rubenina зі співавторами (Rubenina et al., 2021) досліджували спільне трапляння гельмінтів в об'єднаній вибірці зелених жаб в Латвії за допомогою моделювання (Markov random fields (MRF), conditional random fields (CRF)) з урахуванням екологічних та

антропогенних чинників. Цікаво, що автори виявили асоціацію між трематодою *D. subclavatus* та нематодою *N. schneideri* (належить до однієї родини з *C. ornata*, також локалізується в ректумі). Цікаво, що характер асоціації між цими видами залежав від рівня вегетаційного індексу рослинності (Normalized Difference Vegetation Index – NDVI). За низького значення NDVI, *D. subclavatus* та *N. schneideri* демонстрували позитивну асоціацію, а за високого значення NDVI – негативну. Таким чином, методи, застосовані I. Rubenina зі співавторами, дозволили дослідити асоціації вздовж градієнтів різних екологічних та антропогенних чинників.

Водночас статистичний аналіз спільного паразитування гельмінтів в хазяях не надає відомості про реальні зв'язки між видами, а радше демонструє наслідки цих зв'язків. Тому в нашому дослідженні співіснування паразитів ми зосередили увагу на пошуку біологічних обґрунтувань процесів, зареєстрованих статистичними методами. Для інтерпретації причин виявлених міжвидових асоціацій, ми спирались на поведінкові характеристики амфібій, особливості життєвих циклів гельмінтів, шляхи проникнення гельмінтів в хазяїв та на зв'язок між зараженістю гельмінтами та розміром тіла амфібій.

Комбінація двох підходів в аналізі міжвидових асоціацій (co-occurrence network та χ^2) підвищує точність та надійність отриманих даних. Отже, поєднання статистичного аналізу разом з біологічною інтерпретацією його результатів у дослідженні спільного паразитування дозволяє не лише зафіксувати взаємодію між видами, а й надати відомості про біологію хазяїв, їхню поведінку та екологічні зв'язки з проміжними хазяями гельмінтів.

3.6. Аналіз компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus*.

Видове багатство

Серед досліджених вибірок показники видового багатства в угрупованнях гельмінтів були очікувано найнижчими у вибірках, які

складалися з ювенільних жаб – Василів (Київська обл.) та Сиваш (Херсонська обл.) (табл. 3.5). В них було знайдено, відповідно, лише сім та чотири види гельмінтів. Слід відмітити, що серед знайдених видів в обох вибірках були звичайними трематоди *D. subclavatus* (EI 100% та 43%, відповідно) та *O. ranae* (EI 27% та 29%, відповідно). У вибірці ювенільних жаб з Василева також досить часто траплялися нематоди *C. ornata* (EI 53%) та *I. neglecta* (EI 33%) та трематода *H. variegatus* (EI 33%). Ймовірно, ці види першими заселяють молодь зелених жаб, при чому *D. subclavatus*, *O. ranae* та *C. ornata* (тільки у північних регіонах) є найбільш активними у цьому процесі. З усіх згаданих видів лише *C. ornata* є моноксенним паразитом, *H. variegatus* є триксенним, а інші види – диксенними.

Таблиця 3.5

Показники видового багатства у компонентних угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus* з 20 досліджених вибірок.

Назва та розмір вибірки	Кількість видів		Розраховане видове багатство			Індекс Маргалєфа
	сумарна	середня в 1 хазяїні	<i>Chao1</i>	<i>bootstrap</i>	<i>jackknife</i>	
Біличі (n=10)	12	5,0	12	13	14	1,93
Трипілля (n=16)	14	4,7	14	16	19	1,86
Вороневе (n=20)	16	6,0	16	17	19	1,96
Голосієве (n=10)	8	3,3	8	9	10	1,33
Тельбін (n=24)	13	5,9	13	14	16	1,66
Василів (n=15)	7	2,7	7	7	8	1,06

Піски (n=10)	13	5,8	17	14	17	1,74
Білогородка (n=15)	14	6,6	14	15	16	1,78
Малин (n=10)	13	6,4	13	13	13	1,87
Богданівка (n=13)	14	4,8	16	15	17	1,97
Тягле (n=33)	14	4,4	16	15	18	1,65
Коростишів (n=15)	11	6,1	11	11	12	1,30
Ольжин о-в (n=20)	14	6,9	14	15	16	1,52
Ржищів (n=21)	15	3,2	15	17	20	2,04
Полтава (n=10)	15	6,1	15	17	19	1,95
Сиваш (n=28)	4	0,9	4	4	5	0,67
Підгородне (n=10)	10	6,3	10	11	11	1,05
Вилкове (n=23)	24	9,4	25	26	28	2,82
Березівка (n=25)	16	6,3	20	18	21	1,94
Бурлакова Балка (n=16)	19	9,2	20	21	23	2,00

У вибірках, що склалися з дорослих жаб, кількість знайдених видів варіювала від восьми (Голосієве) до 24 (Вилкове). Відповідно відрізнялися й інші показники видового багатства (табл. 3.5). Слід зазначити, що як додатковий показник видового багатства ми також використовували й середнє

значення видового багатства у інфрагрупуваннях гельмінтів в межах компонентного угруповання. Середня кількість видів у одному хазяїні очікувано корелювала з кількістю видів у вибірці (коефіцієнт кореляції Пірсона ($r_p=0,81$; $p<0,01$). Однак у деяких випадках, за однієї і тої самої кількості видів у вибірці, середнє видове багатство у інфрагрупуваннях могло суттєво відрізнятися. Наприклад, у вибірках зі Ржищева та Полтави знайдено по 15 видів гельмінтів, проте у першій вибірці в одному хазяїні було в середньому 3,7 видів гельмінтів, а у другій – 6,1. Це свідчить про нерівномірність розподілу видового багатства у інфрагрупуваннях гельмінтів озерної жаби у окремих екосистемах.

Видове багатство в угрупованнях гельмінтів з водойм різних типів дещо відрізнялося. У вибірках з озер (Тельбін, Тягле) воно становило в середньому 14,5 видів (розраховане методом *Chaol*) (середнє видове багатство у інфрагрупуваннях 5,2). У вибірках зі ставків та невеликих водосховищ (Голосієве, Біличі, Малин, Білогородка, Вороневе, Богданівка) видове багатство у компонентних угрупованнях було дещо нижчим – 13,4 види, але середнє у інфрагрупуваннях було вищим – 5,5. Найвищим було видове багатство у вибірках з річок (Ольжин острів, Коростишів, Трипілля, Підгородне, Піски, Березівка, Ржищів, Бурлакова Балка, Вилкове) – 16,2 види (середнє у інфрагрупуваннях – 6,4). Слід зазначити, що ці дані не пов'язують достовірно типи водойм із значеннями видового багатства в угрупованнях гельмінтів, оскільки в нашому матеріалі ці типи відрізнялися також за характером і ступенем трансформації екосистем. Вибірки з озер були зібрані з урбоценозів (місто, околиці міста), вибірки зі ставків та водосховищ – з різних населених пунктів та поблизу них, вибірки з річок – з околиць населених пунктів та природних екосистем (Додаток 1).

Ми дослідили залежність видового багатства в угрупованнях гельмінтів від характеру та ступеню трансформації екосистем відповідно до визначених

груп вибірок (Матеріали та методи дослідження, Додаток 1), беручи за основний критерій ступінь урбанізації в місцях збору матеріалу – тип населеного пункту та віддаленість від нього. Вибірки з Тельбіна та Голосієвого в цьому аналізі були віднесені до однієї категорії – урбоценози; вибірку з Бурлакової Балки не включали до аналізу, оскільки характеристики конкретної екосистеми у нижній течії Дніпра, звідки було винесено досліджених жаб, нам не відомі. Результати порівняння представлені на графіку (рис. 3.26).

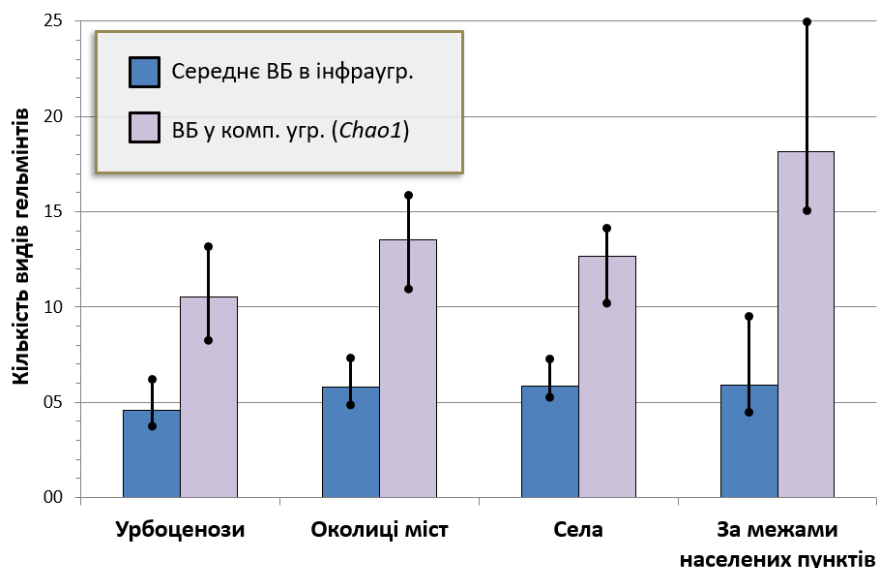


Рис. 3.26. Показники видового багатства (ВБ) в інфрагрупованнях та компонентних угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus* з різних типів екосистем відповідно до характеру та ступеню урбанізації. Відрізки вказують діапазон значень (мін.-макс.).

Цікавим, на нашу думку є те, що середнє видове багатство (ВБ) у інфрагрупованнях було досить подібним у всіх типах екосистем, за винятком урбоценозів (4,6). Цей показник становив в середньому 5,8 у вибірках з околиць великих населених пунктів, 5,9 – у вибірках з сіл та 5,9 – у вибірках, зібраних за межами населених пунктів. Водночас, у кожній групі були вибірки, де ВБ у інфрагрупованнях суттєво відрізнялося від середнього значення по групі.

Порівняно низьке середнє значення ВБ у інфраугрупованнях з урбоценозів є наслідком низького значення цього параметру у вибірці Голосієве – 3,3. Низькі значення ВБ відмічені у вибірках Тягле (4,4), Трипілля (4,7), Ржищів (3,2) з різних категорій екосистем.

На нашу думку, значення середнього видового багатства у інфраугрупованнях в межах окремого компонентного угруповання гельмінтів знаходиться під значним впливом середовища першого порядку (організму хазяїна). Таким чином, для дорослих озерних жаб характерними є 5–6 видів гельмінтів в одній особині. Водночас, значні відхилення від цього значення можуть бути результатом впливу середовища другого порядку. Приміром, періодичне пересихання водойм (вибірка зі Ржищева) у природних екосистемах може бути причиною зменшення кількості видів у інфраугрупованнях гельмінтів жаб, а екосистеми з високим біорізноманіттям (наприклад, дельта р. Дунай) є сприятливими для збільшення значення ВБ у інфраугрупованнях гельмінтів, де воно може збільшитися майже вдвічі (9,4 у вибірці з Вилкового).

Середнє ВБ у компонентних угрупованнях гельмінтів більш очікувано виявилось залежним від характеру та ступеню трансформації екосистем (урбанізації). Цей показник був найнижчим в урбоценозах (10,5), найвищим – у екосистемах за межами населених пунктів (18,2). Цікавим, на нашу думку, є те, що у водоймах на околицях міст, які частково позбавлені інтенсивного антропогенного впливу, ВБ у компонентних угрупованнях є дещо вищим (13,5), ніж у невеликих населених пунктах (12,7), де порівняно невисокий антропогенний вплив наявний скрізь навколо водойми.

Загалом можна відмітити, що видове багатство у компонентних угрупованнях гельмінтів озерної жаби залежить від ступеню антропогенної трансформації екосистеми та може бути використане як індикатор трансформації. Однак, слід зазначити, що на значення ВБ можуть суттєво впливати й інші фактори, такі як стан водойм, ізолюваність популяції хазяїна, загальне біорізноманіття в екосистемі.

Показники різноманіття

Встановлено значення основних індексів різноманіття у досліджених компонентних угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus*, а також середня чисельність гельмінтів у інфраугрупованнях (як показник чисельності) та види, домінуючі за чисельністю у кожному угрупованні (тобто ті, що визначають значення індексу Бергера-Паркера) (табл. 3.6).

Таблиця 3.6

Показники різноманіття та домінантні (за чисельністю) види у компонентних угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus* з 20 досліджених вибірок.

Назва та розмір вибірки	К-сть екз.	Середня к-сть екз./1 хаз.	J'	H'	1-λ	I _{B-P}	Домінантний вид
Біличі (n=10)	303	30,3	0,76	1,90	0,80	0,31	<i>P. confusus</i>
Трипільля (n=16)	1075	67,2	0,40	1,06	0,44	0,74	<i>C. urniger</i>
Вороневе (n=20)	2150	107,5	0,52	1,45	0,64	0,55	<i>O. ranae</i>
Голосієве (n=10)	190	19,0	0,71	1,48	0,70	0,46	<i>I. neglecta</i>
Тельбін (n=24)	1381	57,5	0,62	1,59	0,69	0,51	<i>P. confusus</i>
Василів (n=15)	288	19,2	0,71	1,38	0,69	0,44	<i>O. ranae</i>
Піски (n=10)	998	99,8	0,56	1,44	0,68	0,47	<i>C. urniger</i>
Білогородка (n=15)	1508	100,5	0,62	1,65	0,68	0,53	<i>O. ranae</i>
Малин (n=10)	611	61,1	0,81	2,07	0,85	0,24	<i>O. ranae</i>
Богданівка	734	56,5	0,49	1,30	0,53	0,67	<i>C. urniger</i>

(n=13)							
Тягле (n=33)	2648	80,2	0,55	1,45	0,70	0,41	<i>O. ranae</i>
Коростишів (n=15)	2156	143,7	0,55	1,31	0,63	0,49	<i>T. excavata</i>
Ольжин о-в (n=20)	5208	260,4	0,41	1,09	0,51	0,66	<i>O. ranae</i>
Ржищів (n=21)	966	46,0	0,59	1,59	0,67	0,55	<i>C. urniger</i>
Полтава (n=10)	1327	132,7	0,67	1,80	0,77	0,38	<i>P. medians</i>
Сиваш (n=28)	90	3,2	0,65	0,90	0,51	0,66	<i>O. ranae</i>
Підгородне (n=10)	5109	510,9	0,25	0,58	0,25	0,86	<i>C. urniger</i>
Вилкове (n=23)	3473	151,0	0,74	2,36	0,87	0,25	<i>P. medians</i>
Березівка (n=25)	2254	90,2	0,62	1,71	0,76	0,33	<i>O. ranae</i>
Бурлакова Балка (n=16)	13195	776,2	0,45	1,36	0,66	0,49	<i>C. urniger</i>

(J') – міра рівномірності за Пієлу, (H') – індекс різноманітності Шеннона, $(1-\lambda)$ – індекс різноманітності (домінування) Сімпсона, (I_{B-P}) – індекс домінування Бергера-Паркера.

З таблиці видно, що індекси різноманіття у різних вибірках відрізняються в широкому діапазоні значень, проте є узгодженими в межах однієї вибірки. Наприклад, високі (деякі – максимальні) значення індексів Сімпсона (0,87), Пієлу (0,74) та Шеннона (2,36) відмічені у вибірці з Вилкового; індекс домінування Бергера-Паркера тут є майже найнижчим (0,25).

Аналогічно, мінімальні значення перших трьох індексів відмічені у вибірці з Підгородного, де індекс Бергера-Паркера був найвищим.

Відмічена кореляція між чисельністю гельмінтів (середньою на одну особину хазяїна) та значеннями індексів різноманіття. Кореляція була достовірною та негативною для індексів Сімпсона ($r_p = -0,66$; $p < 0,01$), Пієлу ($r_p = -0,67$; $p < 0,01$) та Шеннона ($r_p = -0,58$; $p = 0,01$) та позитивною для індексу Бергера-Паркера ($r_p = 0,54$; $p = 0,03$). Це означає, що більша чисельність гельмінтів в угрупованні є результатом збільшення чисельності популяцій лише окремих домінуючих видів, а не всіх компонентів угруповання, тобто зі збільшенням чисельності знижується рівномірність розподілу видів в угрупованні. У досліджених угрупованнях найчастіше чисельно домінували трематоди *O. ranae* (домінантний вид у восьми угрупованнях) та *C. urniger* (домінантний вид у шести угрупованнях) (табл. 3.6).

Оскільки показники різноманіття можуть вказувати на стан екосистеми (Morris et al., 2014), ми порівняли середні значення індексів Сімпсона, Пієлу та Бергера-Паркера у групах вибірок з різних типів екосистем, використовуючи підхід, наведений у попередньому підрозділі. Результати представлені на графіку (рис. 3.27).

На графіку привертають увагу неочікувано високі показники різноманіття та низьке домінування в угрупованнях гельмінтів з урбоценозів (Тельбин, Голосієве), які наближаються до таких у природних екосистемах. Водночас, середня рівномірність розподілу чисельності видів є очікувано низькою (а домінування високим) у трансформованих екосистемах околиць міст та, зокрема, у невеликих населених пунктах, хоча тут досить широким є і діапазон значень індексів. Пояснення цього ми вбачаємо у тому, що помірний ступень трансформації та антропогенного навантаження в екосистемах призводить до нерівномірності у розподілі видів гельмінтів в угрупованнях – підвищенні чисельності окремих, стійких до такого рівня впливу видів.

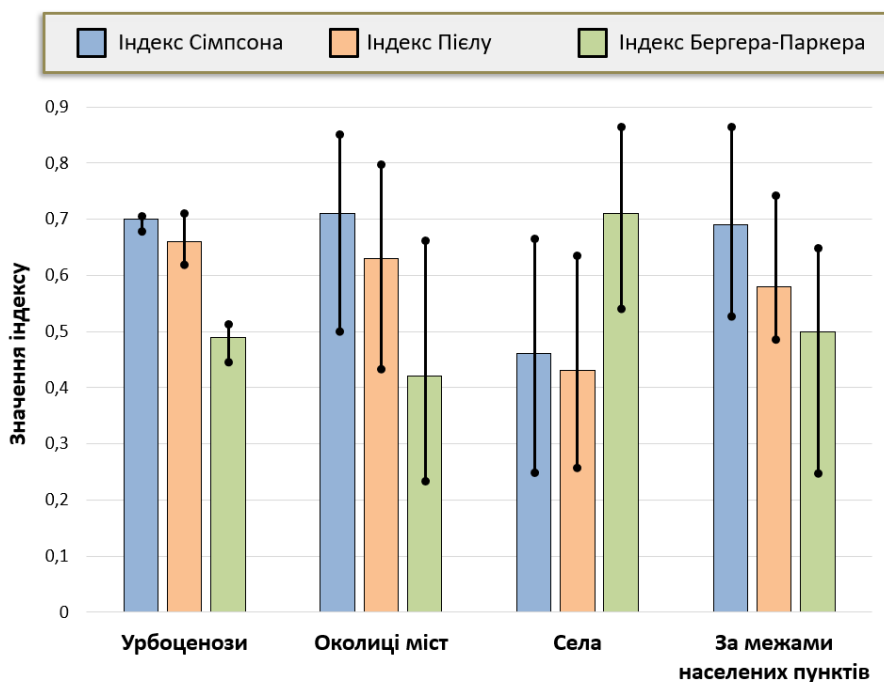


Рис. 3.27. Середні значення індексів різноманіття у групах компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus* з різних типів екосистем. Відрізки вказують діапазон значень (мін.-макс.).

Прикладом таких видів можуть бути *O. ranae* та *C. urniger*. Обидва види до потрапляння в амфібій потребують розвитку у молюсках з родини Lymnaeidae, які є широко поширеними у водоймах, у тому числі в урбанізованих екосистемах. Один з дефінітивних хазяїв *C. urniger* – бугайчик (*I. minutus*) також не уникає околиць міст та сіл за наявності щільної рослинності навколо водойми та при помірному турбуванні з боку людини. За сприятливих обставин, *C. urniger* може досягати значної чисельності навіть у трансформованих екосистемах; наприклад, у вибірці із Підгородного чисельність цього виду складає 86% від загальної кількості гельмінтів, до понад 900 особин в одному хазяїні.

В урбоценозах посилений антропогенний вплив на водойми та їх околиці призводить до зниження чисельності та щільності популяцій проміжних хазяїв гельмінтів та самих озерних жаб, що не сприяє активній циркуляції гельмінтів та знижує чисельність всіх видів. Приблизно однакова

низька чисельність видів реалізується у відносно високій рівномірності її розподілу і, відповідно, порівняно високих значеннях індексів різноманіття.

Також, в таких умовах чисельно домінують види, які не мають високої чисельності в угрупованнях із менш трансформованих екосистем. У вибірці з Тельбіна домінантним за чисельністю є *P. confusus* (51% від всіх гельмінтів), а у вибірці з Голосієвого – *I. neglecta* (46%). Домінування *P. confusus* – триксенного паразита в угрупованні гельмінтів в умовах урбоценозу ставить під сумнів припущення D. Marcogliese (2023) щодо перспектив використання трематод в ролі індикаторів стану екосистем. Інтенсивна трансмісія нематоди *I. neglecta* в умовах низької чисельності та щільності популяції хазяїна (за нашими спостереженнями) очевидно можлива завдяки проміжному хазяїну та переноснику – кровосисному двокрилому *F. velox*.

Загалом, певні параметри угруповань гельмінтів *P. ridibundus* (видове багатство, індекси різноманіття) можна використовувати як індикатори стану екосистем та популяцій хазяїна. Водночас вплив окремих факторів трансформації екосистем на певні параметри угруповань має бути досліджений окремо, на модельних ділянках та більш численних вибірках хазяїв.

3.7. Порівняння угруповань гельмінтів з різних типів популяцій *Pelophylax* spp.

У нашому попередньому дослідженні (Kuzmin et al., 2020) ми порівнювали видовий склад, параметри зараженості та характеристики інфраугруповань гельмінтів озерної жаби та гібридної форми (*P. esculentus*) з північної частини України. Були виявлені незначні, але достовірні відмінності у складі інфраугруповань гельмінтів цих хазяїв на основі аналізу об'єднаних вибірок з різних популяцій. Зокрема, було виявлено, що інфраугруповання гельмінтів *P. ridibundus* мали достовірно більшу чисельність, тоді як видове багатство у двох досліджених вибірках не мало достовірних відмінностей.

Також було відмічено, що інфрагрупування гельмінтів у гібридній формі є більш гетерогенними – частина інфрагруповань суттєво відрізнялася від основної групи (Kuzmin et al., 2020; рис. 4).

Ймовірно, гетерогенність угруповань гельмінтів гібридної форми пов'язана з гетерогенністю самих *P. esculentus*, які можуть утворюватися різними шляхами при схрещуванні як обох батьківських видів (*P. lessonae* × *P. ridibundus*), так і одного з видів із гібридною формою. Відповідно, батьківські види та гібриди співіснують у вигляді різних типів змішаних популяцій – LE (*P. lessonae* + *P. esculentus*), RE (*P. ridibundus* + *P. esculentus*).

Метою нашого теперішнього аналізу було порівняння компонентних угруповань гельмінтів з урахуванням різних типів популяцій хазяїв, у яких представлені окремі компоненти гібридогенного комплексу «*P. esculentus*», а також з урахуванням географічних відмінностей між вибірками. Були використані дві вибірки типу LE (загалом 29 екз.), шість вибірок типу RE (загалом 91 екз.) та 19 вибірок типу R (загалом 328 екз.). Також у порівнянні було залучено одну вибірку *P. Lessonae* (8 екз.), проте, зважаючи на унікальність та малий розмір вибірки, у детальному статистичному аналізі вона не використовувалась. Оскільки у вибірках 2016–2018 рр. не досліджувалася зараженість жаб метацеркаріями *T. excavata*, цей вид не враховувався в аналізі. Окрім того, були об'єднані дані по метацеркаріям трематод *Neodiplosomum* spp., *Strigea* spp. та по нематодам *C. ornata* + *N. schneideri*, через неможливість точного визначення окремих екземплярів з цих груп.

Подібність між компонентними угрупованнями визначали за індексом Брея-Кертиса після трансформації ($\log X + 1$) та стандартизації (samples by total) даних. Результати було візуалізовано за допомогою кластерного аналізу (метод group average) (рис. 3.28) та методу nMDS (рис. 3.29). Всі розрахунки проводили у програмі PRIMER 6.

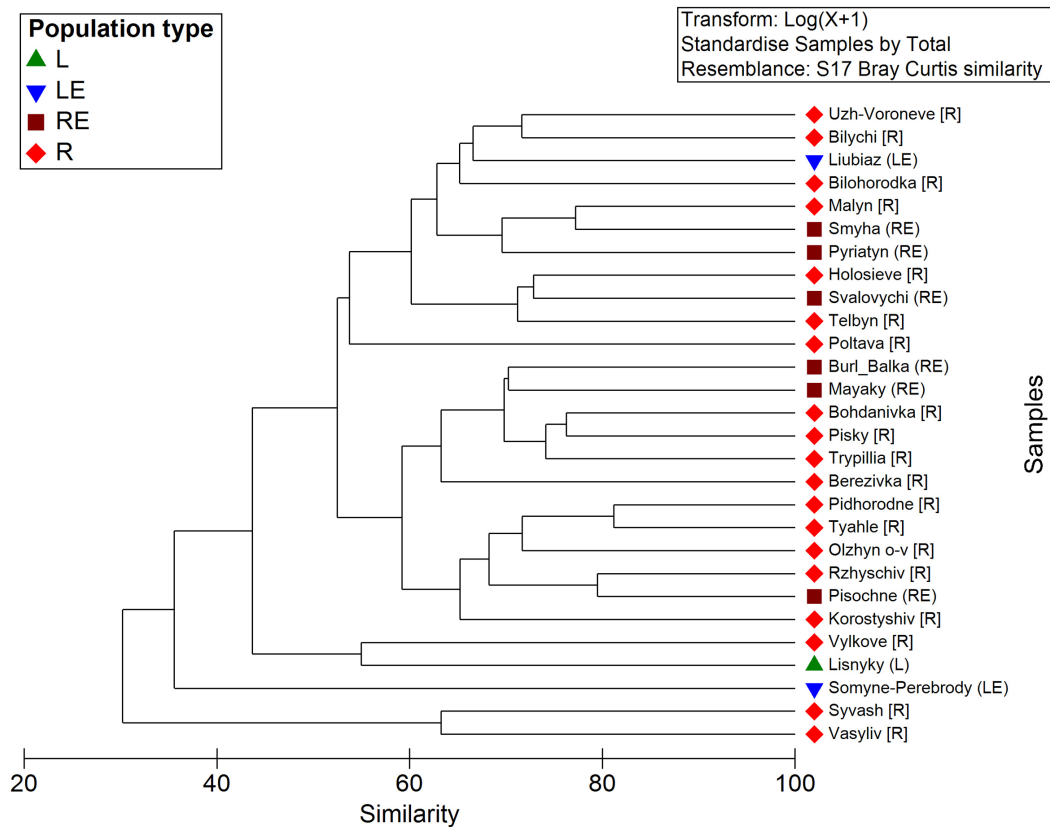


Рис. 3.28. Візуалізація подібності між компонентними угрупованнями гельмінтів *Pelophylax* spp. за допомогою кластерного аналізу.

На рівні подібності 50% (індекс Брея-Кертиса вище 0,5) досліджені угруповання формують чотири кластери (рис. 3.29). Один з них включає два угруповання (Василів та Сиваш), вибірки з яких склалися з ювенільних особин озерних жаб (тип R) та відрізняються від решти низьким рівнем чисельності і видового багатства гельмінтів. Окремо виділяється вибірка з Рівненського Природного Заповідника (Сомине+Переброди) типу LE, яка є унікальною за високим рівнем зараження жаб нематодою *O. bialata* (EI=52,6%) та метацеркаріями трематод *Strigea* spp. (EI=36,8%). Також, в окремий кластер увійшли вибірки озерних жаб з Вилкового та ставкових жаб з Лісників; обидві характеризуються особливим видовим складом гельмінтів та високими показниками зараженості нематодою *O. duboisi* (EI 91,3% та 62,5%, відповідно). Решта угруповань на такому рівні подібності потрапляють в єдиний кластер.

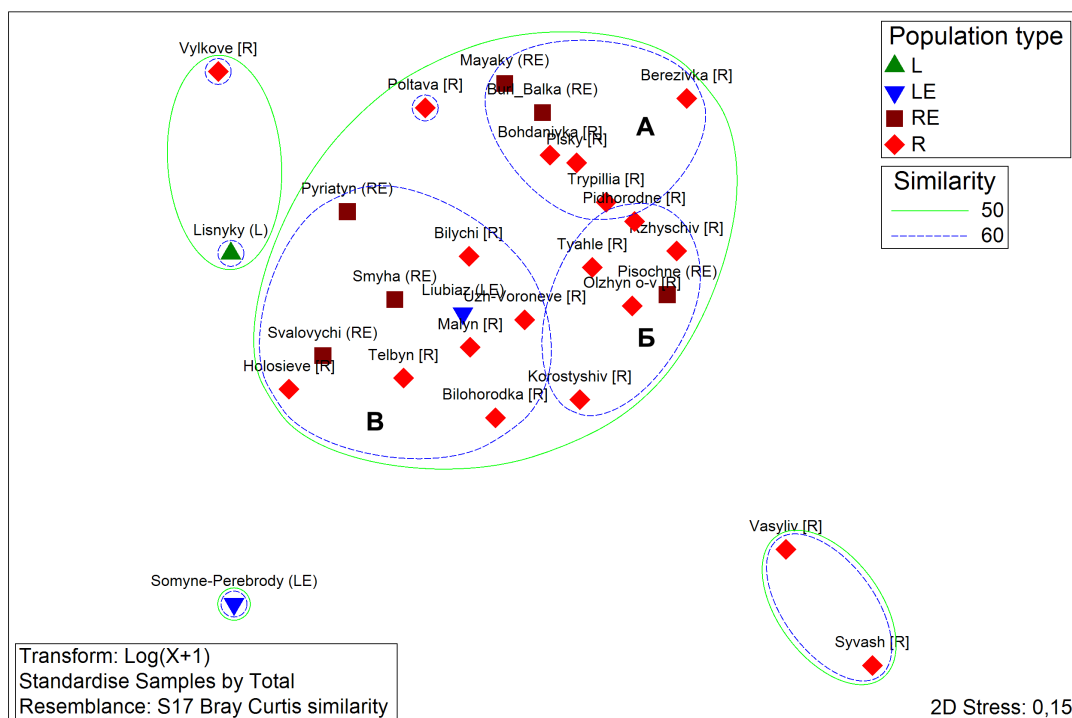


Рис. 3.29. Візуалізація подібності між компонентними угрупованнями гельмінтів *Pelophylax* spp. з використанням методу nMDS.

На рівні подібності 60% (індекс Брея-Кертиса вище 0,6) цей кластер поділяється на три окремі кластери, позначені як А, Б та В (рис. 3.29). Жоден з кластерів не включає вибірки з одних і тих самих типів популяцій хазяїв та не може бути охарактеризований присутністю окремих унікальних видів гельмінтів у всіх вибірках в межах кластеру. Кластер А складається з вибірок, зібраних переважно у степовій та лісостеповій природних зонах, у Одеській (Маяки, Бурлакова Балка), Миколаївській (Богданівка, Піски), та Кіровоградській (Березівка) областях. До них приєднується вибірка озерних жаб з Трипілля Київської області. Кластер Б включає вибірки з Київської області (Ржищів, Тягле, Ольжин острів), до яких близькими є вибірки з Підгородного (Дніпропетровська область) та озера Пісочне (Волинська область). У цьому ж кластері, але на більшій дистанції від інших вибірок, знаходиться вибірка з околиць Коростишева (Житомирська область). Кластер В є найбільш гетерогенним, як за типом популяцій хазяїв, з яких відбирався

матеріал (LE, RE, R), так і за географічним походженням вибірок. Він включає вибірки озерних жаб з Києва (Тельбін, Біличі, Голосієве), його околиць (Білогородка), з Житомирської області (Малин, річка Уж поблизу села Вороневе), Рівненської (Смига) та Волинської (Любязь, Сваловичі) областей, а також вибірку з гібридних жаб з Пирятинського НПП. З іншого боку, за винятком вибірки з Пирятина, всі інші були зібрані в центральній та західній частинах українського Полісся.

Загалом, хоча аналіз подібності і не надав вірогідних підтверджень існування фауністичних комплексів гельмінтів *Pelophylax* spp., які б розмежовувалися географічно, візуалізація подібності дає можливість припустити існування принаймні трьох таких комплексів: південного, центрального та північного (поліського). Підтвердженням такого розмежування є близькість вибірок, що не цілком йому відповідають, до кластерів, де ця відповідність існує. Наприклад, вибірка з Коростишева, хоча формально і не відноситься до поліського кластера В, але є ближчою до нього, ніж будь-яка інша вибірка з кластера Б, вибірка з Пирятинського НПП помітно відділяється від поліських вибірок у кластері В, а вибірка з Підгородного знаходиться на межі центрального та південного кластерів.

Загалом, на рівні компонентних угруповань гельмінтів не спостерігається об'єднання вибірок за типом популяцій хазяїв. Найбільш показовим в цьому плані є низька подібність (індекс Брея-Кертиса 0,25) двох наявних вибірок з популяцій типу LE (Любязь та Сомине-Переброди). З іншого боку, наявний матеріал дозволяє більш детально проаналізувати подібність та відмінність між вибірками з популяцій типів R та RE, які є приблизно однаково гетерогенними.

Процедура ANOSIM не виявила достовірних відмінностей між вибірками з популяцій типів R та RE ($R=-0,028$; $p=0,56$). Методика SIMPER, використана на нетрансформованих даних, показала, що група угруповань з популяцій хазяїв типу R (тільки озерні жаби) є дещо більш гетерогенною

(середня подібність між угрупованнями 29,4%), ніж група з популяцій типу RE (середня подібність 26,5%). Ймовірно, це пов'язано переважно з більшою кількістю угруповань з першого типу популяцій хазяїв та наявністю в групі відмінних за характеристиками вибірок (Сиваш, Василів, Вилкове). Середня відмінність між групами за SIMPER складає 72,5%. Ми визначили види гельмінтів, що мають найбільший внесок у формування цієї відмінності (табл. 3.7).

Таблиця 3.7

Внесок окремих видів гельмінтів у відмінність між угрупованнями, що походять з популяцій типу R та RE за результатами аналізу SIMPER.

Види гельмінтів	Середня відмінність	Відмінність /SD	Внесок у відмінність, %
<i>Codonocephalus urniger</i> (mtc)	24,44	1,02	33,72
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	13,6	0,87	18,77
<i>Prosotocus confusus</i>	8,79	0,8	12,13
<i>Pleurogenoides medians</i>	7,22	1,08	9,97
<i>Icosiella neglecta</i>	3,21	0,82	4,43
<i>Pleurogenes claviger</i>	3,15	0,94	4,34
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	2,53	0,77	3,49
<i>Cosmocercidae gen. sp.</i>	1,52	0,76	2,09
<i>Plesioastiotrema monticelli</i> (mtc)	1,47	0,75	2,02

Оскільки SIMPER використовує дані тільки щодо чисельності видів (подібність вираховувалася за індексом Брея-Кертіса), ми порівняли додатково частоту трапляння (екстенсивність інвазії) окремих видів у вибірках з

популяцій типу R та RE. Слід зазначити, що в останньому випадку до об'єднаної вибірки увійшли особини як *P. ridibundus*, так і гібриди. Вірогідність відмінностей у екстенсивності інвазії визначали за безумовним точним тестом (unconditional exact test, UET) у програмі QP 3.0. Для аналізу вибрані 12 видів гельмінтів, які мали екстенсивність інвазії у загальній вибірці більшу за 10% (табл. 3.8).

Таблиця 3.8

Порівняння екстенсивності інвазії (ЕІ, вказана з довірчими інтервалами 95% в дужках) окремими видами гельмінтів в популяціях хазяїв типу R та RE.

Види гельмінтів	ЕІ в популяціях типу R, %	ЕІ в популяціях типу RE, %	<i>p</i> (UET)
<i>Acanthocephalus ranae</i>	25,3 (20,9-30,3)	29,7 (20,7-40,1)	0,4
<i>Codonocephalus urniger</i> (mtc)	35,1 (30,0-40,4)	49,5 (39,0-60,0)	0,01
<i>Cosmocerca ornata</i>	33,5 (28,5-38,9)	9,9 (5,1-17,0)	<0,01
<i>Diplodiscus subclavatus</i>	60,4 (54,9-65,6)	71,4 (61,0-79,9)	0,05
<i>Haematoloechus asper</i>	5,8 (3,6-8,9)	12,1 (6,5-20,7)	0,05
<i>Haematoloechus variegatus</i>	12,5 (9,3-16,6)	11,0 (5,9-19,1)	1
<i>Icosiella neglecta</i>	51,2 (45,7-56,7)	35,2 (25,7-45,6)	0,01
<i>Opisthioglyphe ranae</i>	70,1 (65,0-74,9)	68,1 (57,7-77,0)	1
<i>Plesioastiotrema monticelli</i> (mtc)	7,0 (4,7-10,3)	20,9 (13,6-30,7)	<0,01
<i>Pleurogenes claviger</i>	34,1 (29,1-39,5)	64,8 (54,4 (74,3)	<0,01
<i>Pleurogenoides medians</i>	48,8 (43,3-54,3)	73,6 (63,7-82,0)	<0,01
<i>Prosotocus confusus</i>	44,5 (39,2-50,0)	59,3 (48,9-69,3)	0,01

З наведених даних видно, що три види гельмінтів – *A. ranae*, *H. variegatus* та *O. ranae* – мали подібну екстенсивність інвазії у вибірках двох типів. Для двох останніх видів екстенсивність була статистично однаковою ($p=1$). Лише два види – нематоди *C. ornata* та *I. neglecta* вірогідно частіше траплялися у жабах з вибірки типу R. Решта сім видів гельмінтів вірогідно частіше траплялися в жабах з об'єднаної вибірки типу RE. Всі вони є гетероксенними паразитами, а два види – трематоди *P. monticelli* та *C. urniger* – паразитують у амфібій на личинковій стадії.

Певні відмінності у зараженості хазяїв з двох досліджених типів популяцій, виявлені на рівні компонентних угруповань, а також конкретизовані для окремих видів в складі цих угруповань, зумовлені, на нашу думку, відмінностями у характеристиках екосистем, звідки походили вибірки хазяїв. Змішані вибірки гібридів та озерних жаб були зібрані у менш трансформованих екосистемах, що відповідає їх природному поширенню. Натомість деякі вибірки, які складалися виключно з озерних жаб, походили з урбоценозів (Тельбин, Голосієве, Біличі) або з околиць населених пунктів (Тягле, Ольжин острів, Трипілля), де збідненість біоценозів відображалася і на порівняно збідненому складі угруповань гельмінтів та зменшенні кількісних показників зараженості. Цікаво, що деякі види гельмінтів (*A. ranae*, *H. variegatus*, *O. ranae*, *C. ornata* та *I. neglecta*) є однаково поширеними у хазяїв з двох типів популяцій, або навіть частіше зустрічаються у популяціях озерної жаби. Поясненням цього може бути або пристосування цих видів до успішної циркуляції в трансформованих екосистемах, або їх більша специфічність до озерної жаби у порівнянні з гібридами.

3.8. Географічні відмінності в угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus*.

Для уточнення відмінностей між північною та південною групами компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus* ми використали вибірки з

популяцій виключно R-типу, які у попередньому аналізі розподілилися у «північний» та «південний» кластери (кластери А та В, рис. 3.29) та деякі найближчі до них з кластеру Б. До південної групи (85 екз. озерних жаб), таким чином, були включені вибірки з Пісків та Богданівки (Миколаївська обл.), Березівки (Кіровоградська обл.), Підгородного (Дніпропетровська обл.), Трипілля та Ржищева (південь Київської обл.). До північної групи (104 екз. озерних жаб) були віднесені вибірки з Тельбіна, Голосієвого, Білогородки та Біличів (Київ та його околиці), Воронєвого, Малина та Коростишева (Житомирська обл.) (рис. 3.30).

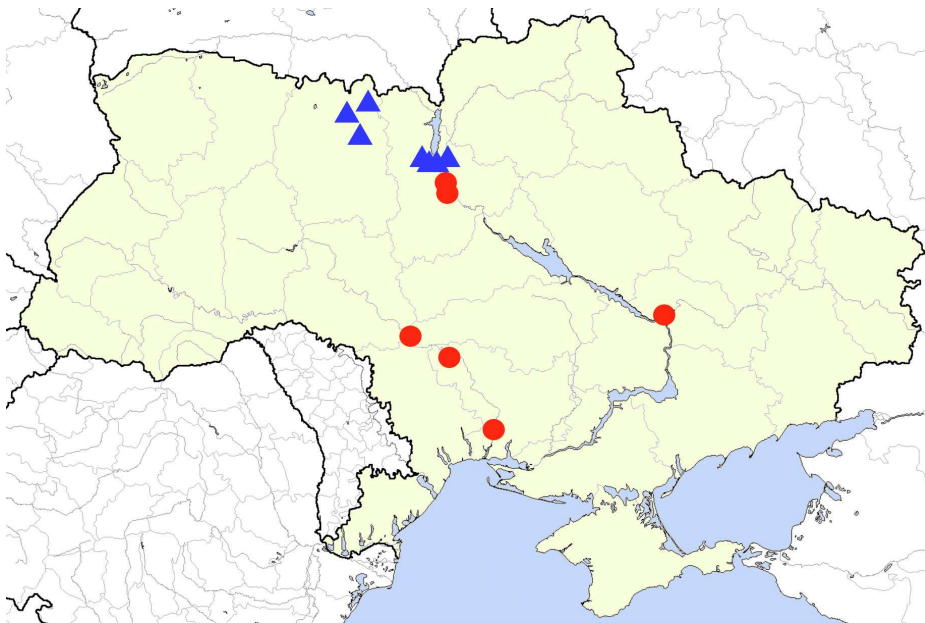


Рис. 3.30. Пункти збору матеріалу, використаного в аналізі відмінностей між північною і південною групами угруповань гел'мінтів *P. ridibundus*.

Трансформацію вихідних даних проводили так само, як і в попередньому аналізі. Кластерний аналіз матриці подібності між вибірками за індексом Брея-Кертиса та nMDS візуалізація подібностей підтвердили відокремленість північної та південної груп угруповань (рис. 3.31, 3.32).

Окремо привертає увагу відокремленість вибірок з Голосієвого та Тельбіна від решти вибірок північної групи. Обидві були відібрані з популяцій

озерних жаб в межах Києва. Угрупування гельмінтів у цих популяціях характеризуються загалом збідненістю видового складу та низькою чисельністю видів. З іншого боку, подібність цих угруповань до інших угруповань з північної групи свідчить про їх спільне походження.

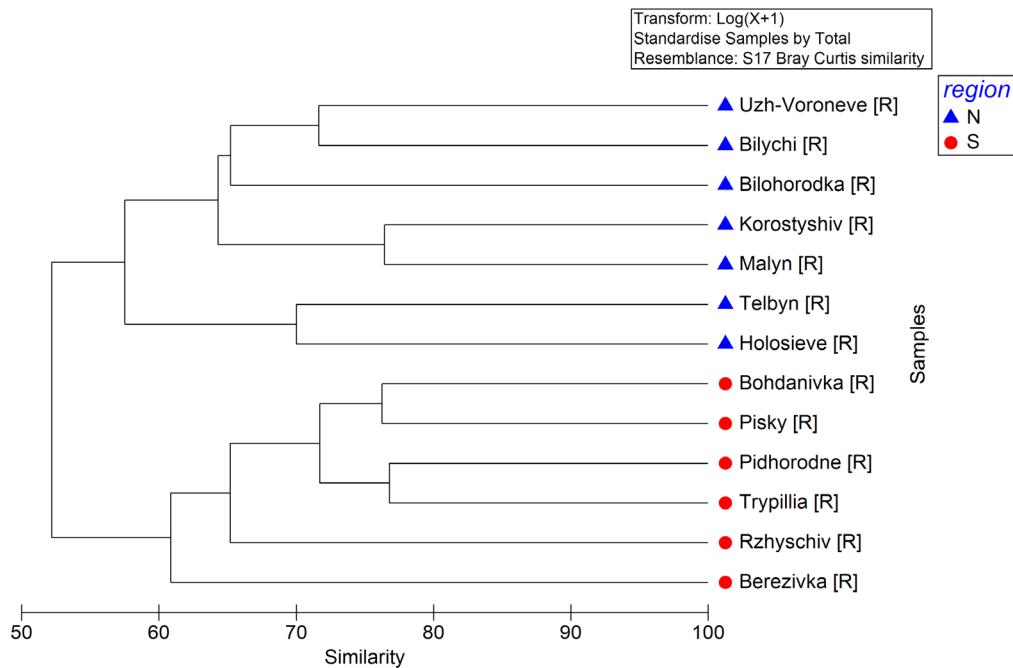


Рис. 3.31. Візуалізація подібностей між компонентними угрупованнями гельмінтів *P. ridibundus* з північної та південної груп за допомогою кластерного аналізу.

Відмінності між північною та південною групами угруповань були підтверджені також за допомогою методики ANOSIM. Ці відмінності виявилися значними та вірогідними: ANOSIM $R=0,72$; $p=0,002$. SIMPER аналіз нетрансформованих даних показав, що південна група є дещо більш гомогенною (середня подібність між угрупованнями 48,8%), ніж північна (43,2%) очевидно внаслідок відділення у північній групі двох угруповань з урбоценозів (Голосієве та Тельбин). Середня відмінність між групами становила 75,4%. Найбільший внесок у відмінність (кумулятивний сумарний внесок 91,7%) належав наступним видам: *C. urniger* (внесок 49,2%), *O. ranae*

(19,6%), *P. confusus* (7,1%), *I. neglecta* (4,7%), *D. subclavatus* (4,4%), *P. medians* (4,0%), *C. ornata* (2,7%). Види *C. urniger*, *P. medians* та *C. ornata* мали більшу середню чисельність у південній групі, решта видів – у північній.

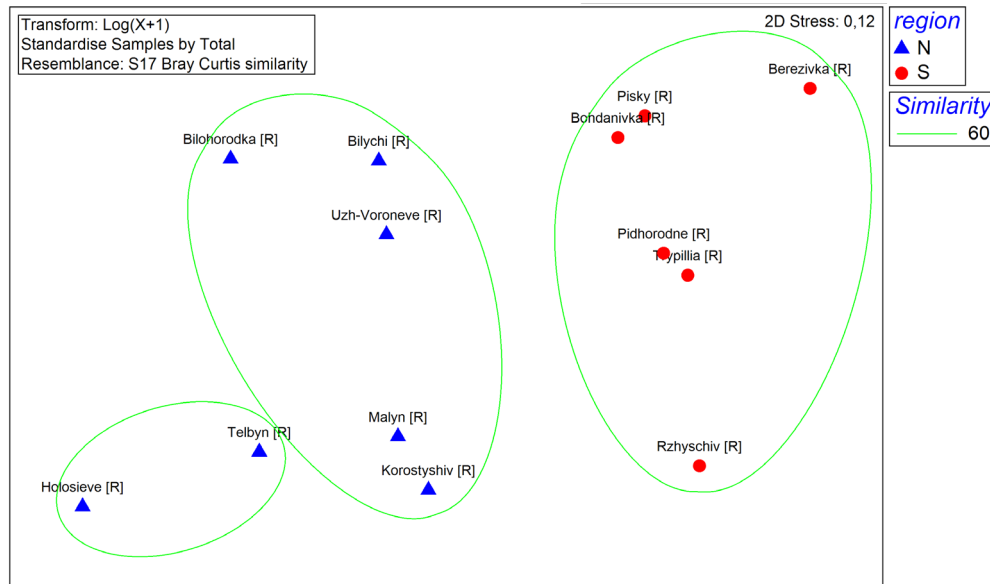


Рис. 3.32. Візуалізація подібностей між компонентними угрупованнями гельмінтів *P. ridibundus* з північної та південної груп методом nMDS.

Відмінності між північною та південною групами угруповань гельмінтів з популяцій *P. ridibundus* знайдені також і у видовому складі гельмінтів з цих груп. Серед 31 виду гельмінтів з 13 популяцій хазяїна, 23 були відмічені у північній групі, з них три види – *C. retusus*, *G. pagenstecheri*, *P. cloacicola* – були відсутні у південній. Перший вид було також знайдено у вибірці з Ольжиного острова (околиці Києва), яка не увійшла в даний аналіз. За літературними даними (Шарпило & Искова, 1989) *C. retusus* раніше знаходили у зелених жаб з південних регіонів – в Одеській і Миколаївській областях. Метацеркарії *P. cloacicola* були присутні у вибірках різних типів та з різних регіонів – Вилкового, Маяків (Одеська обл.), Полтави, які не включені у порівняння. Вид *G. pagenstecheri* був рідкісним у дослідженій вибірці, тому його приуроченість до північних популяцій хазяїна не може вважатися достовірною.

У жаб з південної групи знайдено 28 видів гельмінтів. Вісім з них були відсутні у північній групі: *D. rastellus*, *G. varsoviensis*, *Neodiplostomum* spp., *O. brevicaudatum*, *P. monticelli*, *P. loossi*, *R. esculentarum*, *S. erinaceieuropaei*. Слід зазначити, що метацеркарії трематоди *P. monticelli* були знайдені і в північній частині України (околиці Києва, Рівненська обл., Полтава) у популяціях хазяїв інших типів, або тих, які не були включені в аналіз. Цей вид трематод на статевозрілій стадії паразитує у вужів (*Natrix* spp.), тому його поширення по всій території України є очікуваним (Шарпило, 1976). Види *D. rastellus* та *O. brevicaudatum* є випадковими паразитами озерних жаб (Рыжиков та ін., 1980; Шарпило & Искова, 1989), тому відмінності за ними не є вірогідними. Види *G. varsoviensis* та *Neodiplostomum* spp. у нашому матеріалі є рідкісними, їх приуроченість до певного регіону не є очевидною. Вірогідно характерними для південних популяцій озерної жаби ми вважаємо три види з дослідженої об'єднаної вибірки – *P. loossi*, *R. esculentarum* та *S. erinaceieuropaei*. До цих видів очевидно слід додати цестоду *O. saphena*, знайдену у озерних жаб з Вилкового (Одеська обл.). Цей вид є інтродуцентом у Європі; на даний час він відомий з двох локалітетів у Греції та з дельти Дунаю в Румунії та Україні (de Chambrier et al., 2025; Greben et al., 2025, in press).

Для уточнення різниці між групами угруповань видами, відміченими в аналізі SIMPER, ми встановили відмінності у чисельності та частоті трапляння (екстенсивності інвазії) кожного з них та перевірили достовірність цих відмінностей тестами bootstrap-t (БТТ) та UET, відповідно. Результати наведені в таблиці (табл. 3.9).

Розрахунки, наведені в таблиці, показують, що середня чисельність більшості видів гельмінтів, за винятком *P. medians*, вірогідно відрізнялася у північній і південній групах. Екстенсивність інвазії *P. medians* та *O. ranae* була однаковою у двох групах хазяїв, тоді як у інших видів вона вірогідно відрізнялася.

Таблиця 3.9

Порівняння середньої чисельності та екстенсивності інвазії (показані з довірчими інтервалами 95%) семи видів гельмінтів у північних (N) та південних (S) вибірках хазяїв.

Вид гельмінта	Середня чисельність			Екстенсивність інвазії		
	N	S	<i>p</i> (BTT)	N	S	<i>p</i> (UET)
<i>C. urniger</i>	0,86 (0,2–3,1)	35,1 (22,1–53,1)	0,01	7,7 (3,6–14,7)	61,2 (50,0–71,3)	<0,01
<i>C. ornata</i>	1,95 (1,0–3,9)	3,8 (2,7–5,2)	0,04	29,8 (21,5–39,4)	56,5 (45,7–66,8)	<0,01
<i>D. subclavatus</i>	8,2 (6,3–10,8)	1,2 (0,7–2,0)	<0,01	79,8 (70,8–86,7)	28,2 (19,2–38,8)	<0,01
<i>I. neglecta</i>	5,7 (4,6–7,4)	1,5 (0,9–2,5)	<0,01	77,9 (68,8–85,2)	35,3 (25,8–46,1)	<0,01
<i>O. ranae</i>	28,9 (20,7–40,3)	14,3 (10,7–18,7)	0,02	75,0 (65,9–82,8)	77,6 (67,7–85,4)	1
<i>P. medians</i>	3,8 (2,6–6,5)	6,2 (4,1–9,8)	0,15	56,7 (47,1–65,9)	58,8 (47,7–68,9)	1
<i>P. confusus</i>	11,8 (8,6–15,9)	2,7 (1,5–4,6)	<0,01	55,8 (46,1–65,2)	34,1 (24,6–44,8)	<0,01

Таким чином, виявлені географічні відмінності між північними і південними угрупованнями гельмінтів озерної жаби полягають у існуванні видів, які були виявлені тільки у південних популяціях хазяїна – нематоди *R. esculentarum*, трематоди *P. loossi*, та цестод *S. erinaceieuropaei* і *O. saphena*. Окрім того, види *C. urniger* та *C. ornata* у досліджених вибірках мали вірогідно

більшу чисельність та екстенсивність інвазії у південних популяціях хазяїв, а види *D. subclavatus*, *I. neglecta* та *P. confusus* – у північних.

ВИСНОВКИ

1) У дослідженому матеріалі від 371 особини *P. ridibundus* з 29 пунктів на території України наявні щонайменше 39 видів гельмінтів. Три види – нематоди *Rhabdias esculentarum* та *Strongyloides spiralis*, а також цестода *Ophiotaenia saphena* – є новими для фауни України.

2) У структурі гельмінтофауни *P. ridibundus* переважають трематоди (25 видів); меншою є кількість видів нематод (10 видів), акантоцефалів (2 види) та цестод (2 види). Найбільша частка видів (79%) представлена гетероксенними паразитами; значну частину (28%) становлять види, для яких амфібії є проміжними або паратенічними хазяями.

3) Середня кількість у 5–6 видів є характерною для інфрагруповань гельмінтів *P. ridibundus*. Видове багатство та чисельність в інфрагрупованнях пов'язані позитивною кореляцією з розмірами тіла хазяїв та є вищими у самців порівняно із самками.

4) Виявлені у дослідженні позитивні міжвидові асоціації між трематодами родини Pleurogenidae, ймовірно, існують завдяки подібності у їх життєвих циклах та шляхах трансмісії в амфібій. Позитивні асоціації цих трематод з нематодою *Icosiella neglecta* можна пояснити зростанням екстенсивності інвазії цими видами зі збільшенням розмірів тіла хазяїв. Протилежні залежності спостерігали у нематод *I. neglecta* та *Cosmocerca ornata*, що пояснює негативну асоціацію між ними. Негативна кореляція між чисельністю *C. ornata* та трематоди *Diplodiscus subclavatus* у інфрагрупованнях, на нашу думку, є проявом міжвидової конкуренції.

5) Тип популяції хазяїв з комплексу «*Pelophylax esculentus*» не є визначальним чинником у формуванні подібностей та відмінностей між компонентними угрупованнями гельмінтів.

6) Виявлені на дослідженій території географічні відмінності у складі та структурі компонентних угруповань гельмінтів *P. ridibundus* передбачають існування принаймні двох фауністичних комплексів гельмінтів в межах України – північного (поліського) та південного.

7) Урбанізація як прояв антропогенної трансформації екосистем негативно впливає на чисельність та видове багатство в компонентних угрупованнях гельмінтів *P. ridibundus*; її вплив на показники різноманіття не є однозначним – індекси різноманіття є порівняно високими в угрупованнях з урбоценозів завдяки низькій чисельності у компонентних популяціях всіх гельмінтів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Achatz, T. J., Dmytrieva, I., Kuzmin, Y., & Tkach, V. V. (2019). Phylogenetic position of *Codonocephalus* (Digenea, Diplostomoidea), a unique diplostomid with progenetic metacercariae. *Journal of Parasitology*, 105(5), 821-826.
2. Achatz, T. J., Pulis, E. E., Woodyard, E. T., Rosser, T. G., Martens, J. R., Weinstein, S. B., Fecchio, A., McAllister, C. T., Carrión Bonilla, C., & Tkach, V. V. (2022). Molecular phylogenetic analysis of *Neodiplostomum* and *Fibricola* (Digenea, Diplostomidae) does not support host-based systematics. *Parasitology*, 149(4), 542-554. doi: 10.1017/S003118202100216X
3. Aho, J. M. (1990). Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. In G. A. Esch, A. O. Bush & J. M. Aho (Eds.), *Parasite communities: Patterns and processes* (157-196). London: Chapman and Hall.
4. Aickin, M., & Gensler, H. (1996). Adjusting for multiple testing when reporting research results: the Bonferroni vs Holm methods. *American Journal of Public Health*, 86(5), 726-728. doi: 10.2105/ajph.86.5.726
5. Almende, B., Thieurmél, B., & Robert, T. (2021). *visNetwork: Network visualization using 'vis.js' Library. R package version 2.1.0.* <https://CRAN.R-project.org/package=visNetwork>
6. Amin, O., Düşen, S., & Oğuz, M. C. (2012). Review of the helminth parasites of Turkish anurans (Amphibia). *Scientia Parasitologica*, 13(1), 1-16.
7. Anderson, R. C. (2000). *Nematode parasites of vertebrates: Their development and transmission (2nd ed.)*. Wallingford: CABI Publishing.
8. Andreas, K. (2007). *Helminthen einheimischer Froschlurche*. (PhD dissertation). Freie Universität, Berlin, Germany.

9. Astrin, J., Zhou, X., & Misof, B. (2013). The importance of biobanking in molecular taxonomy, with proposed definitions for vouchers in a molecular context. *ZooKeys*, 635(365), 67-70. doi: 10.3897/zookeys.365.5875
10. Bailenger, J., & Chanseau, J. (1954). Etude des vers parasites des amphibiens anoures de la région de Bordeaux. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 29(5), 546-560.
11. Baker, M. (1987). *Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles*. St. John's: Memorial University of Newfoundland.
12. Ben Slimane B., Durette-Desset M. C., & Chabaud A. G. (1993). *Oswaldocruzia* (Trichostrongyloidea) Parasites d'amphibiens des collections du museum de Paris. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 2, 88-100.
13. Benovics, M., Mikulíček, P., Žáková, Z., Papežík, P., & Pantoja, C. (2022). Hidden in plain sight: novel molecular data reveal unexpected genetic diversity among paramphistome parasites (Digenea: Paramphistomoidea) of European water frogs. *Parasitology*, 149(11), 1425-1438. doi: 10.1017/S003118202200083X
14. Berland, B. (1984). Basic techniques involved in helminth preservation. *Systematic Parasitology*, 6(4), 242-245.
15. Blasco-Costa, I., & Locke, S. A. (2017). Life history, systematics, and evolution of the Diplostomoidea Poirier, 1886: Progress, promises, and challenges emerging from molecular studies. *Advances in Parasitology*, 98, 167-225. doi: 10.1016/bs.apar.2017.05.001
16. Bower, D. S., Brannelly, L. A., McDonald, C. A., Webb, R. J., Greenspan, S. E., Vickers, M., Gardner, M. G., & Greenlees, M. J. (2018). A review of the role of parasites in the ecology of reptiles and amphibians. *Austral Ecology*, 44(3), 433-448. doi: 10.1111/aec.12695

17. Braun, M., & Lühe, M. (1910). *A handbook of practical parasitology*. London: John Bale, Sons & Danielsson, Ltd.
18. Bray, R. A., Jones, A., & Andersen, K. I. (1994). Order Pseudophyllidea Carus, 1863. In L. F. Khalil, A. Jones, & R. A. Bray (Eds.), *Keys to the cestode parasites of vertebrates* (205-247). Wallingford: CBA International.
19. Brooks, D. R., Hoberg, E. P., Boeger, W. A., Gardner, S. L., Galbreath, K. E., Herczeg, D., Mejía-Madrid, H. H., Rácz, S. E., & Dursahinhan, A. T. (2014). Finding them before they find Us: Informatics, parasites, and environments in accelerating climate change. *Comparative Parasitology*, 81(2), 155-164. doi: 10.1654/4724b.1
20. Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., & Shostak, A. W. (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, 83(4), 575-583. doi: 10.2307/3284227
21. Campbell, R. A. (2008). Family Gorgoderidae Looss, 1899. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (191-213). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
22. Catenazzi, A. (2015). State of the World's Amphibians. *Annual Review of Environment and Resources*, 40(1), 91-119. doi: 10.1146/annurev-environ-102014-021358
23. Čeirāns, A., Gravele, E., Gavarane, I., Pupins, M., Mezaraupe, L., Rubenina, I., Kvach, Y., Skute, A., Oskyrko, O., Nekrasova, O., Marushchak, O., & Kirjushina, M. (2021). Helminth communities in amphibians from Latvia, with an emphasis on their connection to host ecology. *Journal of Helminthology*, 95, e48. doi: 10.1017/S0022149X2100047X
24. Čeirāns, A., Pupins, M., Kirjushina, M., Gravele, E., Mezaraupe, L., Nekrasova, O., Tytar, V., Marushchak, O., Garkajs, A., Petrov, I., Skute, A., Georges, J., & Theissinger, K. (2023). Top-down and bottom-up effects and relationships with

local environmental factors in the water frog–helminth systems in Latvia. *Scientific Reports*, 13, 8621. doi: 10.1038/s41598-023-35780-7

25. Cipriani, P., Mattiucci, S., Paoletti, M., Santoro, M., & Nascetti, G. (2012). *Rhabdias esculentarum* n. sp. (Nematoda: Rhabdiasidae) from green frogs of the *Rana esculenta* species complex in Italy: molecular evidence, morphological description and genetic differentiation from its congeners in frogs and toads. *Systematic Parasitology*, 82(2), 131-146. doi: 10.1007/s11230-012-9355-x

26. Clarke, K. R., & Gorley, R. N. (2006). *PRIMER v6: User Manual/Tutorial (Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research)*. Plymouth: PRIMER-E Ltd.

27. Comas, M., Ribas, A., Milazzo, C., Sperone, E., & Tripepi, S. (2014). High levels of prevalence related to age and body condition: host-parasite interactions in a water frog *Pelophylax kl. hispanicus*. *Acta Herpetologica*, 9(1), 25-31. doi: 10.13128/Acta_Herpetol-13117

28. Combes, C., & Coll, A. (1974). Cycle biologique de *Cephalogonimus europaeus* Blaizot, 1910 (Trematoda: Cephalogonimidae). *Bulletin de la Société neuchâteloise des sciences naturelles*, 97, 203-214.

29. Cutmore, S. C., Miller, T. L., Curran, S. S., Bennett, M. B., & Cribb, T. H. (2013). Phylogenetic relationships of the Gorgoderidae (Platyhelminthes: Trematoda), including the proposal of a new subfamily (Degeneriinae n. subfam.). *Parasitology Research*, 112(8), 3063-3074. doi: 10.1007/s00436-013-3481-5

30. Daszak, P., Cunningham, A. A., & Hyatt, A. D. (2003). Infectious Disease and Amphibian Population Declines. *Diversity and Distributions*, 9(2), 141-150. doi: 10.1046/j.1472-4642.2003.00016.x

31. de Chambrier, A., Kuchta, R., Kyslík, J., Benovics, M., & Scholz, T. (2025). The North American tapeworm *Ophiotaenia saphena* (Cestoda: Proteocephalidae) in frogs (Ranidae) of Europe: Introduction via the American

bullfrog (*Lithobates catesbeianus*)? *Systematics and Biodiversity*, 23(1): 2435831. doi: 10.1080/14772000.2024.2435831

32. Demkowska-Kutrzepa, M., Szczepaniak, K., Roczeń-Karczmarz, M., Palumbo, E. O., Studzińska, M., Róžański, P., & Tomczuk, K. (2021). The first case of *Spiroxys contortus* in European pond turtle (*Emys orbicularis*) in the wild in Poland. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*, 16, 26-29. doi: 10.1016/j.ijppaw.2021.07.004

33. Desportes, C. (1942). *Forcipomyia velox* Winn. et *Sycorax silacea* Curtis, vecteurs d'*Icosiella neglecta* (Diesing) fi laire commune de la grenouille verte. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 19(1-2-3), 53-68. doi: 10.1051/parasite/1942-1943191053

34. Dijkstra, L., Poelman, H. (2014). A harmonised definition of cities and rural areas: the new degree of urbanisation. *European Commission Regional Working Paper*, 1, 1-24.

35. Dimitrova, Z., & Dimitrova, N. (2012). Review of species of the phylum Acanthocephala from the Middle-Bulgarian Region. *Agricultural Science and Technology*, 4(2), 159-165.

36. Dollfus, R. P. (1950). Variations anatomiques chez *Distomum cloacicola* Max Lühe 1909. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, 25(3), 141-149.

37. Dollfus, R. P., Timon-David, J., & Rebecq, J. (1956). Maturité génitale provoquée expérimentalement chez *Codonocephalus urniger* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Strigeidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 242, 2997-2998.

38. Dorris, M., Viney, M. E., & Blaxter, M. L. (2002). Molecular phylogenetic analysis of the genus *Strongyloides* and related nematodes. *International Journal for Parasitology*, 32(12), 1507-1517. doi: 10.1016/s0020-7519(02)00156-x

39. Durette-Desset, M. C., Batcharov, A., Ben Slimane, B., & Chabaud A. G. (1993). Some *Oswaldocruzia* (Nematoda: Trichostrongyloidea) parasites of Amphibia in Bulgaria. Redescription of *Oswaldocruzia bialata* (Molin, 1860). *Helmitologia*, 30, 99-104.
40. Düşen, S., & Oğuz, M. (2008). Occurence of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) in the Marsh Frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), from Turkey. *Helminthologia*, 45(3), 154-156. doi: 10.2478/s11687-008-0031-2
41. Düşen, S., & Öz, M. (2006). Helminths of the Marsh Frog, *Rana ridibunda* Pallas, 1771 (Anura: Ranidae), from Antalya Province, Southwestern Turkey. *Comparative Parasitology*, 73(1), 121-129. doi: 10.1654/4162.1
42. Erhan, D., & Gherasim, E. (2015). Trematodofauna complexului *Pelophylax esculenta* (Amphibia, Anura) din codrii centrali ai republicii Moldova. 1) Familiile Plagiorchiidae, Cephalogonimidae. *Studia Universitatis Moldaviae. Real and Natural Sciences Series*, 81(1), 148-159.
43. Erhan, D., Gherasim, E., Rusu, Ş., Zamornea, M., Munjiu, O., Gologan, I., Lebedenco, L., Ivanova, A., Cebotari, A., & Vatavu D. (2017). Caracteristica faunei helmintice (Trematoda) a speciei *Pelophylax ridibundus* din zona de Centru a Republicii Moldova. *Buletin Ştiinţific. Revistă de Etnografie, Ştiinţele Naturii şi Muzeologie*, 26(39), 22-26.
44. Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3(5), 294-299.
45. Font, W. F., & Lotz, J. M. (2008). Family Telorchiidae Looss, 1899. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (425-436). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.

46. González, C. E., & Hamann, M. I. (2010). Larval nematodes found in amphibians from northeastern Argentina. *Brazilian Journal of Biology*, 70(4), 1089-1092. doi: CC BY-NC 4.0
47. Goodchild, C. G. (1948). Additional observations on the bionomics and life history of *Gorgoderia amplicava* Looss, 1899 (Trematoda: Gorgoderidae). *Journal of Parasitology*, 34(5), 407-427.
48. Grabda, B. (1954). Nowe stanowisko *Cephalogonimus retusus* (Dujardin, 1845) przywry pasożytującej u żaby wodnej (*Rana esculenta* L.). *Acta Parasitologica Polonica*, 2, 299-302.
49. Grabda, B. (1958). O rozwoju *Codonocephalus urnigerus* (Rud., 1819). *Wiadomości Parazytologiczne*, 4(5), 625-626.
50. Grabda, B. (1960). Life cycle of *Haematoloechus similis* (Looss, 1899) (Trematoda: Plagiorchiidae). *Acta Parasitologica Polonica*, 8, 357-367.
51. Grabda-Kazubska, B. (1969). Studies on abbreviation of the life cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O. rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae). *Acta Parasitologica Polonica*, 16, 249-269.
52. Grabda-Kazubska, B. (1975). A study of the trematode genus *Paralepoderma* Dollfus, 1950 (Trematoda, Plagiorchiidae). *Acta Parasitologica Polonica*, 23, 463-484.
53. Grabda-Kazubska, B. (1976). Abbreviation of the life cycles in plagiorchid trematodes. General remarks. *Acta Parasitologica Polonica*, 24(13), 125-141.
54. Grabda-Kazubska, B. (1978). *Strongyloides spiralis* sp. n. (Nematoda, Strongyloididae), a parasite of *Rana esculenta* s.l. in Poland. *Acta Parasitologica Polonica*, 25, 235-242.

55. Grabda-Kazubska, B. (1980). *Opisthodiscus diplodiscoides* Cohn, 1904 (Trematoda, Diplodiscidae) in *Rana esculenta* s. 1. in Poland, with remarks on its synonymy and geographical distribution. *Acta Parasitologica Polonica*, 27, 141-151.
56. Grabda-Kazubska, B. (1985). The identity of *Neyrapterlectana schneideri* (Travassos, 1931) and *Neoraillietnema praeputiale* (Skrjabin, 1916) sensu Semenow, 1929. Emendation of the genus *Neoraillietnema* Ballesteros Marquez, 1945 (Nematoda: Cosmocercidae). *Systematic Parasitology*, 7(2), 81-89.
57. Grabda-Kazubska, B. (1986). Morphological variation and discriminative characters in females of *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) and *Neyrapterlectana schneideri* (Travassos, 1931) (Nematoda, Cosmocercidae). *Acta Parasitologica Polonica*, 31, 7-22.
58. Griffith, D. M., Veech, J. A., & Marsh, C. J. (2016). cooccur: Probabilistic Species Co-Occurrence Analysis in R. *Journal of Statistical Software*, 69(2), 1-17. doi: 10.18637/jss.v069.c02
59. Grossman, T., & Sandner, H. (1954). Helminthofauna płazów Białowieskiego Parku Narodowego. *Acta Parasitologica Polonica*, 1(15), 345-352.
60. Grossman-Pojmańska, T., & Sandner, H. (1958). Nowe stanowisko *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819) (Trematoda: Strigeidae) w Polsce. *Acta Parasitologica Polonica*, 6(19), 1-6.
61. Gulyás, K., Balogová, M., Pipová, N., Papežík, P., Uhrovič, D., Mikulíček, P., Brázová, T., & Benovics, M. (2025). Insights into the genetic diversity and species distribution of *Oswaldocruzia* nematodes (Trichostrongylida: Molineidae) in Europe: apparent absence of geographic and population structuring in amphibians. *Parasite*, 32: 27. doi: 10.1051/parasite/2025020
62. Hamann, M.I., Kehr, A.I., & González, C.E. (2012). Community structure of helminth parasites of *Leptodactylus bufonius* (Anura: Leptodactylidae) from northeastern Argentina. *Zoological Studies*, 51(8), 1454-1463.

63. Hamann, M. I., Kehr, A. I., & González, C. E. (2013). Helminth communities in the burrowing toad, *Rhinella fernandezae*, from Northeastern Argentina. *Biologia*, 68(6), 1155-1162. doi: 10.2478/s11756-013-0272-5
64. Hammer, Ø. (1999–2015). *PAST, paleontological statistics, Version 3.10, Reference Manual* (Natural History Museum, University of Oslo).
65. Hartwich, G. (1972) Über *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) und die Abtrennung von *Rhabdias dossei* nov. spec. (Nematoda, Rhabdiasidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 48, 401-414.
66. Harwood, P. D. (1930). A new species of *Oxysomatium* (Nematoda) with some remarks on the genera *Oxysomatium* and *Aplectana* and observations on the life-history. *Journal of Parasitology*, 17(2), 61-73.
67. Hedrick, L. R. (1935). The life history and morphology of *Spiroxys contortus* (Rudolphi) (Nematoda: Spiruridae). *Transactions of the American Microscopical Society*, 54(4), 307-335.
68. Heneberg, P., & Sitko, J. (2021). Cryptic speciation among *Tylodelphys* spp.: the major helminth pathogens of fish and amphibians. *Parasitology Research*, 120(5), 1687-1697. doi: 10.1007/s00436-021-07082-2
69. Heneberg, P., Sitko, J., Těšínský, M., Rząd, I., & Bizoń, J. (2018). Central European Strigeidae Railliet, 1919 (Trematoda: Strigeidae): Molecular and comparative morphological analysis suggests the reclassification of *Parastrigea robusta* Szidat, 1928 into *Strigea* Abildgaard, 1790. *Parasitology International*, 67(6), 688-701. doi: 10.1016/j.parint.2018.07.003
70. Herczeg, D. (2017). *Parasites, taxonomic composition and ploidy level of the Pelophylax esculentus complex*. (PhD thesis). The University of Debrecen, Debrecen, Hungary.

71. Herczeg, D., Vörös, J., Végvári, Z., Kuzmin, Y., & Brooks, D. (2016). Helminth Parasites of the *Pelophylax esculentus* Complex (Anura: Ranidae) in Hortobágy National Park (Hungary). *Comparative Parasitology*, 83(1), 36-48. doi: 10.1654/1525-2647-83.1.36
72. Hernández-Mena, D. I., García-Varela, M., & Pérez-Ponce de León, G. (2017). Filling the gaps in the classification of the Digenea Carus, 1863: Systematic position of the Proterodiplostomidae Dubois, 1936 within the superfamily Diplostomoidea Poirier, 1886, inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Systematic Parasitology*, 94, 833-848. doi: 10.1007/s11230-017-9745-1
73. Howard, S. D., & Bickford, D. P. (2014). Amphibians over the edge: Silent extinction risk of Data Deficient species. *Diversity and Distributions*, 20(7), 837-846. doi: 10.1111/ddi.12218
74. Hudson, P., Dobson, A., & Lafferty, K. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends in Ecology & Evolution*, 21(7), 381-385. doi: 10.1016/j.tree.2006.04.007
75. Iacob, O. C. (2021). Parasitism with *Acanthocephalus ranae* in frogs (*Pelophylax ridibundus* Pallas 1771), from North-east Romania. *Helminthologia*, 58 (1), 68-73. doi: 10.2478/helm-2021-0008
76. Justine, J-L., Briand, M. J., & Bray A. R. (2012). A quick and simple method, usable in the field, for collecting parasites in suitable condition for both morphological and molecular studies. *Parasitology Research*, 111(1), 341-351.
77. Karakaş, M. (2015). Helminth parasites of *Bufo viridis*, *Rana ridibunda* and *Hyla arborea* collected from the different regions of Turkey. *Manas Journal of Agriculture Veterinary and Life Sciences*, 5(1), 1-6.
78. Karar, Y. F. M., Blend, C. K., Dronen, N. O., & Adel, A. (2021). Towards resolving the problematic status of the digenean genus *Astiotrema* Looss,

1900: An updated concept and revision of species composition for *Astiotrema* (sensu stricto). *Zootaxa*, 4991(1), 36-72. doi: 10.11646/zootaxa.4991.1.2

79. Karar, Y. F. M., Blend, C. K., Dronen, N. O., & Adel, A. (2023). Towards resolving the problematic status of the digenean genus *Astiotrema* Looss, 1900: Taxa excluded from *Astiotrema* (sensu stricto) with special reference to plagiorchoid genera closely related to the restricted concept of *Astiotrema*. *Zootaxa*, 5284(3), doi: 445-495. 10.11646/zootaxa.5284.3.2

80. Kechemir, N. (1978). Demonstration expérimentale d'un cycle biologique à quatre hôtes obligatoires chez les Trématodes Hémiurides. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparee*, 53, 75-92.

81. Kennedy, M. J. (1979). *Basic methods of specimen preparation in parasitology*. Ottawa: International Development Research Centre.

82. Kiesecker, J. M., Blaustein, A. R., & Belden, L. K. (2001). Complex causes of amphibian population declines. *Nature*, 410(6829), 681-684. doi: 10.1038/35070552

83. Kır, İ., Yıldırım, M., Becer, A., & İkiz, R. (2001). Feeding and parasites of the marsh frog (*Rana ridibunda* Pallas 1771; Anura: Ranidae) in Lake Eğirdir. *Turkish Journal of Parasitology*, 25, 83-87. (in Turkish)

84. Kirin, A. D. (2001). New Data on the Helminth Fauna of *Emys orbicularis*(L.,1758) (Reptilia, Emydidae) in South Bulgaria. *Comptes Rendus de l'Academie Bulgare des Sciences*, 54, 95-98.

85. Knudson, H. P., Curran, S. S., Truong, T. N., Dutton, H. R., & Bullard, S. A. (2023). *Encyclobrephus brevivitellus* n. sp. (Digenea: Plagiorchioidea, Incertae sedis) Infecting the Mekong Snail-Eating Turtle, *Malayemys subtrijuga*, in the Mekong River, Vietnam, with Phylogenetic Analyses Based on rDNA. *Journal of Parasitology*, 109(2), 87-95.

86. Kondzior, E., Kowalczyk, R., Tokarska, M., Borowik, T., Zalewski, A., & Kołodziej-Sobocińska, M. (2020). Multispecies reservoir of *Spirometra erinaceieuropaei* (Cestoda: Diphyllbothridae) in carnivore communities in north-eastern Poland. *Parasites & Vectors*, 13: 560. doi: 10.1186/s13071-020-04431-5
87. Kondzior, E., Tokarska, M., Kowalczyk, R., Ruczyńska, I., Sobociński, W., & Kołodziej-Sobocińska, M. (2018). The first case of genetically confirmed sparganosis (*Spirometra erinaceieuropaei*) in European reptiles. *Parasitology Research*, 117(11), 3659-3662. doi: 10.1007/s00436-018-6079-0
88. Koprivnikar, J., Marcogliese, D., Rohr, J., Orlofske, S., Raffel, T., & Johnson, P. (2012). Macroparasite infections of amphibians: what can they tell us? *Ecohealth*, 9(3), 342-360. doi: 10.1007/s10393-012-0785-3
89. Kovalenko, M. V. (2007). First Ukrainian record of the frog lung fluke *Skrjabinoeces breviansa* Sudarikov, 1950 (Trematoda: Plagiorchiidae). *Вісник Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна*, 6(788), 93-96.
90. Koyun, M., Birlik, S., Sümer, N., & Yildirimhan, H. S. (2015). Helminth fauna of Eurasian marsh frog, *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) from Bingöl, Eastern Anatolia, Turkey. *Biharean Biologist*, 9, 128-132.
91. Krull, W. H. (1935). Studies on the life history of a frog bladder fluke, *Gorgoderia amplicava* Looss, 1899. *Papers of the Michigan Academy of Science*, 20, 697-710.
92. Kuc, I., & Sulgostowska, T. (1988). Helminth fauna of *Rana ridibunda* Pallas, 1771 from Gocławski Canal in Warszawa (Poland). *Acta Parasitologica Polonica*, 33(2), 101-105.
93. Kuchta, R., Kołodziej-Sobocińska, M., Brabec, J., Młocicki, D., Sałamatin, R., & Scholz, T. (2021). Sparganosis (*Spirometra*) in Europe in the Molecular Era. *Clinical Infectious Diseases*, 72(5), 882-890. doi: 10.1093/cid/ciaa1036

94. Kuchta, R., Scholz, T., Brabec, J., & Bray, R. A. (2015). Chapter 17. *Diphyllbothrium*, *Diplogonoporus* and *Spirometra*. In L. Xiao, U. Ryan & Y. Feng (Eds.), *Biology of Foodborne Parasites* (299-326). Florida: CRC Press.
95. Kunakh, O. M., Volkova, A. M., Tutova, G. F., & Zhukov, O. V. (2023). Diversity of diversity indices: Which diversity measure is better? *Biosystems Diversity*, 31(2), 131-146. doi: 10.15421/012314
96. Kuzmin, Y. I. (2013). Review of Rhabdiasidae (Nematoda) from the Holarctic. *Zootaxa*, 3639(1), 1-76. doi: 10.11646/zootaxa.3639.1.1
97. Kuzmin, Y., Dmytrieva, I., Marushchak, O., Morozov-Leonov, S., Oskyrko, O., & Nekrasova, O. (2020). Helminth species and infracommunities in frogs *Pelophylax ridibundus* and *P. esculentus* (Amphibia: Ranidae) in northern Ukraine. *Acta Parasitologica*, 65(2), 341-353. doi: 10.2478/s11686-019-00164-3
98. Kuzmin, Y., Tkach, V. V., & Snyder, S. D. (2003). The nematode genus *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae) from amphibians and reptiles of the Nearctic. *Comparative Parasitology*, 70(2), 101-114. doi: 10.1654/4075
99. Lees, E. (1953). Life-history of *Gorgoderina vitelliloba* (Olsson). *Nature*, 171(4354), 485.
100. Lees, E. (1962). The incidence of helminth parasites in a particular frog population. *Parasitology*, 52, 95-102.
101. Leon-Regagnon, V. (2019). Helminths of The Eurasian Marsh Frog, *Pelophylax Ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae), from the Shiraz Region, Southwestern Iran. *Helminthologia*, 56(3), 261-268. doi: 10.2478/helm-2019-0022
102. Leon-Regagnon, V. (2024). Haematoloechidae Odening, 1964 (Family). In S. L. Gardner & S. A. Gardner (Eds.), *Concepts in Animal Parasitology*. Chapter 44 (460-469). Nebraska: Zea Books. <https://digitalcommons.unl.edu/parasittext/59/>

103. Leon-Regagnon, V., & Topan, J. (2018). Taxonomic revision of species of *Haematoloechus* Looss, 1899 (Digenea: Plagiorchioidea), with molecular phylogenetic analysis and the description of three new species from Mexico. *Zootaxa*, 4526(3), 251-302. doi: 10.11646/zootaxa.4526.3.1
104. Lisitsyna, O. I., & Tkach, V. V. (1994). Morphology of cystacanths of some acanthocephalans from aquatic and terrestrial intermediate hosts in the Ukraine. *Helminthologia*, 31, 83-90.
105. Littlewood, D. T., Curini-Galletti, M., & Herniou, E. A. (2000). The interrelationships of Proseriata (Platyhelminthes: Seriata) tested with molecules and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 16(3), 449-466. doi: 10.1006/mpev.2000.0802
106. Liu, Q., Li, M. W., Wang, Z. D., Zhao, G. H., & Zhu, X. Q. (2015). Human sparganosis, a neglected food borne zoonosis. *The Lancet, Infectious diseases*, 15(10), 1226-1235. doi: 10.1016/S1473-3099(15)00133-4
107. López-Jiménez, A., González-García, M. T., Andrade-Gómez, L., & García-Varela, M. (2023). Phylogenetic analyses based on molecular and morphological data reveal a new species of *Strigea* Abildgaard, 1790 (Digenea: Strigeidae) and taxonomic changes in strigeids infecting Neotropical birds of prey. *Journal of Helminthology*, 97: e35. doi: 10.1017/S0022149X23000196
108. Lotz, J. M., & Font, W. F. (2008). Family Pleurogenidae Looss, 1899. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (563-575). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
109. Ludwig, J. A., & Reynolds, J. F. (1988). *Statistical Ecology: A Primer on Methods Computing*. New York: John Wiley & Sons.
110. Macy, R. W. (1964). Life cycle of the digenetic trematode *Pleurogenoides tener* (Looss, 1898) (Lecithodendriidae). *Journal of Parasitology*, 50(4), 564-568.

111. Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: Are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology*, 35(7), 705-716. doi: 10.1016/j.ijpara.2005.01.015
112. Marcogliese, D. J. (2023). Major drivers of biodiversity loss and their impacts on helminth parasite populations and communities. *Journal of Helminthology*, 97, e34. doi: 10.1017/S0022149X2300010X
113. Marushchak, O., Syrota, Y., Dmytrieva, I., Kuzmin, Y., Nechai, A., Lisitsyna, O., & Svitin, R. (2024). Helminths found in common species of the herpetofauna in Ukraine. *Biodiversity Data Journal*, 12(1):113770. doi: 10.3897/BDJ.12.e113770
114. Mehély, L. (1929). *Opisthodiscus diplodiscoides* nigrivasis n. subsp. Ein neuer Saugwurm der ungarischen Fauna. *Studia Zoologica*, 1, 84-90.
115. Mikulíček, P., Mešková, M., Cyprich, M., Jablonski, D., Papežík, P., Hamidi, D., Pekşen, Akın Ç., Vörös, J., Herczeg, D. & Benovics, M. (2021). Weak population-genetic structure of a widely distributed nematode parasite of frogs in the western Palearctic. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(8), 1689-1702. doi: 10.1111/jzs.12575
116. Mitchell, J. B. (1973). *Gorgoderina vitelliloba* (Trematoda: Gorgoderidae) in its definitive host, *Rana temporaria*. *International Journal for Parasitology*, 3(5), 539-544.
117. Miura, O., Kuris, A. M., Torchin, M. E., Hechinger, R. F., Dunham, E. J., & Chiba, S. (2005). Molecular-genetic analyses reveal cryptic species of trematodes in the intertidal gastropod, *Batillaria cumingi* (Crosse). *International Journal for Parasitology*, 35(7), 793-801. doi: 10.1016/j.ijpara.2005.02.014
118. Moravec, F., Baruš, V., & Ryšavý, B. (1987). Some parasitic nematodes, excluding Heterakidae and Pharyngodonidae, from amphibians and reptiles in Egypt. *Folia Parasitologica*, 34(3), 255-267.

119. Morris, E. K., Caruso, T., Buscot, F., Fischer, M., Hancock, C., Maier, T. S., Meiners, T., Müller, C., Obermaier, E., Prati, D., Socher, S. A., Sonnemann, I., Wäschke, N., Wubet, T., Wurst, S., & Rillig, M. C. (2014). Choosing and using diversity indices: insights for ecological applications from the German Biodiversity Exploratories. *Ecology and Evolution*, 4(18), 3514-3524. doi: 10.1002/ece3.1155
120. Murai, E., Sulgostowska, T., Matskási I., Mészáros F., & Molnár, K. (1983). Parasitic helminths of vertebrates (fishes, amphibians, reptiles and birds) in the Hortobágy National Park. In S. Mahunka (Ed.), *The Fauna of the Hortobágy National Park, Volume II* (15-30). Budapest: Akadémiai Kiadó.
121. Murai, E., Sulgostowska, T., Matskási, I., Mészáros, F., & Molnár, K. (1983). Parasitic helminths of vertebrates (fishes, amphibians, reptiles, and birds) in the Hortobágy National Park. In S. Mahunka (Ed.), *The fauna of the Hortobágy National Park* (15-30). Budapest: Akadémiai Kiadó.
122. Nagy, Z. T. (2010). A hands-on overview of tissue preservation methods or molecular genetic analyses. *Organisms Diversity & Evolution*, 10, 91-105. doi: 10.1007/s13127-010-0012-4
123. Navarro, P., & Lluch, J. (2006). Helminth communities of two green frogs (*Rana perezi* and *Rana saharica*) from both shores of the Alboran Sea. *Parasite*, 13(4), 291-297. doi: 10.1051/parasite/2006134291
124. Nekrasova, O., Mezhzherin, S., & Morozov-Leonov, S. (2005). *Diagnostic traits in the morphology of green frogs (Rana esculenta complex) in the Middle Dnepr basin*. Herpetologica Petropolitana. Proceedings of the 12th ordinary general meeting of the Societas Europaea Herpetologica, St. Petersburg.
125. Niewiadomska, K. (1964). The life cycle of *Codonocephalus urnigerus* (Rudolphi, 1819), Strigeidae. *Acta Parasitologica Polonica*, 12, 283-296.

126. Niewiadomska, K. (2002a). Family Strigeidae Railliet, 1919. In D. I. Gibson, A. Jones & R. A. Bray (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 1* (231-241). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
127. Niewiadomska, K. (2002b). Family Diplostomidae Poirier, 1886. In D. I. Gibson, A. Jones & R. A. Bray (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 1* (167-196). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
128. Odening, K. (1958). Zur Systematik von *Haematoloechus* (Trematoda, Plagiorchiidae). *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 34, 63-108.
129. Odening, K. (1960). *Plagiorchiidae III (Haematoloechinae) und Omphalometridae*. *Das Tierreich*, 75. Berlin: R. Friedländer.
130. Okamoto, M., Iseto, C., Shibahara, T., Sato, M. O., Wandra, T., Craig, P. S., & Ito, A. (2007). Intraspecific variation of *Spirometra erinaceieuropaei* and phylogenetic relationship between *Spirometra* and *Diphyllbothrium* inferred from mitochondrial CO1 gene sequences. *Parasitology International*, 56(3), 235-238. doi: 10.1016/j.parint.2007.03.003
131. Okulewicz, A., Hildebrand, J., Łysowski, R., Bunkowska, K., & Perec-Matysiak, A. (2014). Helminth communities of green and brown frogs from Poland (Lower Silesia Region). *Journal of Herpetology*, 48(1), 34-37.
132. Olson, P. D., Cribb, T. H., Tkach, V. V., Bray, R. A., & Littlewood, D. T. J. (2003). Phylogeny and classification of the Digenea (Platyhelminthes: Trematoda). *International Journal for Parasitology*, 33(7), 733-755. doi: 10.1016/s0020-7519(03)00049-3
133. Palumbo, E. O., Capasso, S., Cassano, M. J., Alcalde, L., & Diaz, J. I. (2016). *Spiroxys contortus* (Rudolphi, 1819) and *Hedruris orestiae* (Moniez, 1889) in Argentine turtles. *Check List*, 12(6): 1993. doi: CC BY-NC-ND 4.0

134. Peet, R. K. (1974). The Measurement of Species Diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5, 285-307.
135. Pérez-Ponce de León, G., & Hernández Mena, D. I. (2019). Testing the higher-level phylogenetic classification of Digenea (Platyhelminthes, Trematoda) based on nuclear rDNA sequences before entering the age of the ‘next-generation’ Tree of Life. *Journal of Helminthology*, 93(3), 260-276. doi: 10.1017/S0022149X19000191
136. Popiolek, M., Rozenblut-Koscisty, B., Kot, M., Nosal, W., & Ogielska, M. (2011). Endoparasitic helminths of water frog complex in Poland: do differences exist between the parental species *Pelophylax ridibundus* and *Pelophylax lessonae*, and their natural hybrid *Pelophylax esculentus*? *Helminthologia*, 48(2), 108-115. doi: 10.2478/s11687-011-0020-8
137. Poulin, R. (1998). Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology*, 84(3), 485-490.
138. Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Jamie, A. C., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., Marca, E. L. Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J., & Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439(7073), 161-167. doi: 10.1038/nature04246
139. Prudhoe, S., & Bray, R. A. (1982). *Platyhelminth parasites of the Amphibia*. Oxford: Oxford University Press; London: British Museum (Natural History).
140. R Core Team. (2022). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (Version 4.2.1). R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org>

141. Reiczigel, J. (2003). Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine*, 22(4), 611-621. doi: 10.1002/sim.1320
142. Reiczigel, J., Abonyi-Tóth, Z., & Singer, J. (2008). An exact confidence set for two binomial proportions and exact unconditional confidence intervals for the difference and ratio of proportions. *Computational Statistics & Data Analysis*, 52(11), 5046-5053. doi: 10.1016/j.csda.2008.04.032
143. Reiczigel, J., Marozzi, M., Fábián, I., & Rózsa, L. (2019). Biostatistics for Parasitologists – A Primer to Quantitative Parasitology. *Trends in parasitology*, 35(4), 277-281. doi: 10.1016/j.pt.2019.01.003
144. Rózsa, L., Reiczigel, J., & Majoros, G. (2000). Quantifying Parasites in Samples of Hosts. *Journal of Parasitology*, 86(2), 228-232. doi: 10.2307/3284760
145. Saglam, N., & Arikan, H. (2006). Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey. *Diseases of Aquatic Organisms*, 72(3), 253-260. doi: 10.3354/dao072253
146. Sandner, H. (1949). Contribution a la connaissance de la faune parasitaire des Batraciens des environs de Varsovie. *Acta Zoologica et Oecologica Universitatis Lodziensis*, 3(2), 1-8.
147. Schmidt, G. D. (1986). *CRC Handbook of Tapeworm Identification*. Florida: CRC Press.
148. Scholz, T., de Chambrier, A., Kudlai, O., Tkach, V. V., & McAllister, C. T. (2023). A global survey of tapeworms (Cestoda: Proteocephalidae) of “true” frogs (Amphibia: Ranidae), including a tabulated list of all proteocephalids parasitising amphibians. *Folia Parasitologica*, 70: 009. doi: 10.14411/fp.2023.009
149. Sey, O., & Eöry, K. (1992). Helminth parasites of amphibians of the Lake Balaton area. *Miscellanea Zoologica Hungarica*, 7, 5-8.

150. Sharpilo, V. P., Biserkov, V. V., Kostadinova, A., Behnke, J. M., & Kuzmin, Y. I. (2001). Helminths of the sand lizard, *Lacerta agilis* (Reptilia, Lacertidae), in the Palaearctic: faunal diversity and spatial patterns of variation in the composition and structure of component communities. *Parasitology*, 123, 389-400. doi: 10.1017/S0031182001008587
151. Silva, P., Dasanayake, T., Jayasekara, D., Dharmarathne, C., & Mahaulpatha, D. (2022). First Record of *Spirometra erinaceieuropaei* spargana Infection in Amphibians of South Asia: A Causative Agent of Surficial Abnormalities. *Iranian Journal of Parasitology*, 17(3), 402-409. doi: 10.18502/ijpa.v17i3.10631
152. Snyder, S. D., & Janovy, J., Jr (1996). Behavioral basis of second intermediate host specificity among four species of *Haematoloechus* (Digenea: Haematoloechidae). *Journal of Parasitology*, 82(1), 94-99. doi: 10.2307/3284122
153. Snyder, S. D., & Tkach, V. V. (2001). Phylogenetic and biogeographical relationships among some holarctic frog lung flukes (Digenea: Haematoloechidae). *Journal of Parasitology*, 87(6), 1433-1440. doi: 10.1645/0022-3395(2001)087[1433:PABRAS]2.0.CO;2
154. Spickett, A., Junker, K., Krasnov, B. R., Haukisalmi, V., & Matthee, S. (2017). Intra- and interspecific similarity in species composition of helminth communities in two closely-related rodents from South Africa. *Parasitology*, 144(9), 1211-1220. doi: 10.1017/S003118201700049X
155. Stigge, H. A. (2015). *Consequences of variation in host species used to complete complex life cycles of helminths: an experimental study on life cycles of Halipegus species (Digenea: Hemiuridae) from North America*. (PhD dissertation). Oklahoma State University, Oklahoma, USA.
156. Stuart, S. N., Janice, S. C., Neil, A. C., Bruce, E. Y., Ana, S. L. R., Debra, L. F., & Robert, W. W. (2004). Status and Trends of Amphibian Declines and

Extinctions Worldwide. *Science*, 306(5702), 1783-1786. doi: 10.1126/science.1103538

157. Suzuki, N., Hoshino, K., Murakami, K., Takeyama, H., & Chow, S. (2008). Molecular diet analysis of *Phyllosoma* larvae of the Japanese spiny lobster *Palinurus japonicus* (Decapoda: Crustacea). *Marine Biotechnology*, 10(1), 49-55. doi: 10.1007/s10126-007-9038-9

158. Svitin, R. S., & Kuzmin Y. I. (2012). *Oswaldocruzia duboisi* (Nematoda, Molineidae): Morphology, Hosts and Distribution in Ukraine. *Vestnik Zoologii*, 46(3), 195-203. doi: 10.2478/v10058-012-0017-x

159. Svitin, R., Syrota, Y., Kuzmin, Y., Marushchak, O., Dmytrieva, I., Nechai, A., & Lisitsyna, O. (2023). *Particular records of helminths from common species of herpetofauna of Ukraine. Version 1.8*. Ukrainian Nature Conservation Group (NGO). Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2025-07-27. doi: 10.15468/v45tya

160. Świdorski, Z., Poddubnaya, L. G., Zhokhov, A. E., Miquel, J., & Conn, D. B. (2014). Ultrastructural evidence for completion of the entire miracidial maturation in intrauterine eggs of the digenean *Brandesia turgida* (Brandes, 1888) (Plagiorchiida: Pleurogenidae). *Parasitology Research*, 113(3), 1103-1111. doi: 10.1007/s00436-013-3747-y

161. Szadziwski, R. (1986). Pasożyt płazów – *Forcipomyia velox* (Diptera, Ceratopogonidae) w Polsce. *Wiadomości Parazytologiczne*, 32(4-6), 463-465.

162. Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7), 3022-3027. doi: 10.1093/molbev/msab120

163. Thomas, L. J. (1931). Notes on the Life History of *Ophiotaenia saphena* from *Rana clamitans* Latr. *Journal of Parasitology*, 17(4), 187-195.

164. Tkach, V. V. (2008). Family Encyclometridae Mehra, 1931. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (349-352). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
165. Tkach, V. V. (2008). Family Haematoloechidae Freitas & Lent, 1939. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (361-366). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
166. Tkach, V. V. (2008). Family Plagiorchiidae Liihe, 1901. In R. A. Bray, D. I. Gibson & A. Jones (Eds.), *Keys to the Trematoda. Volume 3* (295-325). London: CABI Publishing and the Natural History Museum.
167. Tkach, V. V., Kuzmin, Y. I., & Snyder, S. D. (2014). Molecular insight into systematics, host associations, life cycles and geographic distribution of the nematode family Rhabdiasidae. *International Journal for Parasitology*, 44(3-4), 273-284. doi: 10.1016/j.ijpara.2013.12.005
168. Tkach, V. V., Littlewood, D. T., Olson, P. D., Kinsella, J. M., & Swiderski, Z. (2003). Molecular phylogenetic analysis of the Microphalloidea Ward, 1901 (Trematoda: Digenea). *Systematic Parasitology*, 56(1), 1-15. doi: 10.1023/A:1025546001611
169. Tkach, V. V., Pawlowski, J., Mariaux, J., & Swiderski, Z. (2001). Molecular phylogeny of the suborder Plagiorchiata and its position in the system of Digenea. In D. T. J. Littlewood & R. A. Bray (Eds.), *Interrelationships of the Platyhelminthes* (186-193). London: Taylor & Francis.
170. Tscherner, W. (1966). Helminthofaunistische Untersuchungen an *Rana esculenta* L und *R. ridibunda* Pall., mit besonderer Berücksichtigung der Europaïschen *Prosotocus*-Arten (Trematoda: Lecithodendriidae). *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin*, 42, 259-279.
171. Tytar, V., Nekrasova, O., Pupins, M., Skute, A., Kirjušina, M., Gravele, E., Mezaraupe, L., Marushchak, O., Čeirāns, A., Kozynenko, I., & Kulikova, A.

(2023). Modeling the Distribution of the Chytrid Fungus *Batrachochytrium dendrobatidis* with Special Reference to Ukraine. *Journal of Fungi*, 9(6), 607. doi: 10.3390/jof9060607

172. Ulmer, M. J., & James, H. A. (1976). Studies on the Helminth Fauna of Iowa II. Cestodes of Amphibians. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 43(2), 191-200.

173. Van der Auwera, G., Chapelle, S., & Wachter, R. (1994). Structure of the large ribosomal subunit RNA of *Phytophthora megasperma*, and phylogeny of the oomycetes. *FEBS Letters*, 338(2), 133-136.

174. Van Steenkiste, N., Locke, S. A., Castelin, M., Marcogliese, D. J., & Abbott, C. L. (2015). New primers for DNA barcoding of digeneans and cestodes (Platyhelminthes). *Molecular Ecology Resources*, 15(4), 945-952. doi: 10.1111/1755-0998.12358

175. Vashetko, V. E., & Siddikov, H. B. (1999). The effect of the ecology of toads on the distributions of helminths. *Turkish Journal of Zoology*, 23, 107-110.

176. Veech, J. A. (2013). A Probabilistic Model for Analysing Species Co-Occurrence. *Global Ecology and Biogeography*, 22(2), 252-260. doi: 10.1111/j.1466-8238.2012.00789.x

177. Viney, M. (2017). Strongyloides. *Parasitology*, 144(3), 259-262. doi: 10.1017/S0031182016001773

178. Wee, N. Q., Cribb, T. H., Bray, R. A., & Cutmore, S. C. (2017). Two known and one new species of *Proctoeces* from Australian teleosts: Variable host-specificity for closely related species identified through multi-locus molecular data. *Parasitology International*, 66(2), 16-26. doi: 10.1016/j.parint.2016.11.008

179. Yıldırımhan, H., Karadeniz, E., Gürkan, E., & Koyun, M. (2005). Metazoan parasites of the marsh frog (*Rana ridibunda* Pallas, 1771; Anura) collected

from the different regions in Turkey. *Acta Parasitologica Turcica*, 29(2), 135-139. (in Turkish)

180. Zeng, J. L., Chen, H. X., Ni, X. F., Kang, J. Y., & Li, L. (2024). Molecular phylogeny of the family Rhabdiasidae (Nematoda: Rhabditida), with morphology, genetic characterization and mitochondrial genomes of *Rhabdias kafunata* and *R. bufonis*. *Parasites & Vectors*, 17(1): 100. doi: 10.1186/s13071-024-06201-z

181. Баянов, М. Г. (1975). О прогенезе трематоды *Prosotocus confusus* (Looss, 1894) – паразита амфибий. *Паразитология*, 9(2), 122-126.

182. Биховський, Б. Е. (1932). Trematodes амфібій в околицях м. Києва. *Журнал біо-зоологічного циклу*, 3, 23-35.

183. Власенко, П. В. (1930). До фауни трематод амфібій та рептилій околиць м. Харкова. *Труди Харківського Товариства Дослідників Природи*, 3, 49-59.

184. Волгарь-Пастухова, Л. Г. (1959). Паразитофауна бесхвостых земноводных дельты Дуная. В Ю. И. Полянский (Ред.), *Экологическая паразитология. Сборник статей* (59-96). Ленинград: Издательство ЛГУ.

185. Гайжаускене, И., & Гецевичюте, С. (1970). Некоторые данные по паразитофауне травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) окрестностей Каунаса. *Acta parasitologica Lituanica*, 10, 103-108.

186. Гайжаускене, И., & Гецевичюте, С. (1974). Бесхвостые амфибии окрестностей Каунаса и их паразиты. *Acta parasitologica Lituanica*, 12, 205-210.

187. Гецевичюте, С. (1978). Паразитофауна травяной (*Rana temporaria* L.) и озерной (*Rana ridibunda* Pall.) лягушек побережья залива Куршю-Марес. *Acta parasitologica Lituanica*, 16, 33-43.

188. Гинецинская, Т. А. (1968). *Трематоды, их жизненные циклы, биология и эволюция*. Ленинград: Наука.
189. Голикова, М. Н. (1960). Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области. Сообщение I. Паразитофауна бесхвостых земноводных. *Зоологический журнал*, 39(7), 984-994.
190. Гребницкий, Н. А. (1872). Материалы для фауны Новороссийского края. *Записки Новороссийского общества естествоиспытателей*, 1, 160-178.
191. Добровольский, А. А. (1965). *Жизненный цикл Pneuтопоеces asper Looss, 1899 (Plagiorchiidae, Pneuтопоеcinae)*. Материалы научной конференции ВОГ, Москва.
192. Иваницкий, С. В. (1940). Материалы к гельминтофауне позвоночных Украины (фауна цестод, нематод и колючеголовых). *Сборник трудов Харьковского ветеринарного института*, 19(1), 129-155.
193. Кузьмін, Ю. І., Химин, М. В., & Світін, Р. С. (2012). Паразитичні нематоди та акантоцефали жаби гостромордої *Rana arvalis* та жаби їстівної *Pelophylax kl. esculentus* з НПП «Прип'ять-Стохід». *Науковий вісник національного парку «Прип'ять-Стохід»*, 2, 17-23.
194. Лисицына, О. (2019). *Фауна Украины. Том 31. Акантоцефалы*. Киев: Наукова думка.
195. Магуза, В. С. (1969). *Зараженность плоскими червями амфибий Полесья Украины*. Материалы докладов VI Научной конференции молодых специалистов Института зоологии Академии Наук, УССР.
196. Магуза, В. С. (1973). *Гельминты амфибий Полесья Украины*. (Диссертация кандидата биологических наук). Институт гидробиологии академии наук, Киев, УССР.

197. Мазурмович, Б. Н. (1951). *Паразитические черви амфибий. Их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой*. Киев: Издательство КГУ им. Т. Г. Шевченко.
198. Мазурмович, Б. Н. (1959). Материалы по паразитофауне амфибий Советских Карпат. *Научные записки Ужгородского университета*, 4, 293-298.
199. Мазурмович, Б. Н. (1963). *Гельминты амфибий Карпат*. Материалы научной конференции ВОГ, Москва.
200. Некрасова, О. Д. (2002). Межвидовая изменчивость и полиморфизм окраски зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) гибридных популяций. *Vestnik zoologii*, 36(4), 47-54.
201. Некрасова, О. Д., Межжерин, С. В., & Морозов-Леонов, С. Ю. (2004). Демографическая структура гибридных популяций *Rana esculenta* complex (Amphibia, Ranidae) Среднего Приднепровья. *Vestnik zoologii*, 38(6), 47-56.
202. Писанець, Є. М. (2007). *Земноводні України (посібник для визначення амфібій України та суміжних країн)*. Київ: Видавництво Раєвського.
203. Равковская, Е., Хворова, И., Пятова, М., & Лада, Г. (2015). Гельминты обыкновенной чесночницы (*Pelobates fuscus*) и озерной лягушки (*Pelophylax ridibundus*) на востоке центрального Черноземья. *Вестник ТГУ*, 20(1), 185-188.
204. Резванцева, М. В., Лада, Г. А., Аксенов, Д. С., Шабанов, Д. А., Коршунов, А. В., Чихляев, И. В., Боркин, Л. Я., Литвинчук, С. Н., & Розанов, Ю. М. (2010). *Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (Rana esculenta complex) в Харьковской области*. Теоретические и практические проблемы паразитологии. Материалы Международной научной конференции, Москва.

205. Рыжиков, К. М., Шарпило, В. П., & Шевченко, Н. Н. (1980). *Гельминты амфибий фауны СССР*. Москва: Наука.
206. Світін, Р. С. (2016). *Нематоди роду Oswaldocruzia Travassos, 1917 Західної Палеарктики*. (Дисертація кандидата біологічних наук). Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ, Україна.
207. Світін, Р. С., & Петренко, Н. А. (2014). Зараженість нематодами роду *Oswaldocruzia* та спектр живлення фонових видів амфібій НПП «Пирятинський». *Заповідна справа*, 1(20), 87-91.
208. Синицын, Д. Ф. (1905). Материалы по естественной истории трематод. Дистомы рыб и лягушек окрестностей Варшавы. *Известия Варшавского университета*, 7, 1-96.
209. Скрыбин, К. (1928). *Метод полных гельминтологических вскрытий позвоночных, включая человека*. Москва: Издательство МГУ.
210. Скрыбин, К. И., & Антипин, Д. Н. (1962). Семейство Plagiorchiidae Lühe, 1901. Подсемейство Pneumonoecinae Mehra, 1937. В К. И. Скрыбин (Ред.), *Трематоды животных и человека. Основы трематодологии* (47-163). Москва: Издательство АН СССР.
211. Судариков, В. Е. (1950). К фауне трематод позвоночных Среднего Поволжья. *Труды ГЕЛАН АН СССР*, 3, 131-141.
212. Судариков, В. Е. (1959). Отряд Strigeidida (La Rue, 1926). В К. И. Скрыбин (Ред.), *Трематоды животных и человека. Основы трематодологии* (25, 29-75). Москва: Наука.
213. Судариков, В., Шигин, А., Курочкин, Ю., Ломакин, В., Стенько, Р., & Юрлова, Н. (2002). *Метацеркарии трематод – паразиты гидробионтов России. Том 1*. Москва: Наука.

214. Тимофеев, Н. Е. (1900). Трематоды амфибий и рептилий окрестностей Харькова. *Труды Общества испытателей природы при Харьковском университете*, 34, 137-169.
215. Химин, М. В., Кузьмін, Ю. І., & Світін, Р. С. (2012). Паразитичні нематоди та акантоцефали жаби гостромордої та жаби їстівної з національного парку «Прип'ять-Стохід». *Науковий вісник національного парку «Прип'ять-Стохід»*, 2, 1-8.
216. Хотеновский, И. А. (1970). Семейство Pleurogenidae Loos, 1899. В К. И. Скрябин (Ред.), *Трематоды животных и человека. Основы трематодологии* (23, 137-296). Москва: Наука.
217. Чихляев, И. В., Файзулин, А. И., Замалетдинов, Р. И., & Кузовенко, А. Е. (2009). Трофические связи и гельминтофауна зеленых лягушек *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна. *Праці Українського герпетологічного товариства*, 2, 102-109.
218. Шарпило, В. (1976). *Паразитические черви пресмыкающихся фауны СССР*. Киев: Наукова думка.
219. Шарпило, В. П., & Искова, Н. И. (1989). *Фауна Украины. Том 34. Трематоды. Плагиорхиаты (Plagiorchiata)*. Киев: Наукова думка.
220. Шевченко, Н. Н. (1963). *Гельминтофауна амфибий биоценоза долины Северского Донца в Харьковской области*. Проблемы паразитологии. Труды IV научной конференции паразитологов УССР, Киев.
221. Шевченко, Н. Н. (1965). *Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки*. (Диссертация доктора биологических наук). Харьковский государственный университет им. А. М. Горького, Харьков, УССР.

222. Шевченко, Н. Н. (1966). К гельминтофауне амфибий долины р. Северский Донец в Харьковской области. В Б. Н. Мазурмович (Ред.), *Краевая паразитология и природная очаговость трансмиссивных болезней* (159-168). Киев: Наукова думка.

223. Шевченко, Н. Н. (1968). О путях циркуляции гельминтов в биоценозе реки Северского Донца (Харьковская область). В В. Г. Гагарин & К. И. Скрябин (Ред.), *Гельминты человека, животных и растений и меры борьбы с ними* (348-351). Москва: Наука.

224. Шевченко, Н. Н., & Белинисова, Л. К. (1964). О некоторых новых формах гельминтов рептилий долины Северского Донца в Харьковской области. В С. И. Медведем (Ред.), *Вопросы генетики и зоологии* (47-55). Харьков: Харьковский государственный университет.

225. Шевченко, Н. Н., & Василевская, Л. К. (1975). Динамика гельминтофауны озерной лягушки биоценоза Северского Донца в разные годы. *Проблемы паразитологии*, 2, 281-282.

226. Шевченко, Н. Н., & Вергун, Г. И. (1960). Расшифровка цикла развития трематоды *Astiotrema monticelli* Stossich, 1904. *Доклады Академии наук СССР*, 130(4), 949-952.

227. Шималов, В. (2002). Гельминтофауна земноводных открытых каналов в мелиорированных районах Белорусского Полесья. *Паразитология*, 36(4), 304-309.

228. Шималов, В. (2009). Гельминтофауна амфибий (Vertebrata: Amphibia) в Республике Беларусь. *Паразитология*, 43(2), 118-129.

ДОДАТКИ

Додаток 1. Нижче наведено коротка характеристика місць збору амфібій, що включає тип водойми, стан навколишнього середовища, особливості використання території та прояв антропогенного навантаження:

1) Біличі

Ставки рибного господарства на річці Нивка, на околиці міста Київ (на відстані 3,15 км від межі міста) (Святошинський район, житловий масив Біличі). Водойма ставків неглибока, з піщано-мулистим дном та мінімальною течією. Берег порослий очеретом та рогозом. Вздовж берегів розташовані альтанки для відпочиваючих, місця для пікніків, місця для рекреаційної риболовлі. З одного боку до водойм підходять житлові забудови, з іншого боку ставки оточені сосновим лісопарковим масивом.

2) Трипілля

Берег Канівського водосховища в селі Трипілля (Обухівський район, Київська область). Дно водойми полого з піщано-мулистим дном. Водойма вкрита заростями водної рослинності, зокрема, в певних ділянках росте латаття. Берег покритий великою кількістю плодів водяного горіха. Більшу частину узбережжя в районі відлову амфібій займає піщаний пляж із зоною для пікніків та риболовлі; у місці виходу до водойми подеколи стоять човни. До берега з одного боку підходять приватні садиби. На віддалених від місця відлову ділянках вздовж узбережжя простягаються кручі Дніпра. На відстані 5–7 км від затоки знаходиться Трипільська ТЕС, що може бути джерелом додаткового антропогенного впливу на водойму.

3) Лісники

Невеликі пересихаючі озера, розташовані в лісовому урочищі ботанічного заказника «Лісники» (національний природний парк «Голосіївський», місто Київ, Голосіївський район). Навколо озер розташовані соснові насадження з поодинокими листяними деревами, також на території зустрічаються ділянки з

різноманітними болотистими угіддями та піщаними ділянками. Заказник представлений значним біорізноманіттям та позбавлений рекреаційного впливу. Однак внаслідок зміни гідрологічного режиму водойми на території Лісників відбулось скорочення чисельності популяції амфібій.

4) Прип'ять-Стохід

Невелика штучна водойма поблизу озера Люб'язь та села Підкормілля (на відстані 1,38 км від села) в національному природному парку «Прип'ять-Стохід» (Волинська область). Водойма незабруднена із заростями очерету по берегах. Територія національного парку навколо місця відлову амфібій оточена лісовим масивом, переважно сосновими насадженнями. Антропогенне навантаження низьке, з одного боку водойми розташовані заболочені луки, де випасають худобу. Інтенсивний рекреаційний вплив (туризм, риболовля тощо) зосереджений здебільшого навколо озера Люб'язь.

5) Переброди, Сомине

Меліоративні канали в лісовому масиві у Рівненському природному заповіднику (Рівненська область). Вода в каналах без течії, на поверхні води є опале листя та невелика кількість ряски. Береги каналів порослі ожиною, чорницею. Поряд розташовані рубки лісових насаджень, а також місця нелегального видобутку бурштину. Антропогенне навантаження низьке, однак можливим є забруднення паливно-мастильними матеріалами від сільськогосподарської техніки.

Подібні екологічні умови в місцях збору жаб («Переброди», «Сомине») та порівняно невелика відстань між ними (31,87 км) сприяють контакту між популяціями амфібій. Відповідно, для даного дослідження зібраних особин *P. lessonae* та *P. esculentus* було включено до спільної вибірки.

6) Вороневе

Водосховище на річці Уж поблизу сіл Вороневе та Немирівка (на відстані 884 м від села) (Житомирська область). Щільність популяції зелених жаб в цьому регіоні висока. Берег водосховища рясно вкритий плодами водяного горіха,

переважно порослий вербами, місцями крутий. Поодинокі зустрічаються місця для відпочинку та рекреаційної риболовлі. Неподалік від водосховища розташоване стихійне сміттєзвалище (спалене на момент взяття вибірки). За водосховищем знаходяться пасовища. Антропогенне навантаження нижче середнього.

7) Голосієве

Ставки на річці Горіхуватка в Голосіївському парку імені Максима Рильського (Голосіївський район, місто Київ). Система ставків бере початок з каналізаційного колектора Голосіївського проспекту. Густа крона дерев затіняє водойми та обмежує доступ сонячного світла. Береги з дуже бідною рослинністю, серед якої переважає кропива та молоді паростки буку. Неподалік від водойми розташована зона для пікніку та відпочинку, майданчик для настільного тенісу, вздовж ставків часто прогулюються місцеві мешканці.

8) Тельбин

Озеро Тельбин у житловому масиві Березняки (Дніпровський район, місто Київ). У водоймі спостерігається значне скупчення водоростей. Береги озера з дуже бідною рослинністю, зрідка зустрічаються зарості очерету; вздовж берегів поодинокі ростуть верби. Рекреаційне навантаження значне: вздовж озера розташована прогулянкова стежка та доріжка для бігу. Близько половини берегів озера займають пляжі з великою кількістю відпочиваючих або рибалок. Подекуди зустрічаються елементи побутового сміття.

9) Василів

Ставок на річці Красна поблизу села Василів (на відстані 385 м від села) (Білоцерківський район, Київська область). Береги ставка щільно порослі очеретом. Вода у ставку щорічно спускається. Довкола ставка підходять городи приватних садиб, а також вздовж берегів відбувається випасання худоби.

10) Пісочне

Берег озера Пісочне поблизу села Гаївка (на відстані 988 м від села) у Шацькому національному природному парку (Волинська область). Берег

активно порослий мохом, зустрічаються нещільні зарості очерету. Вздовж берега наявні окремі канали, також довкола розташовані соснові насадження. Частину берегів озера займають пляжі, навколо розташовані туристичні бази відпочинку. Великої кількості побутового сміття у воді або вздовж берегів на момент збору матеріалу не виявлено.

11) Піски

Канал річки Південний Буг в околицях села Піски (на відстані 625 м від села) (Миколаївська область). Водойма з помірною течією та піщано-мулистим дном. Неподалік від місця відлову через річку проходить міст, що з'єднує її береги. Більшу частину узбережжя займають ділянки з трав'янистими луками. Береги річки здебільшого пологі, подекуди переходять у заболочені зони; зустрічаються зарості очерету та рогозу. Поодинокі зустрічаються облаштовані місця для відпочинку та рекреаційної риболовлі, до одного з берегів підходить садовий кооператив.

12) Білогородка

Ставок в селі Білогородка (Бучанський район, Київська область). Антропогенне навантаження вище середнього: неподалік від ставка розташована дорога з інтенсивним рухом транспорту, житлові будинки, магазини тощо. На момент відлову амфібій навколо ставка проводились будівельні роботи по зведенню житлового комплексу. Вздовж ставка часто прогулюються місцеві мешканці, на березі розташовані лавки для відпочиваючих, місця для пікніків та рекреаційної риболовлі.

13) Пирятин

Затока річки Удай в національному природному парку «Пирятинський» (Полтавська область). Присутній рекреаційний вплив: неподалік від затоки розташовані туристичні маршрути, альтанки, інформаційні стенди для відпочиваючих. Антропогенне навантаження нижче середнього, однак можливим є забруднення засобами для обробки сільськогосподарських культур внаслідок змиву з полів.

14) Малин

Берег Малинського водосховища на річці Ірша поблизу міста Малин (на відстані 480 м від міста) (Житомирська область). Береги пологі, порослі очеретом. Рекреаційне навантаження навколо водосховища присутнє: узбережжя є популярним для риболовлі, неподалік облаштована зона для відпочинку та пляж. Навколо водосховища простягається лісовий масив.

15) Богданівка

Ставок на притоці річки Південний Буг поблизу села Богданівка (на відстані 1,21 км від села) (Миколаївська область). Береги ставка оточені масивом широколистяного лісу. Рекреаційне навантаження помірне: зустрічаються зони відпочинку чи риболовлі. Неподалік розташовані городи приватних садиб.

16) Сваловичі

Місце впадіння річки Стохід в річку Прип'ять біля села Сваловичі (на відстані 430 м від села) в національному природному парку «Прип'ять-Стохід» (Волинська область). Водойма рясно вкрита водною рослинністю, береги заболочені. Місце міграції великої кількості птахів. Неподалік розташовані городи приватних садиб. Вздовж берегів наявні колишні місця для рекреаційної риболовлі та причали для човнів, однак активність людей на цій території мінімальна.

17) Смига

Меліоративний канал поблизу сіл Смига (на відстані 6 км від села) та Буща (на відстані 2,35 км від села) (Рівненська область). Канал зі стоячою водою, має значну глибину; поверхня води щільно вкрита ряскою. Береги густо порослі очеретом. Неподалік від каналу розташовані закинуті сільськогосподарські ділянки.

18) Тягле

Береги озера Тягле на околиці міста Київ (на відстані 1,89 км від межі міста) (Дарницький район). Спершу тут була заболочена місцевість з невеликою водоймою, яку поглибили та розширили під час будівництва житлових масивів

на південному сході міста. Береги пологі, порослі очеретом, можна зустріти поодинокі місця для риболовлі. З одного боку озера розташований житловий масив. Неподалік знаходиться станція теплопостачання.

19) Коростишів

Берег річки Тетерів поблизу міста Коростишів (на відстані 400 метрів від міста) (Житомирська область). Річка повноводна, зі швидкою та помітною течією. Береги зарослі різноманітною трав'яною рослинністю, в деяких місцях береги викошують. Подекуди наявні місця для риболовлі. На протилежному боці річки розташовані городи приватних садиб. Вздовж русла річки простягається лісовий масив.

20) Маяки

Заплава річки Дністер поблизу села Маяки (на відстані 1,30 км від села) в зоні Нижньодністровського національного природного парку (Одеська область). Береги пологі, порослі густими заростями очерету та рогозу. Неподалік місця відлову знаходиться автомобільна дорога. На березі облаштовано пірс для риболовлі.

21) Ольжин острів

Заплава річки Дніпро на околицях міста Київ (на відстані 646 м від межі міста) (Голосіївський район). Водойма з мулистим дном, береги подекуди заболочені, з заростями очерету та рогозу. Більшу частину острова займають ділянки з піщаними луками, оточені чагарниковою рослинністю. Фрагментарно трапляються лісові ділянки. Відмічено присутність водоплавних та прибережних птахів. Острів віддалений від активного руху транспорту. Рекреаційний вплив незначний, однак місцевість використовується для риболовлі. Подекуди можна зустріти елементи побутового сміття.

22) Ржищів

Берег малої річки у місці впадіння в Дніпро неподалік міста Ржищів (на відстані 4,54 км від міста) (Обухівський район, Київська область). Збір амфібій здійснювався вздовж берега річки, а також по узбережжю Дніпра. В літній

період водойма частково пересихає, амфібії при цьому можуть концентруватись в окремих глибших частинах річки або переміщуватись суходолом в пошуках інших біотопів. Береги річки порослі очеретом, рогозом та аїром. Навколо можна зустріти птахів водно-болотного комплексу. Територія навколо місця відлову амфібій оточена лісовим масивом. Антропогенне навантаження низьке.

23) Полтава

Берег річки Ворскла на околицях міста Полтава (на відстані 1,48 км від межі міста) (Полтавська область). Водойма з помірною, подекуди стрімкою течією. Рекреаційний вплив присутній – вздовж водойми локально розташовані громадські пляжі. Вздовж берега річки на околицях міста, що поруч з точкою відлову амфібій, пролягає лісово-паркова зона зі стежками для прогулянок. До протилежного берега підходять житлові будинки та забудови, пов'язані з міською інфраструктурою. Антропогенне навантаження середнє.

24) Сиваш

Штучні водойми зрошувального каналу поблизу села Григорівка (на відстані 866 м від села) поряд з озером Сиваш (Херсонська область). Вода в каналі не прозора, однак спостерігається течія за рахунок живлення з підземного джерела. Канал вузький (ширина біля одного метра). Місцями канал порослий очеретом. Береги каналу витоптані худобою, пасовища якої знаходяться навколо каналу. Вода містить велику кількість екскрементів копитних.

25) Бурлакова Балка

Збір амфібій здійснювався поблизу села Бурлакова Балка в Одеській області. В місце відлову вони були перенесені водною течією з нижньої частини Дніпра внаслідок підриву дамби Каховської гідроелектростанції. Ймовірно, всі особини жаб, що були зібрані, належали до однієї або близьких популяцій. Амфібії мешкали вздовж прибережних ділянок нижньої частини Дніпра, де і відбувалось зараження гельмінтами, однак точні координати їх первинного місця перебування нам невідомі.

26) Підгородне

Берег річки Кільчень в місті Підгородне (Дніпропетровська область). Водойма замулена, берег переважно заболочений, зарослий очеретом; періодично здійснюється викошування очерету та розчищення берегової лінії. Вздовж узбережжя та, зокрема, неподалік від місця відлову амфібій, розташовані приватні забудівлі та садові товариства. Берегова смуга вузька, оскільки присадибні ділянки знаходяться близько до річки. Водойму використовують, зокрема, для розведення риби та рекреаційної риболовлі.

27) Вилкове

Система каналів у дельті річки Дунай в місті Вилкове, в зоні Дунайського біосферного заповідника (Одеська область). Водойма неглибока, береги зарослі очеретом. Вздовж каналу, поруч з місцем відлову амфібій, проходить ґрунтова дорога, по якій проїжджають машини та прогулюються місцеві мешканці. На прилеглий до дороги території розташовані двори приватних садиб. Рекреаційний вплив зосереджений у місці впадіння каналів в Дунай та включає, переважно, риболовлю та водний туризм.

28) Березівка

Берег річки Південний Буг поблизу села Березівка (на відстані 952 м від села) (Кіровоградська область). Водойма зі швидкою течією. Береги порослі очеретом, місцями круті, з поодинокими виходами в зони для риболовлі та купання. Вздовж узбережжя річки наявні зарості робінії.

Для характеристики всіх місць збору матеріалу в межах даного дослідження (за винятком Бурлакової Балки), ми враховували ступінь прояву урбанізації та антропогенної трансформації:

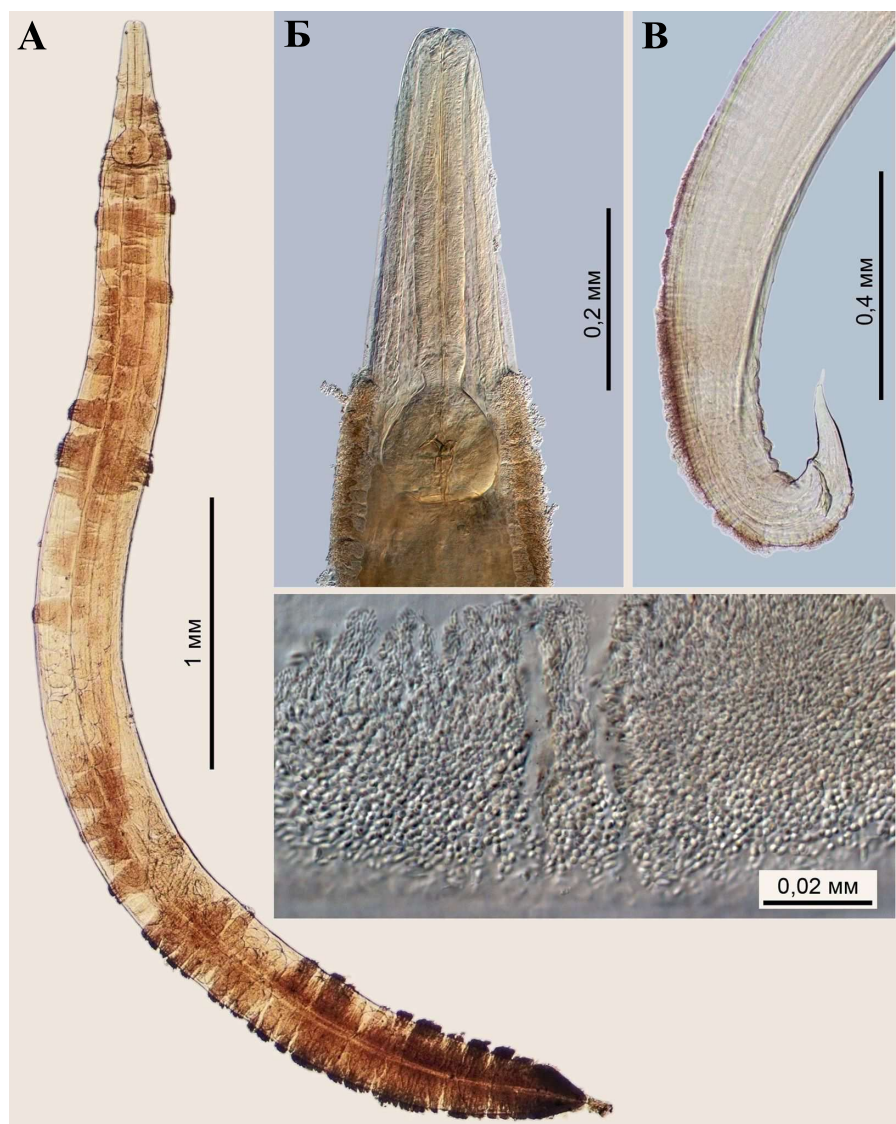
- У містах, з максимальним проявом урбанізації: *Тельбін*;
- У містах, зі зниженим проявом урбанізації: *Голосієве, Підгородне*;
- На околицях міст та прилеглих територіях із помірним проявом урбанізації: *Біличі, Тягле, Полтава, Ольжин острів, Коростишів, Малин*;

- У селах з високим та помірним проявом антропогенної трансформації: *Білогородка, Трипілля*;
- За межами населених пунктів, зі зниженим проявом антропогенного впливу: *Василів, Піски, Сиваш, Вороневе, Березівка, Богданівка, Ржищів, Смига*;
- У природних екосистемах зі зниженим проявом антропогенної трансформації: *Сваловичі, Пісочне, Маяки, Вилкове, Прип'ять-Стохід*;
- У природних екосистемах з мінімальним проявом антропогенної трансформації: *Пирятин, Переброди та Сомине, Лісники*.

Вибірку, зібрану в околицях села Бурлакова Балка, не враховували при класифікації, оскільки перебування амфібій у цьому місці було зумовлене штучними чинниками.

Додаток 2.

У матеріалі з озера Тельбин (локалітет з максимальним проявом урбанізації) кутикулярні покриви всіх екземплярів нематоди *C. ornata* були пошкоджені, ймовірно, внаслідок бактеріальної або грибової інфекції. Деформації кутикули мали вигляд «мохоподібних» плям, які були помітні на поверхні вздовж всього тіла, окрім передньої частини тіла.



Додаток 2. *C. ornata* з локалітета «Тельбин», **А** – загальний вигляд самки; **Б** – передня частина тіла самки; **В** – задня частина тіла самця. Показані пошкодження кутикули, ймовірно, грибового походження.

Додаток 3.

Фрагмент датасету, що містить інформацію про отримані нуклеотидні послідовності гельмінтів *P. ridibundus*. Стовець «**GB a. n.**» (GenBank accession number) містить інформацію про номер послідовності у базі даних GenBank. Стовець «**Host**» містить інформацію про вид хазяїна, де «P. rid» – *P. ridibundus*, «P. les» – *P. lessonae*, «P. esc» – *P. esculentus*.

Source: My data (only <i>Pelophylax</i> hosts)							
Species	Gene	Length (bp)	GB a. n.	Voucher name	Country	Host	Primers
A. ranae	18S	854	PV648453	712.1_Acanthocephalus_ranae_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R; ;
A. ranae	cox1	550	PV655166	712-1_Acanthocephalus_ranae_cox1	UA	P. rid	LCO1490; HCO2198;
Strongyloides sp.	18S	837	PV648454	4_Strongyloides_sp_18S_Pelophylax	UA	P. esc	18SU467F; 18SL1310R; ;
P. confusus	18S	941	PV648657.1	08_Prostotocus_confusus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R; ;
P. confusus	18S	935	PV648659.1	26_Prostotocus_confusus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R; ;
P. confusus	cox1	439	PV659383	26_Prostotocus_confusus_cox1	UA	P. rid	Dig_cox1F; Dig_cox1R;
O. ranae	18S	956	PV648658.1	14_Opisthioglyphe_ranae_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R; ;
O. ranae	18S	950	PV648660.1	28_Opisthioglyphe_ranae_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R; ;
O. ranae	28S	1020	PV659005	AP26_Opisthioglyphe_ranae_28S	LT	P. les	ZX-1 (F); 1500 (R); 300F;

O. ranae	cox1	759	PV659384	28_Opisthioglyphe_r anae_cox1	UA	P. rid	Dice1F; Dice14R;
Gorgoderidae, G. vitelliloba	28S	1326	PV648729	16_Gorgoderidae_28 S	UA	P. rid	ZX-1 (F); 1500 (R);
Gorgoderidae, G. vitelliloba	18S	930	PV648696	16_Gorgoderidae_18 S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
Gorgoderidae, G. vitelliloba	cox1	745	PV660548	16_Gorgoderidae_co x1	UA	P. rid	Dice1F; Dice14R;
G. cygnoides	28S	1339	PV648756	18_Gorgodera_cygno ides_28S	UA	P. esc	ZX-1 (F); 1500 (R);
G. cygnoides	18S	950	PV648671	18_Gorgodera cygnoides_18S	UA	P. esc	18SU467F; 18SL1310R ;
Gorgodera sp.	28S	1338	PV661660	20_Gorgodera_sp_28 S	UA	P. esc	ZX-1 (F); 1500 (R);
Gorgodera sp.	18S	958	PV661658	20_Gorgodera_sp_18 S	UA	P. esc	18SU467F; 18SL1310R ;
C. urniger	cox1	434	PV659801	21_Codonocephalus_ urniger_cox1	UA	P. rid	Dig_cox1F; Dig_cox1R;
C. urniger	18S	943	PV659018	21_Codonocephalus_ urniger_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
Skrjabinoeces sp.	18S	932	PV661659	782_Skrjabinoeces_s p_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
Skrjabinoeces sp.		940	PV661661	19_Skrjabinoeces_sp _18S	UA	P. esc	18SU467F; 18SL1310R ;
H. variegatus	cox1	656	PV659803	24_Haematoloechus_ variegatus_cox1	UA	P. rid	Dice1F; Dice14R;
H. variegatus	18S	954	PV659032	27_Haematoloechus_ variegatus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
H. variegatus	28S	1217	PV659007	AP2_Haematoloechu s_variegatus_28S	LT	P. esc	ZX-1 (F); 1500 (R); 300F;

P. medians	18S	935	PV659144	22_Pleurogenoides_medians_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
P. medians	18S	822	PV659147	AP29_Pleurogenoide s_medians_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
P. medians	18S	831	PV659163	AP30_Pleurogenoide s_medians_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
P. medians	18S	722	PV659375	AP32_Pleurogenoide s_medians_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
P. medians	28S	1222	PV659009	AP21_Pleurogenoide s_medians_28S	LT	P. esc	ZX-1 (F); 1500 (R); 300F;
P. medians	cox1	494	PV659820	22_Pleurogenoides_ medians_cox1	UA	P. rid	Dig_cox1F; Dig cox1R;
D. subclavatus	18S	958	PV659374	23_Diplodiscus_subc lavatus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
D. subclavatus	18S	954	PV659780	712.2_Diplodiscus_s ubclavatus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
P. claviger	18S	936	PV659380	29_Pleurogenes_clav iger_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
P. claviger	cox1	495	PV659821	29_Pleurogenes_clav iger_cox1	UA	P. rid	Dig_cox1F; Dig cox1R;
H. ovocaudatus	18S	933	PV659382	25_Halipegus_ovoca udatus_18S	UA	P. rid	18SU467F; 18SL1310R ;
B. turgida	28S	1202	PV659010	AP0_Brandesia_turgi da_28S	LT	P. les	ZX-1 (F); 1500 (R); 300F;
S. falconis	cox1	511	PV740221	AP41_Strigea_falcon is_cox1	LT	P. esc	JB3; COI- R;
S. falconis	18S	690	PV752318	AP41_Strigea_falcon is_18S	LT	P. esc	18SU467F; 18SL1310R ;

Neodiplostomum sp. 1	18S	805	PV754674-PV754676	AP7_Neodiplostomum_1_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
Neodiplostomum sp. 1	18S	872	PV754674-PV754676	AP35_Neodiplostomum_1_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
Neodiplostomum sp. 1	18S	736	PV754674-PV754676	AP36_Neodiplostomum_18S	LT	P. les	18SU467F; 18SL1310R ;
Neodiplostomum sp. 1	cox1	380	PV754454-PV754456	AP7_Neodiplostomum_1_cox1	LT	P. les	Dig_cox1F; Dig_cox1R;
Neodiplostomum sp. 1	cox1	403	PV754454-PV754456	AP35_Neodiplostomum_1_cox1	LT	P. les	Dig_cox1F; Dig_cox1R;
Neodiplostomum sp. 1	cox1	304	PV754454-PV754456	AP36_Neodiplostomum_cox1	LT	P. les	Dig_cox1F; Dig_cox1R;

Додаток 4.

Порівняння отриманих нуклеотидних послідовностей з раніше відомими послідовностями (значення відсотків подібностей). Для кожної отриманої послідовності вказана назва ваучера та прикріплено зображення з результатами порівняння послідовностей (порівняння виконані у програмі Geneious Prime 2024.0.7).

712.1_Acanthocephalus_ranae_18S

	712.1_Acant...	LS991433.1_...	PQ277049.1_...
712.1_Acanthocephalus...		99.883%	99.649%
LS991433.1_Acanthocep...	99.883%		99.813%
PQ277049.1_Acanthocep...	99.649%	99.813%	

4_Strongyloides_sp_18S

	4_Strongylo...	AB453312.1_...	AJ417031.1_...	JQ771750.1_...	LC038066.1_...
4_Strongyloides_sp_18S...		99.462%	88.889%	99.634%	99.164%
AB453312.1_Strongyloid...	99.462%		98.507%	99.657%	98.679%
AJ417031.1_Strongyloide...	88.889%	98.507%		98.491%	98.193%
JQ771750.1_Strongyloide...	99.634%	99.657%	98.491%		98.627%
LC038066.1_Strongyloide...	99.164%	98.679%	98.193%	98.627%	

18_Gorgoderia_cygnoides_28S

Matrix: % Identity Decimal Places: 3 Style: Numbers Only													
	16_Gorgod...	18_Gorgod...	20_Gorgod...	AF151938.1...	AY222264.1...	Gorgoderia_cygnoides_28S7...	MW616448...	OL413045.1...	ON622715.1...	OP966658.1...	PQ013246.1...	PQ013258.1...	
	16_Gorgoderina_sp_28S	98.341%	97.965%	97.907%	97.962%	AY222264.1_Gorgoderia_cygnoides_28S		99.074%	95.208%	94.052%	99.845%	99.797%	
	18_Gorgoderia_cygnoides...	98.341%	98.505%	99.436%	99.451%	97.750%	94.143%	97.929%	97.328%	95.882%	94.187%	98.221%	98.177%
	20_Gorgoderia_sp_28S	97.965%	98.505%	98.150%	98.199%	97.416%	93.760%	97.202%	96.711%	94.620%	94.340%	97.912%	97.773%
	AF151938.1_Gorgoderia...	97.907%	99.436%	98.150%	99.758%	97.300%	94.722%	97.564%	96.963%	97.235%	93.969%	97.907%	97.893%
	AY222264.1_Gorgoderia...	97.962%	99.451%	98.199%	99.758%	97.413%	94.379%	97.808%	97.143%	97.377%	94.023%	97.945%	97.934%
	HQ325007.1_Gorgoderin...	99.775%	97.750%	97.416%	97.300%	97.413%	94.319%	99.802%	98.249%	97.075%	93.939%	99.775%	99.719%
847	MH277507.1_Gorgoderi...	93.988%	94.143%	93.760%	94.722%	94.379%	94.319%	92.935%	91.985%	92.213%	92.544%	94.255%	94.652%
	MW616448.1_Gorgoderi...	99.635%	97.929%	97.202%	97.564%	97.808%	99.802%	92.935%	99.270%	94.798%	91.859%	99.635%	99.574%
	OL413045.1_Gorgoderin...	99.074%	97.328%	96.711%	96.963%	97.143%	98.249%	91.985%	99.270%	93.836%	91.510%	98.579%	98.742%
	ON622715.1_Gorgoderia...	95.208%	95.882%	94.620%	97.235%	97.377%	97.075%	92.213%	94.798%	93.836%	90.832%	96.350%	96.294%
	OP966658.1_Gorgoderin...	94.052%	94.187%	94.340%	93.969%	94.023%	93.939%	92.544%	91.859%	91.510%	90.832%	93.888%	93.847%
	PQ013246.1_Gorgoderin...	99.845%	98.221%	97.912%	97.907%	97.945%	99.775%	94.255%	99.635%	98.579%	96.350%	93.888%	99.959%
	PQ013258.1_Gorgoderin...	99.797%	98.177%	97.773%	97.893%	97.934%	99.719%	94.652%	99.574%	98.742%	96.294%	93.847%	99.959%

18_Gorgoderia_cygnoides_18S

	16_Gorgoder...	18_Gorgoder...	20_Gorgoder...	AJ287518.1_...	MH285258...	MW521822...	MW605168...	OL413037.1...
16_Gorgoderina_sp_18S		99.785%	99.356%	99.248%	98.496%	0%	0%	0%
18_Gorgoderia_cygnoides...	99.785%		99.684%	99.579%	98.842%	0%	0%	0%
20_Gorgoderia_sp_18S	99.356%	99.684%		99.687%	98.956%	0%	0%	0%
AJ287518.1_Gorgoderia...	99.248%	99.579%	99.687%		97.884%	95.522%	100%	98.374%
MH285258.1_Gorgoderi...	98.496%	98.842%	98.956%	97.884%		88.172%	0%	96.452%
MW521822.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	95.522%	88.172%		69.627%	72.399%
MW605168.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	100%	0%	69.627%		95.417%
OL413037.1_Gorgoderin...	0%	0%	0%	98.374%	96.452%	72.399%	95.417%	

20_Gorgodera_sp_28S

	16_Gorgod...	18_Gorgod...	20_Gorgod...	AF151938.1...	AY222264.1...	HQ325007.1...	MH277507...	MW616448...	OL413045.1...	ON622715.1...	OP966658.1...	PQ013246.1...	PQ013258.1...
16_Gorgoderina_sp_28S		98.341%	97.965%	97.907%	97.962%	99.775%	93.988%	99.635%	99.074%	95.208%	94.052%	99.845%	99.797%
18_Gorgodera_cygnoides...	98.341%		98.505%	99.436%	99.451%	97.750%	94.143%	97.929%	97.328%	95.882%	94.187%	98.221%	98.177%
20_Gorgodera_sp_28S	97.965%	98.505%		98.150%	98.150%	99.775%	97.416%	97.202%	96.711%	94.620%	94.340%	97.912%	97.773%
AF151938.1_Gorgodera...	97.907%	99.436%	98.150%		99.758%	97.300%	94.722%	97.564%	96.963%	97.235%	93.969%	97.907%	97.893%
AY222264.1_Gorgodera...	97.962%	99.451%	98.199%	99.758%		97.413%	94.379%	97.808%	97.143%	97.377%	94.023%	97.945%	97.934%
HQ325007.1_Gorgoderin...	99.775%	97.750%	97.416%	97.300%	97.413%		94.319%	99.802%	98.249%	97.075%	93.939%	99.775%	99.719%
MH277507.1_Gorgoderi...	93.988%	94.143%	93.760%	94.722%	94.379%	94.319%		92.935%	91.985%	92.213%	92.544%	94.255%	94.652%
MW616448.1_Gorgoderi...	99.635%	97.929%	97.202%	97.564%	97.808%	99.802%	92.935%		99.270%	94.798%	91.859%	99.635%	99.574%
OL413045.1_Gorgoderin...	99.074%	97.328%	96.711%	96.963%	97.143%	98.249%	91.985%	99.270%		93.836%	91.510%	98.579%	98.742%
ON622715.1_Gorgodera...	95.208%	95.882%	94.620%	97.235%	97.377%	97.075%	92.213%	94.798%	93.836%		90.832%	96.350%	96.294%
OP966658.1_Gorgoderin...	94.052%	94.187%	94.340%	93.969%	94.023%	93.939%	92.544%	91.859%	91.510%	90.832%		93.888%	93.847%
PQ013246.1_Gorgoderin...	99.845%	98.221%	97.912%	97.907%	97.945%	99.775%	94.255%	99.635%	98.579%	96.350%	93.888%		99.959%
PQ013258.1_Gorgoderin...	99.797%	98.177%	97.773%	97.893%	97.934%	99.719%	94.652%	99.574%	98.742%	96.294%	93.847%	99.959%	

20_Gorgodera_sp_18S

	16_Gorgod...	18_Gorgod...	20_Gorgodera_sp_18S	8.1_...	MH285258...	MW521822....	MW605168....	OL413037.1...
16_Gorgoderidae_18S		99.785%	99.356%	99.248%	98.496%	0%	0%	0%
18_Gorgodera_cygnoides...	99.785%		99.684%	99.579%	98.842%	0%	0%	0%
20_Gorgodera_sp_18S	99.356%	99.684%		99.687%	98.956%	0%	0%	0%
AJ287518.1_Gorgodera_s...	99.248%	99.579%	99.687%		97.884%	95.522%	100%	98.374%
MH285258.1_Gorgoderi...	98.496%	98.842%	98.956%	97.884%		88.172%	0%	96.452%
MW521822.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	95.522%	88.172%		69.627%	72.399%
MW605168.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	100%	0%	69.627%		95.417%
OL413037.1_Gorgoderin...	0%	0%	0%	98.374%	96.452%	72.399%	95.417%	

16_Gorgoderina vitelliloba 28S

	16_Gorgod...	18_Gorgod...	20_Gorgod...	AF151938.1...	AY222264.1...	HQ325007.1...	MH277507...	MW616448...	OL413045.1...	ON622715.1...	OP966658.1...	PQ013246.1...	PQ013258.1...
16_Gorgoderidae_28S		98.341%	97.965%	97.907%	97.962%	99.775%	93.988%	99.635%	99.074%	95.208%	94.052%	99.845%	99.797%
18_Gorgodera_cygnoides...	98.341%		98.505%	99.436%	99.451%	97.750%	94.143%	97.929%	97.328%	95.882%	94.187%	98.221%	98.177%
20_Gorgodera_sp_28S	97.965%	98.505%		98.150%	98.150%	99.775%	97.416%	97.202%	96.711%	94.620%	94.340%	97.912%	97.773%
AF151938.1_Gorgodera...	97.907%	99.436%	98.150%		99.758%	97.300%	94.722%	97.564%	96.963%	97.235%	93.969%	97.907%	97.893%
AY222264.1_Gorgodera...	97.962%	99.451%	98.199%	99.758%		97.413%	94.379%	97.808%	97.143%	97.377%	94.023%	97.945%	97.934%
HQ325007.1_Gorgoderin...	99.775%	97.750%	97.416%	97.300%	97.413%		94.319%	99.802%	98.249%	97.075%	93.939%	99.775%	99.719%
MH277507.1_Gorgoderi...	93.988%	94.143%	93.760%	94.722%	94.379%	94.319%		92.935%	91.985%	92.213%	92.544%	94.255%	94.652%
MW616448.1_Gorgoderi...	99.635%	97.929%	97.202%	97.564%	97.808%	99.802%	92.935%		99.270%	94.798%	91.859%	99.635%	99.574%
OL413045.1_Gorgoderin...	99.074%	97.328%	96.711%	96.963%	97.143%	98.249%	91.985%	99.270%		93.836%	91.510%	98.579%	98.742%
ON622715.1_Gorgodera...	95.208%	95.882%	94.620%	97.235%	97.377%	97.075%	92.213%	94.798%	93.836%		90.832%	96.350%	96.294%
OP966658.1_Gorgoderin...	94.052%	94.187%	94.340%	93.969%	94.023%	93.939%	92.544%	91.859%	91.510%	90.832%		93.888%	93.847%
PQ013246.1_Gorgoderin...	99.845%	98.221%	97.912%	97.907%	97.945%	99.775%	94.255%	99.635%	98.579%	96.350%	93.888%		99.959%
PQ013258.1_Gorgoderin...	99.797%	98.177%	97.773%	97.893%	97.934%	99.719%	94.652%	99.574%	98.742%	96.294%	93.847%	99.959%	

16_Gorgoderina_vitelliloba_18S

	16_Gorgod...	18_Gorgod...	20_Gorgod...	AJ287518.1...	MH285258....	MW521822....	MW605168....	OL413037.1...
16_Gorgoderidae_18S		99.785%	99.356%	99.248%	98.496%	0%	0%	0%
18_Gorgodera_cygnoides...	99.785%		99.684%	99.579%	98.842%	0%	0%	0%
20_Gorgodera_sp_18S	99.356%	99.684%		99.687%	98.956%	0%	0%	0%
AJ287518.1_Gorgodera_s...	99.248%	99.579%	99.687%		97.884%	95.522%	100%	98.374%
MH285258.1_Gorgoderi...	98.496%	98.842%	98.956%	97.884%		88.172%	0%	96.452%
MW521822.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	95.522%	88.172%		69.627%	72.399%
MW605168.1_Gorgoderi...	0%	0%	0%	100%	0%	69.627%		95.417%
OL413037.1_Gorgoderin...	0%	0%	0%	98.374%	96.452%	72.399%	95.417%	

16_Gorgoderina_vitelliloba_cox1

	16_Gorgod...	HQ325032.1...	MW617363...	MW692082...	OP965563.1...
16_Gorgoderidae_cox1		92.727%	90.769%	92.857%	81.875%
HQ325032.1_Gorgoderin...	92.727%		100%	92.262%	81.250%
MW617363.1_Gorgoderi...	90.769%	100%		92.857%	81.633%
MW692082.1_Gorgoderi...	92.857%	92.262%	92.857%		82.227%
OP965563.1_Gorgoderin...	81.875%	81.250%	81.633%	82.227%	

21_Codonocephalus_urniger_cox1

	21_Codono...	MN258113....	MN258114....
21_Codonocephalus_urn...		1	0
MN258113.1_Codonocep...	1		1
MN258114.1_Codonocep...	0	1	

27_Haematoloechus_variegatus_18S

Matrix: # Differences Decimal Places: 0 Style: Numbers Only										
19_Skrjabinoec...	27_Haemat...	718_Haema...	782_Skrjabin...	AB818360.1...	AJ287520.1...	KM538141.1...	OK303441.1...	MN969620...	AJ287575.1...	MW001125...
19_Skrjabinoec...	41	42	31	42	25	5	18	0	20	0
27_Haematoloec...	41	2	36	27	37	5	15	0	38	0
718_Haematoloec...	42	2	36	24	34	4	14	0	35	0
782_Skrjabinoec...	31	36	36	32	31	5	14	0	29	0
AB818360.1_Haematoloe...	42	27	24	32	50	13	21	0	52	0
AJ287520.1_Haematoloe...	25	37	34	31	50	0	24	20	26	4
KM538141.1_Haematolo...	5	5	4	5	13	0	8	0	5	0
OK303441.1_Haematoloe...	18	15	14	14	21	24	8	0	23	0
MN969620.1_Haematolo...	0	0	0	0	20	0	0	21	219	
AJ287575.1_Skrjabinoec...	20	38	35	29	52	26	5	23	21	5
MW001125.1_Skrjabinoec...	0	0	0	0	4	0	0	219	5	

782_Skrjabinoecus_sp_cox1

Matrix: # Differences Decimal Places: 0 Style: Numbers Only													
24_Haemat...	27_Haemat...	782_Skrjabin...	OP715854.1...	OP715855.1...	PQ675943.1...	PQ675873.1...	PQ675953.1...	OM490663...	HQ141682.1...	HQ141687.1...	AY672123.1...	OM490674...	AY672124.1...
24_Haematoloec...	0	43	3	3	0	0	0	8	3	3	1	7	2
27_Haematoloec...	0	70	11	11	6	6	6	16	13	11	11	15	11
782_Skrjabinoec...	43	70	198	190	206	206	209	183	181	180	208	183	
OP715854.1_Haematoloe...	3	11	198	0	64	64	65	63	49	46	73	68	72
OP715855.1_Haematoloe...	3	11	190	0	60	60	61	62	49	46	73	68	72
PQ675943.1_Haematoloe...	0	6	206	64	60	1	2	46	56	50	53	41	54
PQ675873.1_Haematoloe...	0	6	206	64	60	1	1	46	56	50	53	41	54
PQ675953.1_Haematoloe...	0	6	206	65	61	2	1	47	55	51	52	42	53
OM490663.1_Haematolo...	8	16	209	63	62	46	47	56	54	40	49	42	
HQ141682.1_Haematolo...	3	13	183	49	49	56	55	56	27	66	64	65	
HQ141687.1_Haematolo...	3	11	181	46	46	50	51	54	27	65	60	67	
AY672123.1_Haematolo...	1	11	180	73	73	53	52	40	66	65	41	31	
OM490674.1_Haematolo...	7	15	208	68	68	41	41	42	49	64	41	44	
AY672124.1_Haematolo...	2	11	183	72	72	54	53	42	65	67	31	44	
OQ354200.1_Haematolo...	1	3	189	70	69	40	39	48	62	59	48	49	53
AY672125.1_Haematolo...	2	10	179	68	68	46	45	34	62	60	29	39	22

782_Skrjabinoecus_sp_18S

27_Haemat...	718_Haema...	782_Skrjabin...
27_Haematoloec...	99.790%	96.667%
718_Haematoloec...	99.790%	96.559%
782_Skrjabinoec...	96.667%	96.559%

27_Haemat...	718_Haema...	782_Skrjabin...	AJ287520.1...	KM538141.1...	AJ287575.1...
27_Haematoloec...	99.790%	96.340%	96.122%	96.599%	96.017%
718_Haematoloec...	99.790%	96.340%	96.425%	97.279%	96.320%
782_Skrjabinoec...	96.340%	96.340%	96.788%	96.711%	97.094%
AJ287520.1_Haematoloe...	96.122%	96.425%	96.788%	100%	98.337%
KM538141.1_Haematolo...	96.599%	97.279%	96.711%	100%	97.959%
AJ287575.1_Skrjabinoec...	96.017%	96.320%	97.094%	98.337%	97.959%

19_Skrjabinoecus_sp_18S

Matrix: % Identity Decimal Places: 1					
19_Skrjabinoec...	27_Haemat...	718_Haema...	782_Skrjabin...	AJ287520.1...	AJ287575.1...
19_Skrjabinoec...	95.847%	95.634%	96.778%	97.660%	98.190%
27_Haematoloec...	95.847%	99.790%	96.667%	96.122%	96.017%
718_Haematoloec...	95.634%	99.790%	96.559%	96.425%	96.320%
782_Skrjabinoec...	96.778%	96.667%	96.559%	96.677%	96.989%
AJ287520.1_Haematoloe...	97.660%	96.122%	96.425%	96.677%	98.337%
AJ287575.1_Skrjabinoec...	98.190%	96.017%	96.320%	96.989%	98.337%

22_Pleurogenoides_medians_18S

22_Pleurog...	AY222151.1...
22_Pleurogenoides_med...	99.573%
AY222151.1_Pleurogenoi...	99.573%

24_Haematoloechus_variegatus_cox1 + 27_Haematoloechus_variegatus_cox1

24_Haematoloechus_cox1	24_Haemat...	27_Haemat...
27_Haematoloechus_var...	100%	100%

Matrix:	% Identity	Decimal Places:	3	Style:	Numbers Only
---------	------------	-----------------	---	--------	--------------

24_Haematoloechus_cox1	24_Haemat...	27_Haemat...	OP715854.1...	OP715855.1...	PQ675943.1...	PQ675873.1...	PQ675953.1...	OM490663....	HQ141682.1...	HQ141687.1...	AY672123.1...	OM490674....	AY672124.1...	OQ354200....
24_Haematoloechus_cox1	100%	100%	57.143%	57.143%	0%	0%	0%	82.353%	57.143%	57.143%	85.714%	84.444%	71.429%	84.615%
27_Haematoloechus_var...			83.333%	83.333%	88.889%	88.889%	88.889%	84.545%	80.303%	83.333%	85.577%	83.333%	94.444%	
OP715854.1_Haematoloe...	57.143%	83.333%		100%	83.024%	83.024%	82.759%	83.421%	86.427%	87.258%	79.778%	81.600%	80.055%	81.627%
OP715855.1_Haematoloe...	57.143%	83.333%		100%	83.471%	83.471%	83.196%	83.467%	86.427%	87.258%	79.778%	81.600%	80.055%	81.600%
PQ675943.1_Haematoloe...	0%	88.889%	83.024%	83.471%		99.807%	99.807%	87.500%	83.954%	85.673%	84.814%	88.705%	84.527%	89.160%
PQ675873.1_Haematoloe...	0%	88.889%	83.024%	83.471%		99.807%	99.807%	87.500%	83.954%	85.673%	84.814%	88.705%	84.527%	89.160%
PQ675953.1_Haematoloe...	0%	88.889%	82.759%	83.196%	99.615%		99.807%	87.500%	83.954%	85.673%	84.814%	88.705%	84.527%	89.160%
OM490663.1_Haematoloe...	82.353%	84.545%	83.421%	83.467%	87.500%	87.500%	87.228%		84.488%	85.042%	88.920%	87.893%	88.366%	87.306%
HQ141682.1_Haematoloe...	57.143%	80.303%	86.427%	86.427%	83.954%	83.954%	84.241%	84.488%		92.521%	81.717%	81.994%	81.994%	82.825%
HQ141687.1_Haematoloe...	57.143%	83.333%	87.258%	87.258%	85.673%	85.673%	85.387%	85.042%	92.521%		81.994%	83.380%	81.440%	83.380%
AY672123.1_Haematoloe...	85.714%	83.333%	79.778%	79.778%	84.814%	84.814%	85.100%	88.920%	81.717%	81.994%		88.920%	91.413%	86.981%
OM490674.1_Haematoloe...	84.444%	85.577%	81.600%	81.600%	88.705%	88.705%	88.430%	87.893%	81.994%	83.380%	88.920%		88.089%	85.596%
AY672124.1_Haematoloe...	71.429%	83.333%	80.055%	80.055%	84.527%	84.527%	84.814%	88.366%	81.994%	81.440%	91.413%	88.089%		85.596%
OQ354200.1_Haematoloe...	84.615%	94.444%	81.627%	81.600%	89.160%	89.160%	89.431%	87.306%	82.825%	83.380%	86.877%	85.596%		
AY672125.1_Haematoloe...	71.429%	84.848%	81.163%	81.163%	86.819%	86.819%	87.106%	90.582%	82.825%	83.380%	91.967%	89.474%	93.906%	88.089%

AP2_Haematoloechus_variegatus_28S

Matrix:	% Identity	Decimal Places:	3	Style:	Numbers Only
---------	------------	-----------------	---	--------	--------------

AF151916.1_Haematoloe...	AF151916.1...	AF151934.1...	AF184251.1...	AF387797.1...	AF387798.1...	AF387799.1...	AF387800.1...	AF387801.1...	AP2_Haema...	AP3_Lung...	AY222279.1...	AY222280.1...
AF151916.1_Haematoloe...		92.590%	98.323%	95.291%	94.657%	94.254%	95.447%	93.695%	99.754%	93.225%	93.561%	93.605%
AF151934.1_Haematoloe...	92.590%		92.743%	90.757%	91.315%	91.148%	92.019%	95.923%	92.383%	91.695%	95.444%	95.757%
AF184251.1_Haematoloe...	98.323%	92.743%		96.166%	95.451%	94.888%	96.243%	94.089%	98.358%	93.391%	93.930%	93.920%
AF387797.1_Haematoloe...	95.291%	90.757%	96.166%		93.700%	93.376%	94.329%	92.259%	95.242%	91.338%	92.099%	92.166%
AF387798.1_Haematoloe...	94.657%	91.315%	95.451%	93.700%		98.802%	97.843%	92.259%	94.590%	91.859%	92.259%	92.086%
AF387799.1_Haematoloe...	94.254%	91.148%	94.888%	93.376%	98.802%		97.202%	92.093%	94.176%	91.595%	92.093%	91.920%
AF387800.1_Haematoloe...	95.447%	92.019%	96.243%	94.329%	97.843%	97.202%		93.285%	95.484%	92.704%	93.285%	93.114%
AF387801.1_Haematoloe...	93.695%	95.923%	94.089%	92.259%	92.093%	92.093%	93.285%		93.519%	92.710%	97.118%	99.840%
AP2_Haematoloechus_v...	99.754%	92.383%	98.358%	95.242%	94.590%	94.176%	95.484%	93.519%		93.305%	93.519%	93.437%
AP3_Lung_trematode_28S	93.225%	91.695%	93.391%	91.338%	91.859%	91.595%	92.704%	92.710%	93.305%		92.710%	92.539%
AY222279.1_Skrjabinoce...	93.561%	95.444%	93.930%	92.099%	92.259%	92.093%	93.285%	97.118%	93.519%	92.710%		96.960%
AY222280.1_Haematoloe...	93.605%	95.757%	93.920%	92.166%	92.086%	91.920%	93.114%	99.840%	93.437%	92.539%	96.960%	

23_Diplodiscus_subclavatus_18S + 712.2_Diplodiscus_subclavatus_18S

23_Diplodiscus_subclav...	23_Diplodis...	712.2_Diplo...	AJ287502.1...
712.2_Diplodiscus_subcl...	3		5
AJ287502.1_Diplodiscus...	2	5	

29_Pleurogenes_claviger_18S

29_Pleurogenes_claviger...	29_Pleurog...	AY222152.1...	PV069323.1...
AY222152.1_Pleurogenes...	99.679%		100%
PV069323.1_Pleurogenes...	100%	100%	

AP29_Pleurogenoides_medians_18S+AP30_Pleurogenoides_medians_18S+P32_Pleurogenoides_medians_18S

22_Pleurogenoides_med...	22_Pleurog...	AP29_Pleu...	AP30_Pleu...	AP32_Pleu...	AY222151.1...
AP29_Pleurogenoides_m...	99.878%		99.878%	99.870%	100%
AP30_Pleurogenoides_m...	100%	99.878%		100%	99.880%
AP32_Pleurogenoides_m...	100%	99.870%	100%		99.870%
AY222151.1_Pleurogenoi...	99.465%	100%	99.880%	99.870%	

AP21_Pleurogenoides_medians_28S

	AF433670.1_...	AP21_Pleur...
AF433670.1_Pleurogenoi...		99.837%
AP21_Pleurogenoides_m...	99.837%	

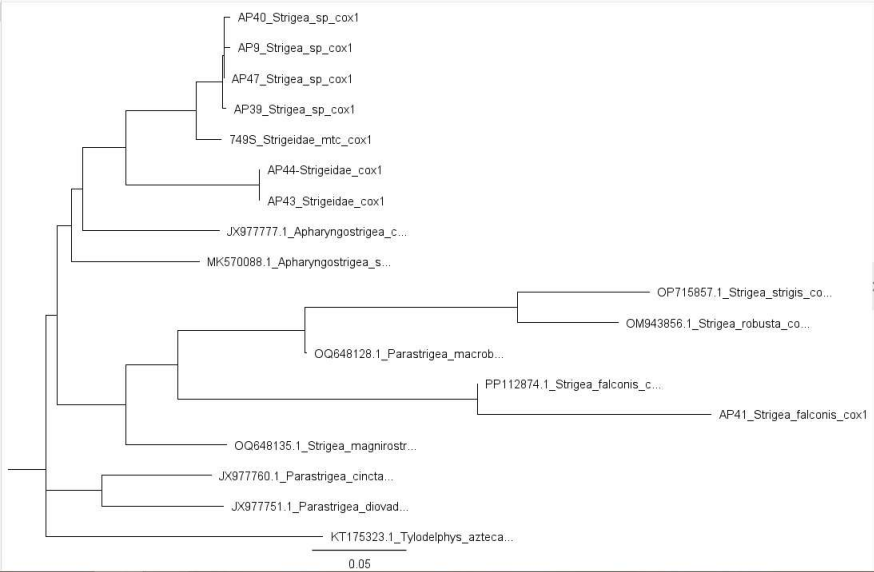
AP28_Prostotocus_confusus_18S

	08_Prostoto...	26_Prostoto...	AP28_Proso...
08_Prostotocus_confusu...		99.466%	100%
26_Prostotocus_confusu...	99.466%		100%
AP28_Prostotocus_confu...	100%	100%	

AP0_Brandesia_turgida_28S

	AP0_Brand...	AY220622.1_...	MT260148.1...
AP0_Brandesia_turgida...		99.917%	100%
AY220622.1_Brandesia_t...	99.917%		99.920%
MT260148.1_Brandesia_t...	100%	99.920%	

AP41_Strigea_falconis_cox1



AP43_Strigeidae_1_cox1+AP44-Strigeidae_1_cox1

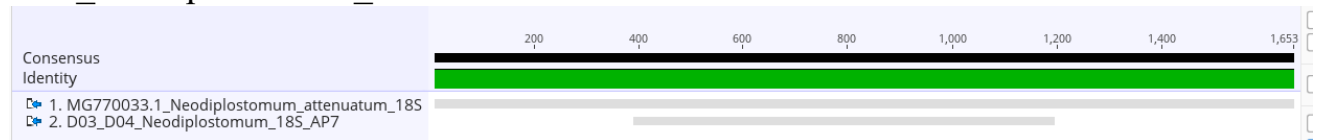
	Matrix: % Identity		Decimal Places: 3		Style: Numbers Only									
	128....	OP715857.1...	OM943856....	MK570088.1...	JX977777.1...	JX977760.1...	JX977751.1...	AP47_Strigea...	AP44-Strigeidae_cox1 trige...	AP40_Strigea...	AP39_Strigea...	AP9_Strigea...	749S_Strigei...	
PP112874.1_Strigea_falco...	12%	82.095%	77.885%	81.216%	83.262%	80.472%	82.618%	81.862%	82.222%	82.222%	82.222%	82.436%	81.538%	82.853%
OQ648135.1_Strigea_ma...	18%	83.390%	80.712%	82.913%	84.533%	82.667%	83.733%	82.725%	82.778%	82.778%	83.056%	82.651%	82.308%	82.867%
OQ648128.1_Parastrigea...		85.085%	84.273%	81.921%	81.989%	79.625%	81.452%	81.127%	81.513%	81.513%	81.285%	81.068%	80.620%	82.777%
OP715857.1_Strigea_stri...	15%		88.814%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	89.189%
OM943856.1_Strigea_rob...	13%	88.814%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	0%	89.231%
MK570088.1_Apharyngo...	11%	0%	0%		86.712%	84.719%	85.135%	86.981%	85.382%	85.382%	87.205%	86.849%	86.322%	85.895%
JX977777.1_Apharyngo...	19%	0%	0%	86.712%		85.745%	85.498%	87.071%	85.266%	85.266%	86.667%	86.945%	87.032%	87.446%
JX977760.1_Parastrigea_c...	15%	0%	0%	84.719%	85.745%		88.985%	84.474%	81.875%	81.875%	83.758%	84.375%	83.046%	84.665%
JX977751.1_Parastrigea...	12%	0%	0%	85.135%	85.498%	88.985%		83.641%	81.191%	81.191%	83.175%	83.551%	82.709%	84.199%
AP47_Strigea_sp_cox1	17%	0%	0%	86.981%	87.071%	84.474%	83.641%		89.014%	89.014%	99.430%	99.759%	99.739%	97.349%
AP44-Strigeidae_cox1	3%	0%	0%	85.382%	85.266%	81.875%	81.191%	89.014%		100%	88.352%	88.764%	88.764%	88.764%
AP43-Strigeidae_cox1	3%	0%	0%	85.382%	85.266%	81.875%	81.191%	89.014%	100%		88.352%	88.764%	88.764%	88.764%
AP40_Strigea_sp_cox1	15%	0%	0%	87.205%	86.667%	83.758%	83.175%	99.430%	88.352%	88.352%		99.155%	99.153%	96.639%
AP39_Strigea_sp_cox1	18%	0%	0%	86.849%	86.945%	84.375%	83.551%	99.759%	88.764%	88.764%	99.155%		99.482%	97.163%
AP9_Strigea_sp_cox1	10%	0%	0%	86.322%	87.032%	83.046%	82.709%	99.739%	88.764%	88.764%	99.153%	99.482%		96.891%
749S_Strigeidae_mtc_cox1	17%	89.189%	89.231%	85.895%	87.446%	84.665%	84.199%	97.349%	88.764%	88.764%	96.639%	97.163%	96.891%	

AP43_Strigeidae_1_18S +AP44_Strigeidae_1_18S

	MF398361.1...	F01_F02_Stri...	E11_E12_Stri...	E09_E10_Stri...	E07_E08_Stri...	E05_E06_Stri...	D01_D02_St...
MF398361.1_Strigea_sp...		99.405%	99.353%	99.420%	98.639%	98.592%	99.485%
F01_F02_Strigeidae_1_18...	99.405%		100%	98.975%	98.214%	98.214%	100%
E11_E12_Strigeidae_1_18...	99.353%	100%		99.029%	98.207%	98.058%	100%
E09_E10_Strigeidae_18S A...	99.420%	98.975%	99.029%		98.876%	98.551%	99.130%
E07_E08_Strigeidae_18S A...	98.639%	98.214%	98.207%	98.876%		100%	98.381%
E05_E06_Strigeidae_18S A...	98.592%	98.214%	98.058%	98.551%	100%		98.454%
D01_D02_Strigea_sp_18S ...	99.485%	100%	100%	99.130%	98.381%	98.454%	

	D01_D02_St...	E05_E06_Stri...	E07_E08_Stri...	E09_E10_Stri...	E11_E12_Stri...	F01_F02_Stri...	MF628075.1...	MF628074.1...	MF628073.1...	MF628071.1...	MF628070.1...	MF537201.1...	MF398365.1...	MF398364.1...	M...
D01_D02_Strigea_sp_18S ...		98.454%	98.381%	99.130%	100%	100%	96.763%	100%	96.403%	97.122%	98.201%	97.842%	98.454%	96.522%	
E05_E06_Strigeidae_18S A...	98.454%		100%	98.551%	98.058%	98.214%	97.059%	97.386%	96.732%	97.386%	98.366%	99.346%	98.592%	97.051%	
E09_E10_Strigeidae_18S A...	98.381%	100%		98.876%	98.207%	98.214%	97.097%	97.419%	96.774%	97.419%	98.387%	99.355%	98.469%	97.082%	
E11_E12_Strigeidae_18S A...	99.130%	98.551%	98.876%		99.029%	98.975%	96.094%	98.047%	95.703%	96.484%	100%	98.828%	98.406%	97.214%	
F01_F02_Strigea_18S AP43	100%	98.058%	98.207%	99.029%		100%	95.982%	100%	95.536%	96.429%	97.768%	97.321%	98.058%	96.220%	
MF628075.1_Strigea_van...	96.763%	97.059%	97.097%	96.094%	95.982%	96.691%		98.561%	96.324%	97.059%	98.162%	97.794%	97.619%	96.460%	
MF628074.1_Strigea_stri...	100%	97.386%	97.419%	98.047%	100%	100%	98.561%		98.417%	97.986%	98.849%	98.849%	98.129%	98.129%	
MF628073.1_Strigea_sph...	96.403%	96.732%	96.774%	95.703%	95.536%	96.324%	99.568%	98.417%		98.129%	97.842%	98.417%	97.410%	97.122%	
MF628071.1_Parastrigea...	97.122%	97.386%	97.419%	96.484%	96.429%	97.059%	98.273%	97.986%	98.129%		97.410%	98.273%	97.266%	96.978%	
MF628070.1_Strigea_fal...	98.201%	98.366%	98.387%	100%	97.768%	98.162%	97.986%	98.849%	97.842%	97.410%		99.137%	97.986%	97.986%	
MF537201.1_Strigea_rob...	97.842%	99.346%	99.355%	98.828%	97.321%	97.794%	98.561%	98.849%	98.417%	98.273%	99.137%		98.417%	98.129%	
MF398365.1_Strigea_sp...	98.454%	98.592%	98.469%	98.876%	98.058%	97.619%	97.554%	98.129%	97.410%	97.266%	97.986%	98.417%		99.498%	
MF398364.1_Parastrigea...	96.522%	97.051%	97.082%	97.214%	96.220%	96.460%	97.266%	98.129%	97.122%	96.978%	97.986%	98.129%	99.498%		
AY245757.1_Apharyngos...	99.485%	98.592%	98.639%	99.420%	99.353%	99.405%	98.417%	99.568%	98.273%	97.842%	98.993%	98.700%	98.243%		
AY245756.1_Apharyngos...	98.456%	98.593%	98.639%	97.974%	98.061%	98.214%	98.417%	98.705%	98.273%	98.129%	98.129%	98.993%	97.616%		
7495_Strigeidae_mtc_18S	98.404%	98.709%	98.639%	98.406%	98.544%	98.214%	98.417%	98.705%	98.273%	98.129%	98.129%	98.993%	98.060%	97.616%	

AP7_Neodiplostomum_18S



AP35_Neodiplostomum_18S+AP36_Neodiplostomum_18S

	MG770033.1...	D11_D12_N...	D09_D10_N...	D03_D04_N...
MG770033.1_Neodiplost...		100%	99.771%	100%
D11_D12_Neodiplostom...	100%		100%	100%
D09_D10_Neodiplostom...	99.771%	100%		99.752%
D03_D04_Neodiplostom...	100%	100%	99.752%	

	D03_D04_Ne...	D09_D10_Ne...	D11_D12_Ne...	MK089351.1...	AY245764.1_...	AY245761.1_...
D03_D04_Neodiplostomu...		99.752%	100%	99.006%	97.143%	97.391%
D09_D10_Neodiplostomu...	99.752%		100%	98.856%	97.140%	97.368%
D11_D12_Neodiplostomu...	100%	100%		98.913%	96.875%	97.147%
MK089351.1_Neodiplost...	99.006%	98.856%	98.913%		97.823%	98.005%
AY245764.1_Diplostomu...	97.143%	97.140%	96.875%	97.823%		99.732%
AY245761.1_Diplostomu...	97.391%	97.368%	97.147%	98.005%	99.732%	

AP35_Neodiplostomum_cox1+AP36_Neodiplostomum_cox1

	G07_G08_N...	G09_G10_N...	OL770059.1...	OL770046.1...	OL770044.1...	PQ560803.1...	PP112874.1...	OQ648135...	OQ648128...	OP715857.1...	OM943856...	MK570088.1...	JX977777.1...	JX977760.1...	JX
G07_G08_Neodiplostom...		100%	87.593%	85.149%	86.946%	87.097%	81.863%	82.278%	79.337%	0%	0%	82.703%	81.186%	80.155%	
G09_G10_Neodiplostom...	100%		87.171%	82.951%	86.645%	86.842%	80.259%	79.935%	77.778%	0%	0%	81.724%	80.195%	76.948%	
OL770059.1_Neodiplost...	87.593%	87.171%		86.175%	88.132%	80.716%	82.249%	82.542%	84.068%	82.410%	81.212%	81.116%	79.828%		
OL770046.1_Neodiplost...	85.149%	82.951%	86.175%		84.650%	85.584%	82.140%	80.710%	81.969%	87.119%	81.687%	81.690%	80.942%	81.585%	
OL770044.1_Neodiplost...	86.946%	86.645%	88.132%	84.650%		85.492%	81.505%	81.657%	81.183%	81.017%	80.000%	81.690%	80.514%	80.728%	
PQ560803.1_Diplostomu...	87.097%	86.842%	85.547%	85.584%	85.492%		81.091%	82.205%	81.646%	79.798%	79.528%	80.804%	80.901%	80.043%	
PP112874.1_Strigea_fal...	81.863%	80.259%	80.716%	82.140%	81.505%	81.091%		89.324%	82.840%	82.712%	78.313%	81.250%	83.298%		
OQ648135.1_Strigea_ma...	82.278%	79.935%	82.249%	80.710%	81.657%	82.205%	89.324%		83.787%	83.390%	80.712%	82.961%	84.574%	82.713%	
OQ648128.1_Parastrigea...	79.337%	77.778%	82.542%	81.969%	81.183%	81.646%	82.840%	83.787%		85.085%	84.273%	81.180%	81.283%	79.625%	
OP715857.1_Strigea_stri...	0%	0%	84.068%	87.119%	81.017%	79.798%	82.712%	83.390%	85.085%		88.814%	0%	0%	0%	
OM943856.1_Strigea_rob...	0%	0%	82.410%	81.687%	80.000%	79.528%	78.313%	80.712%	84.273%	88.814%		0%	0%	0%	
MK570088.1_Apharyngos...	82.703%	81.724%	81.212%	81.690%	81.690%	80.804%	81.250%	82.961%	81.180%	0%	0%		86.712%	84.719%	
JX977777.1_Apharyngos...	81.186%	80.195%	81.116%	80.942%	80.514%	80.901%	83.298%	84.574%	81.283%	0%	0%	86.712%		85.745%	
JX977760.1_Parastrigea...	80.155%	76.948%	79.828%	81.585%	80.728%	80.043%	80.514%	82.713%	79.625%	0%	0%	84.719%	85.745%		
JX977751.1_Parastrigea...	80.412%	78.571%	82.013%	80.043%	80.514%	80.472%	82.655%	83.777%	80.749%	0%	0%	85.135%	85.498%	88.985%	
F09_F10_Strigea_cox1 AP8	81.618%	79.935%	78.464%	81.495%	80.187%	79.863%	98.805%	88.579%	81.566%	0%	0%	81.818%	83.298%	80.728%	
AP41_Strigea_falconis_c...	0%	0%	78.400%	80.435%	81.159%	0%	99.411%	94.737%	63.158%	80.000%	72.165%	0%	0%	0%	

Додаток 5.

Результати статистичного розрахунку міжвидових асоціацій гелмінтів за методом Хі-квадрат (χ^2). Вірогідні значення виділені жирним шрифтом.

Стовпці в таблиці «Вид1» та «Вид 2» містять інформацію про пари видів гелмінтів (скорочені видові назви), які тестували на наявність міжвидових асоціацій: *Opisthioglyphe ranae* («O-ran»), *Diplodiscus subclavatus* («D-sub»), *Icosiella neglecta* («I-neg»), *Prosotocus confusus* («P-con»), *Pleurogenes claviger* («P-cla»), *Pleurogenoides medians* («P-med»), *Cosmocerca ornata* («C-orn»), *Codonocephalus urniger* («C-urn») та *Acanthocephalus ranae* («A-ran»). Стовпець «Розмір вибірки» містить інформацію про розмір вибірки, яку використовували при аналізі міжвидових асоціацій (χ^2) для кожної досліджуваної пари видів гелмінтів. Стовпці « χ^2 », «*p*», «Monte Carlo *p*» містять результати розрахунку міжвидових асоціацій; стовпець «*p adj*» – скориговані *p*-значення за методом Холма. Стовпець «E(a)» містить очікувані значення спільного трапляння для кожної пари видів (нульова гіпотеза: види трапляються незалежно), які застосовували для порівняння зі спостережуваними значеннями (a), щоб визначити характер міжвидових асоціацій. Стовпець «Характер асоціації» включає **позитивну** асоціацію в парі видів (спостережуване трапляння вище за очікуване) – символ «+»; **негативну** асоціацію (спостережуване трапляння нижче за очікуване) – символ «-»; **відсутність асоціації** (*p*-значення (χ^2) > 0,05) – символ «н» (немає).

Вид 1	Вид 2	Хі-квадрат (χ^2) тест						
		Розмір вибірки	χ^2	<i>p</i>	Monte Carlo <i>p</i>	<i>p adj</i>	E(a)	Характер асоціації
O-ran	D-sub	193	0,41527	0,51931	0,5666	1		н
O-ran	I-neg	183	0,16868	0,68129	0,7133	1		н
O-ran	P-con	178	0,37476	0,54042	0,5661	1		н
O-ran	P-cla	178	0,28183	0,5955	0,6914	1		н

O-ran	P-med	184	0,61702	0,43216	0,4907	1		H
O-ran	C-orn	147	0,7683	0,38074	0,4123	1		H
O-ran	C-urn	108	0,52641	0,46812	0,5241	1		H
O-ran	A-ran	145	0,037683	0,84608	1	1		H
D-sub	I-neg	191	0,0041493	0,94864	1	1		H
D-sub	P-con	186	0,17234	0,67804	0,744	1		H
D-sub	P-cla	186	3,7382	0,053181	0,0599	1		H
D-sub	P-med	192	0,56623	0,45176	0,5305	1		H
D-sub	C-orn	155	0,55991	0,4543	0,4807	1		H
D-sub	C-urn	108	5,0353	0,024836	0,0312	0,769916	34,62963	–
D-sub	A-ran	145	1,6874	0,19394	0,2099	1		H
I-neg	P-con	176	5,198	0,022613	0,0316	0,723616	67,09091	+
I-neg	P-cla	186	2,5749	0,10857	0,1295	1		H
I-neg	P-med	182	14,606	0,00013247	0,0003	0,00463645	57,21978	+
I-neg	C-orn	145	7,5385	0,0060396	0,0086	0,2053464	36,8	–
I-neg	C-urn	98	0,49248	0,48282	0,5249	1		H
I-neg	A-ran	154	0,62528	0,42909	0,4649	1		H
P-con	P-cla	186	2,5247	0,11208	0,1387	1		H
P-con	P-med	177	4,8959	0,026921	0,0321	0,80763	48,76836	+
P-con	C-orn	140	0,0024627	0,96042	1	1		H
P-con	C-urn	108	0,13596	0,71233	0,8473	1		H
P-con	A-ran	145	0,77512	0,37864	0,4719	1		H
P-cla	P-med	177	17,278	0,000032288	0,0001	0,00116237	42,20339	+
P-cla	C-orn	140	0,0097864	0,9212	1	1		H
P-cla	C-urn	108	0,12172	0,72717	0,8458	1		H
P-cla	A-ran	145	1,2474	0,26404	0,2822	1		H
P-med	C-orn	146	0,16131	0,68795	0,7299	1		H
P-med	C-urn	99	1,0256	0,3112	0,402	1		H
P-med	A-ran	145	0,58682	0,44365	0,4684	1		H
C-orn	C-urn	78	2,7445	0,097587	0,1343	1		H
C-orn	A-ran	99	0,83517	0,36078	0,4895	1		H
C-urn	A-ran	99	5,8631	0,015461	0,0182	0,510213	12,08081	–

Додаток 6.

Результати статистичного розрахунку міжвидових асоціацій гельмінтів за чисельністю з використанням коефіцієнту кореляції Спірмена (r_s). Вірогідні значення виділені жирним шрифтом.

Стовпці в таблиці «Вид1» та «Вид 2» містять інформацію про пари видів гельмінтів (скорочені видові назви), які тестували на наявність міжвидових асоціацій за чисельністю: *Opisthioglyphe ranae* («O-ran»), *Diplodiscus subclavatus* («D-sub»), *Icosiella neglecta* («I-neg»), *Prosotocus confusus* («P-con»), *Pleurogenes claviger* («P-cla»), *Pleurogenoides medians* («P-med»), *Cosmocerca ornata* («C-orn»), *Codonocephalus urniger* («C-urn») та *Acanthocephalus ranae* («A-ran»). Стовбець «Розмір вибірки» містить інформацію про розмір вибірки, яку використовували при аналізі міжвидових асоціацій за чисельністю (r_s) для кожної досліджуваної пари видів гельмінтів. Стовпці « r_s » та « p » містять результати розрахунку кореляцій; стовпець « p adj» – скориговані p -значення за методом Холма. Стовпець «Характер асоціації» включає позитивну кореляцію за чисельністю в парі видів – символ «+»; негативну кореляцію за чисельністю в парі видів – символ «-»; відсутність кореляції (p -значення $(r_s) > 0,05$) – символ «н» (немає).

Вид 1	Вид 2	Коефіцієнт кореляції Спірмена (r_s)				
		Розмір вибірки	r_s	p	p adj	Характер асоціації
O-ran	D-sub	193	0,41527	0,51931	1	н
O-ran	I-neg	183	0,16868	0,68129	1	н
O-ran	P-con	178	0,37476	0,54042	1	н
O-ran	P-cla	178	0,28183	0,5955	1	н
O-ran	P-med	184	0,61702	0,43216	1	н
O-ran	C-orn	147	0,7683	0,38074	1	н
O-ran	C-urn	108	0,52641	0,46812	1	н
O-ran	A-ran	145	0,037683	0,84608	1	н

D-sub	I-neg	191	0,0041493	0,94864	1	H
D-sub	P-con	186	0,17234	0,67804	1	H
D-sub	P-cla	186	3,7382	0,053181	1	H
D-sub	P-med	192	0,56623	0,45176	1	H
D-sub	C-orn	155	0,55991	0,4543	1	H
D-sub	C-urn	108	5,0353	0,024836	0,769916	–
D-sub	A-ran	145	1,6874	0,19394	1	H
I-neg	P-con	176	5,198	0,022613	0,723616	+
I-neg	P-cla	186	2,5749	0,10857	1	H
I-neg	P-med	182	14,606	0,00013247	0,00463645	+
I-neg	C-orn	145	7,5385	0,0060396	0,2053464	–
I-neg	C-urn	98	0,49248	0,48282	1	H
I-neg	A-ran	154	0,62528	0,42909	1	H
P-con	P-cla	186	2,5247	0,11208	1	H
P-con	P-med	177	4,8959	0,026921	0,80763	+
P-con	C-orn	140	0,0024627	0,96042	1	H
P-con	C-urn	108	0,13596	0,71233	1	H
P-con	A-ran	145	0,77512	0,37864	1	H
P-cla	P-med	177	17,278	3,2288E-05	0,00116237	+
P-cla	C-orn	140	0,0097864	0,9212	1	H
P-cla	C-urn	108	0,12172	0,72717	1	H
P-cla	A-ran	145	1,2474	0,26404	1	H
P-med	C-orn	146	0,16131	0,68795	1	H
P-med	C-urn	99	1,0256	0,3112	1	H
P-med	A-ran	145	0,58682	0,44365	1	H
C-orn	C-urn	78	2,7445	0,097587	1	H
C-orn	A-ran	99	0,83517	0,36078	1	H
C-urn	A-ran	99	5,8631	0,015461	0,510213	–

Додаток 7.

Чернетка коду, використаного для побудови мережі співіснування («co-occurrence network») з робочими коментарями (*курсивом*) в програмному середовищі R:

```
library(cooccur)
library(visNetwork)
library(igraph)
library(magrittr)

# (1) ДАНІ (1 рядок це заголовки, 1 стовпець це назви рядків, сепаратор ; , не
# міняти назви видів)
Coinf <- read.csv("Coinf0.csv", header = TRUE, row.names = 1, sep = ";",
check.names = FALSE)

# транспонувати таблицю
Coinf <- t(Coinf)
Coinf <- as.data.frame(Coinf)

# всі значення числові
Coinf[] <- lapply(Coinf, function(x) as.numeric(x))

# замінити пропуски на 0
Coinf[is.na(Coinf)] <- 0

# матриця presence/absence data
Coinf[Coinf > 0] <- 1

# (2) CO-OCCURRENCE (по матриці presence/absence data, назви видів це
# підписи)
co <- cooccur(as.matrix(Coinf), spp_names = TRUE)

# таблицка з попарними асоціаціями
res <- co$results

# (3) NODES = види гельмінтів (це назви стовпців)
species <- colnames(Coinf)
```

вид це підпис на графіку

```
nodes <- data.frame( id = species, label = species, color = "#606482", shadow =
TRUE, stringsAsFactors = FALSE )
```

(4) EDGES = асоціації (від виду 1 в нарі до виду 2 в нарі)

```
edges <- data.frame( from = species[res$sp1], to = species[res$sp2],
```

*# p_gt grade than expected це позитивна асоціація, p_lt less than expected це
негативна асоціація*

```
color = ifelse(res$p_gt < 0.05, "#2E7D32", ifelse(res$p_lt < 0.05, "#2E7D32",
"#B0B2C1")),
```

не достовірна асоціація

```
dashes = (res$p_gt > 0.05 & res$p_lt > 0.05),
```

```
width = 1, stringsAsFactors = FALSE )
```

(5) МЕРЕЖА з вузлами і лініями

```
visNetwork(nodes, edges) %>%
```

відстані між вузлами показують силу асоціації

```
visIgraphLayout(layout = "layout_with_kk")
```

Додаток 8.

Параметри інвазії в досліджених компонентних угрупованнях гельмінтів *Pelophylax* spp. (*P. ridibundus*, *P. lessonae*, *P. esculentus*). Назва таблиці містить інформацію про видову приналежність хазяїв, місце збору хазяїв (у лапках), розмір вибірки хазяїв (у дужках). В колонці «EI, %» вказані значення екстенсивності інвазії (95% довірчі інтервали в дужках). В колонці «IP» вказані значення індексу рясності (95% довірчі інтервали в дужках). В колонці «II» вказані значення інтенсивності інвазії: середнє значення [медіана] (мінімум–максимум).

Додаток 8.1. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Біличі» (n=10).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranae</i>	70 (34,75–93,33)	3,9 (1,3–7,7)	5,6 [3,0] (1–14)
<i>C. urniger</i>	30 (6,67–65,24)	1,2 (0,2–3,4)	4 [3,0] (2–7)
<i>D. subclavatus</i>	60 (26,24–87,84)	1,8 (0,8–3,5)	3 [2,5] (1–7)
<i>G. cygnoides</i>	20 (2,52–55,61)	0,3 (0,0–0,8)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>H. asper</i>	10 (0,25–44,50)	0,2 (0,0–0,4)	2 [2,0] (2–2)
<i>H. variegatus</i>	10 (0,25–44,50)	0,3 (0,0–0,9)	3 [3,0] (3–3)
<i>I. neglecta</i>	30 (6,67–65,24)	0,4 (0,0–0,8)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>O. ranae</i>	80 (44,39–97,48)	7,7 (4,0–12,0)	9,6 [9,0] (2–19)
<i>P. claviger</i>	30 (6,67–65,24)	1,0 (0,0–2,0)	3,3 [4,0] (2–4)
<i>P. medians</i>	40 (12,15–73,76)	3,5 (0,2–12,7)	8,7 [1,5] (1–31)
<i>P. confusus</i>	80 (44,39–97,48)	9,3 (3,5–19,6)	11,6 [5,5] (2–39)
<i>S. similis</i>	40 (12,15–73,76)	0,7 (0,2–1,4)	1,7 [1,5] (1–3)

Додаток 8.2. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Трипілля» (n=16).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranae</i>	6,2 (0,2–30,2)	0,5 (0,0–1,5)	8,0 [8,0] (8–8)
<i>C. ornata</i>	43,7 (19,8–70,1)	1,9 (0,6–4,5)	4,3 [1,0] (1–13)

<i>C. urniger</i>	81,2 (54,4–96,0)	49,6 (16,6–115)	61,0 [6,0] (1–320)
<i>D. rastellus</i>	12,5 (1,6–38,3)	0,2 (0,0–0,6)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	37,5 (15,2–64,6)	0,6 (0,2–1,2)	1,5 [1] (1–4)
<i>G. varsoviensis</i>	6,2 (0,2–30,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>G. vitelliloba</i>	6,2 (0,2–30,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. asper</i>	6,2 (0,2–30,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	31,2 (11,0–58,7)	0,8 (0,2–1,6)	2,6 [3,0] (1–4)
<i>O. bialata</i>	6,2 (0,2–30,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	93,7 (69,8–99,8)	7,0 (4,2–13,8)	7,5 [4,0] (1–36)
<i>P. claviger</i>	56,2 (29,9–80,2)	2,0 (0,9–3,4)	3,5 [4,0] (1–7)
<i>P. confusus</i>	56,2 (29,9–80,2)	2,25 (1,1–4,4)	4,0 [3,0] (1–12)
<i>P. medians</i>	31,2 (11,0–58,7)	2,2 (0,5–6,3)	7,0 [4] (1–19)

Додаток 8.3. Гельмінти *P. lessonae* з вибірки «Лісники» (n=8).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranae</i>	37,5 (8,5–75,5)	0,9 (0,1–1,9)	2,3 [3,0] (1–3)
<i>B. turgida</i>	12,5 (0,3–52,7)	0,1 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. ornata</i>	25,0 (3,2–65,1)	0,9 (0,0–2,5)	3,5 [3,5] (2–5)
<i>D. subclavatus</i>	62,5 (24,5–91,5)	6,7 (2,0–13,2)	10,8 [12,0] (2–21)
<i>E. colubrimurorum</i>	12,5 (0,3–52,7)	0,1 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. asper</i>	25,0 (3,2–65,1)	0,4 (0,0–1,0)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>I. neglecta</i>	37,5 (8,5–75,5)	0,6 (0,1–1,5)	1,7 [1,0] (1–3)
<i>O. duboisi</i>	62,5 (24,5–91,5)	4,0 (1,4–6,4)	6,4 [6,0] (3–10)
<i>P. claviger</i>	62,5 (24,5–91,5)	2,3 (0,6–4,4)	3,6 [3,0] (1–8)
<i>P. cloacicola</i>	12,5 (0,3–52,7)	0,1 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>P. confusus</i>	87,5 (47,3–99,7)	4,7 (2,2–7,6)	5,4 [4,0] (1–11)
<i>P. medians</i>	100,0 (63,1–100,0)	16,2 (10,3–22,5)	16,2 [15,0] (5–30)
<i>P. monticelli</i>	37,5 (8,5–75,5)	5,2 (0,2–13,4)	14,0 [17,0] (2–23)

Додаток 8.4. Гельмінти *P. esculentus* з вибірки «Прип'ять-Стокід» (n=10).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>C. ornata</i>	60,0 (26,2–87,8)	2,9 (0,8–6,4)	4,8 [2,0] (1–12)
<i>C. urniger</i>	30,0 (6,7–65,2)	0,8 (0,1–2,6)	2,7 [1,0] (1–6)
<i>D. subclavatus</i>	30,0 (6,7–65,2)	1,7 (0,1–6,0)	5,7 [2,0] (1–14)
<i>H. asper</i>	60,0 (26,2–87,8)	1,0 (0,3–1,7)	1,7 [1,0] (1–3)
<i>H. variegatus</i>	20,0 (2,5–55,6)	2,9 (0,0–11,3)	14,5 [14,5] (1–28)
<i>I. neglecta</i>	80,0 (44,4–97,5)	2,3 (1,2–3,5)	2,9 [2,5] (1–6)
<i>O. ranæ</i>	50,0 (18,7–81,3)	3,8 (0,5–13,1)	7,6 [2,0] (1–31)
<i>P. claviger</i>	80,0 (44,4–97,5)	2,5 (1,1–5,6)	3,1 [1,5] (1–11)
<i>P. cloacicola</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>P. confusus</i>	70,0 (34,8–93,3)	13,4 (5,7–29,3)	19,1 [14,0] (1–57)
<i>P. medians</i>	60,0 (26,2–87,8)	3,7 (0,8–10,4)	6,2 [2,0] (1–23)
<i>S. similis</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)

Додаток 8.5. Гельмінти *Pelophylax* spp. з вибірки «Переброди+Сомине» (15 *P. esculentus*, 4 *P. lessonae*).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranæ</i>	36,8 (16,3–61,6)	0,9 (0,4–1,7)	2,6 [2,0] (1–4)
<i>B. turgida</i>	5,3 (0,1–26,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. ornata</i>	15,8 (3,4–39,6)	0,5 (0,1–1,7)	3,0 [1,0] (1–7)
<i>D. subclavatus</i>	47,4 (24,4–71,1)	0,6 (0,3–0,9)	1,3 [1,0] 1–2
<i>G. cygnoides</i>	21,1 (6,1–45,6)	0,4 (0,1–1,0)	2,0 [2,0] (1–3)
<i>G. pagenstecheri</i>	15,8 (3,4–39,6)	0,4 (0,1–1,1)	2,7 [3,0] (1–4)
<i>H. asper</i>	42,1 (20,3–66,5)	1,9 (0,8–4,1)	4,5 [3,0] (1–13)
<i>H. variegatus</i>	15,8 (3,4–39,6)	0,3 (0,1–0,7)	1,7 [1,0] (1–3)
<i>I. neglecta</i>	52,6 (28,9–75,6)	1,7 (0,8–3,4)	3,2 [3,0] (1–11)
<i>O. bialata</i>	89,5 (66,9–98,7)	4,1 (2,6–6,4)	4,6 [4,0] (1–14)
<i>P. claviger</i>	10,5 (1,3–33,1)	1,1 (0,0–4,2)	10,0 [10,0] (1–19)
<i>P. cloacicola</i>	10,5 (1,3–33,1)	0,2 (0,0–0,5)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>P. confusus</i>	26,3 (9,1–51,2)	1,4 (0,4–2,7)	5,2 [4,0] (3–8)

<i>P. monticelli</i>	5,3 (0,1–26,0)	0,1 (0,0–0,3)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>Strigea</i> spp.	36,8 (16,3–61,6)	3,4 (1,0–7,7)	9,1 [6,0] (1–26)

Додаток 8.6. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Вороневе» (n=20).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>A. ranae</i>	25,0 (8,7–49,1)	0,6 (0,1–2,0)	2,2 [1,0] (1–7)
<i>B. turgida</i>	5,0 (0,1–24,9)	0,2 (0,0–0,5)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>C. urniger</i>	15,0 (3,2–37,9)	3,7 (0,3–15,3)	24,7 [11,0] (5–58)
<i>D. subclavatus</i>	95,0 (75,1–99,9)	22,3 (15,8–31,4)	23,4 [18,0] (4–69)
<i>G. cygnoides</i>	15,0 (3,2–37,9)	0,8 (0,2–2,0)	5,0 [5,0] (3–7)
<i>H. asper</i>	10,0 (1,2–31,7)	0,3 (0,0–0,7)	2,5 [2,5] (2–3)
<i>H. variegatus</i>	45,0 (23,1–68,5)	1,1 (0,6–2,0)	2,4 [2,0] (1–6)
<i>I. neglecta</i>	90,0 (68,3–98,8)	4,1 (2,8–6,4)	4,6 [3,5] (1–14)
<i>O. bialata</i>	20,0 (5,7–43,7)	0,4 (0,1–0,9)	2,0 [2,0] (1–3)
<i>O. ranae</i>	100,0 (83,2–100,0)	59,7 (34,4–94,9)	59,7 [31,5] (3–239)
<i>P. claviger</i>	45,0 (23,1–68,5)	0,8 (0,4–1,6)	1,8 [1,0] (1–5)
<i>P. cloacicola</i>	10,0 (1,2–31,7)	0,3 (0,0–0,7)	2,5 [2,5] (2–3)
<i>P. confusus</i>	55,0 (31,5–76,9)	6,9 (3,1–11,9)	12,5 [11] (1–31)
<i>P. medians</i>	65,0 (40,8–84,6)	6,6 (2,4–23,8)	10,2 [4,0] (1–78)
<i>Rh. bufonis</i>	5,0 (0,1–24,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. similis</i>	5,0 (0,1–24,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)

Додаток 8.7. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Голосієве» (n=10).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>A. ranae</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,3 (0,0–0,8)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	60,0 (26,2–87,8)	1,6 (0,5–2,9)	2,7 [2,0] (1–5)
<i>H. asper</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,2 (0,0–0,6)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>I. neglecta</i>	90,0 (55,5–99,7)	8,8 (4,6–14,1)	9,8 [10] (1–24)
<i>O. ranae</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>P. claviger</i>	50,0 (18,7–81,3)	1,5 (0,4–4,4)	3,0 [1,0] (1–9)

<i>P. confusus</i>	40,0 (12,2–73,8)	4,5 (0,4–12,0)	11,3 [10,0] (1–24)
<i>P. medians</i>	50,0 (18,7–81,3)	2,0 (0,6–4,3)	4,0 [3,0] (1–9)

Додаток 8.8. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Тельбін» (n=24).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>C. ornata</i>	58,3 (36,6–77,9)	1,5 (0,8–2,6)	2,6 [1,0] (1–7)
<i>C. retusus</i>	12,5 (2,7–32,4)	0,2 (0,0–0,4)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	87,5 (67,6–97,3)	9,0 (6,3–12,5)	10,3 [9,0] (1–31)
<i>G. pagenstecheri</i>	20,8 (7,1–42,2)	0,3 (0,1–0,5)	1,2 [1,0] (1–2)
<i>H. asper</i>	4,2 (0,1–21,1)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	87,5 (67,6–97,3)	6,3 (4,3–8,4)	7,1 [6,0] (1–20)
<i>N. schneideri</i>	4,2 (0,1–21,1)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	50,0 (29,1–70,9)	2,2 (1,1–3,9)	4,4 [3,5] (1–11)
<i>P. claviger</i>	66,7 (44,7–84,4)	1,6 (1,0–2,2)	2,4 [2,5] (1–4)
<i>P. confusus</i>	79,2 (57,8–92,9)	29,6 (18,8–41,5)	37,4 [30,0] (2–88)
<i>P. medians</i>	70,8 (48,9–87,4)	4,8 (3,0–8,2)	6,8 [5,0] (1–26)
<i>S. contortus</i>	4,2 (0,1–21,1)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. similis</i>	41,7 (22,1–63,4)	1,5 (0,7–3,4)	3,7 [2,0] (1–13)
<i>S. spiralis</i>	4,2 (0,1–21,1)	0,4 (0,0–1,2)	10,0 [10,0] (10–10)

Додаток 8.9. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Василів» (n=15).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>C. ornata</i>	53,3 (26,6–78,7)	2,6 (1,1–5,0)	4,9 [4,0] (1–12)
<i>D. subclavatus</i>	100,0 (78,2–100,0)	5,7 (3,5–9,0)	5,7 [4,0] (1–18)
<i>H. variegatus</i>	33,3 (11,8–61,6)	1,5 (0,4–4,1)	4,6 [3,0] (1–12)
<i>I. neglecta</i>	33,3 (11,8–61,6)	0,6 (0,1–1,1)	1,8 [1,0] (1–3)
<i>O. ranae</i>	26,7 (7,8–55,1)	8,4 (0,3–40,5)	31,5 [2,5] (1–120)
<i>P. medians</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. similis</i>	13,3 (1,7–40,5)	0,3 (0,0–0,5)	2,0 [2,0] (2–2)

Додаток 8.10. Гельмінти *Pelophylax* spp. з вибірки «Пісочне» (1 *P. ridibundus*, 12 *P. esculentus*).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>C. commutata</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. ornata</i>	38,5 (13,9–68,4)	1,8 (0,7–3,3)	4,8 [5,0] (3–6)
<i>C. urniger</i>	7,7 (0,2–36,0)	2,8 (0,0–8,3)	36,0 [36,0] (36–36)
<i>D. subclavatus</i>	30,8 (9,1–61,4)	0,3 (0,1–0,5)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. asper</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	46,2 (19,2–74,9)	2,4 (0,9–4,5)	5,2 [5,0] (2–9)
<i>O. bialata</i>	15,4 (1,9–45,4)	0,2 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	53,8 (25,1–80,8)	3,0 (0,8–9,6)	5,6 [3,0] (1–24)
<i>P. claviger</i>	23,1 (5,0–53,8)	0,4 (0,1–0,8)	1,7 [2,0] (1–2)
<i>P. confusus</i>	23,1 (5,0–53,8)	1,5 (0,4–3,5)	6,7 [7,0] (5–8)
<i>P. medians</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>Strigea</i> spp.	7,7 (0,2–36,0)	0,2 (0,0–0,7)	3,0 [3,0] (3–3)

Додаток 8.11. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Піски» (n=10).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0](1–1)
<i>C. ornata</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,0 (0,4–4,6)	5,0 [4,0] (2–10)
<i>C. urniger</i>	100,0 (69,2–100,0)	46,5 (22,0–86,9)	46,5 [31,5] (3–164)
<i>D. subclavatus</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,0 (0,4–4,6)	5,0 [4,0] (2–10)
<i>I. neglecta</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	100,0 (69,2–100,0)	28,6 (19,1–35,8)	28,6 [34,5] (2–49)
<i>P. claviger</i>	50,0 (18,7–81,3)	1,4 (0,5–3,1)	2,8 [2,0] (1–6)
<i>P. confusus</i>	40,0 (12,2–73,8)	3,0 (0,3–10,5)	7,5 [2,5] (1–24)
<i>P. loossi</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0](1–1)
<i>P. medians</i>	100,0 (69,2–100,0)	13,0 (6,4–26,5)	13,0 [5,5] (1–51)
<i>P. monticelli</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,5 (0,7–5,1)	6,3 [6,0] (3–10)
<i>S. contortus</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,2 (0,0–0,6)	2,0 [2,0] (2–2)

<i>S. erinaceieuropaei</i>	30,0 (6,7–65,2)	0,3 (0,0–0,5)	1,0 [1,0](1–1)
----------------------------	-----------------	---------------	----------------

Додаток 8.12. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Білогородка» (n=15).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>A. ranae</i>	46,7 (21,3–73,4)	1,2 (0,5–2,5)	2,6 [2,0] (1–7)
<i>C. ornata</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,1 (0,0–0,4)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>C. retusus</i>	66,7 (38,4–88,2)	14,9 (6,8–25,5)	22,4 [17,5] (1–47)
<i>D. subclavatus</i>	93,3 (68,1–99,8)	3,8 (2,2–7,7)	4,1 [2,0] (1–20)
<i>G. cygnoides</i>	40,0 (16,3–67,7)	1,6 (0,5–3,4)	4,0 [3,0] (1–8)
<i>G. vitelliloba</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. asper</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,4 (0,0–1,2)	6,0 [6,0] (6–6)
<i>H. variegatus</i>	26,7 (7,8–55,1)	2,9 (0,5–12,9)	10,8 [5,5] (1–31)
<i>I. neglecta</i>	86,7 (59,5–98,3)	5,0 (3,1–7,5)	5,8 [4,0] (1–16)
<i>N. schneideri</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,5 (0,0–1,4)	7,0 [7,0] (7–7)
<i>O. ranae</i>	100,0 (78,2–100,0)	53,2 (30,0–100,0)	53,2 [25,0] (7–254)
<i>P. claviger</i>	80,0 (51,9–95,7)	8,5 (2,7–26,9)	10,7 [3,5] (1–79)
<i>P. confusus</i>	26,7 (7,8–55,1)	5,5 (0,2–17,1)	20,5 [16,0] (1–49)
<i>P. medians</i>	53,3 (26,6–78,7)	2,7 (1,3–5,4)	5,1 [4,5] (1–14)
<i>S. similis</i>	13,3 (1,7–40,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)

Додаток 8.13. Гельмінти *P. esculentus* з вибірки «Пирятин» (n=12).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>C. urniger</i>	8,3 (0,2–38,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>D. subclavatus</i>	75,0 (42,8–94,5)	3,4 (1,8–4,9)	4,6 [4,0] (1–9)
<i>H. asper</i>	8,3 (0,2–38,5)	0,2 (0,0–0,5)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>I. neglecta</i>	33,3 (9,9–65,1)	1,0 (0,2–3,1)	3,0 [1,5] (1–8)
<i>Neodiplostomum</i> spp.	25,0 (5,5–57,2)	2,8 (0,1–7,2)	11,3 [16,0] (1–17)
<i>O. ranae</i>	83,3 (51,6–97,9)	5,6 (3,0–11,0)	6,7 [5,5] (1–25)
<i>P. claviger</i>	91,7 (61,5–99,8)	6,3 (3,5–10,7)	6,8 [5,0] (1–22)
<i>P. cloacicola</i>	33,3 (9,9–65,1)	2,2 (0,4–8,3)	6,5 [3,5] (1–18)

<i>P. confusus</i>	66,7 (34,9–90,1)	4,3 (1,9–8,4)	6,5 [4,0] (1–18)
<i>P. medians</i>	100,0 (73,5–100,0)	3,6 (2,5–4,7)	3,6 [3,5] (1–7)
<i>P. monticelli</i>	50,0 (21,1–78,9)	4,3 (1,7–8,0)	8,5 [8,5] (3–17)

Додаток 8.14. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Малин» (n=10).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>A. ranae</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,2 (0,6–4,2)	5,5 [5,5] (4–7)
<i>B. turgida</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,2 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. ornata</i>	30,0 (6,7–65,2)	5,4 (0,2–20,2)	18,0 [8,0] (1–45)
<i>C. urniger</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,3 (0,0–0,8)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	80,0 (44,4–97,5)	6,2 (2,8–9,8)	7,8 [8,0] (1–15)
<i>I. neglecta</i>	90,0 (55,5–99,7)	13,3 (6,1–23,8)	14,8 [6,0] (2–42)
<i>O. bialata</i>	30,0 (6,7–65,2)	0,3 (0,0–0,5)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	70,0 (34,8–93,3)	14,6 (4,9–40,0)	20,9 [10,0] (3–80)
<i>P. claviger</i>	60,0 (26,2–87,8)	4,7 (1,6–9,1)	7,8 [8,0] (1–15)
<i>P. cloacicola</i>	50,0 (18,7–81,3)	1,4 (0,4–3,8)	2,8 [1,0] (1–8)
<i>P. confusus</i>	70,0 (34,8–93,3)	8,6 (3,0–19,1)	12,3 [5,0] (1–36)
<i>P. medians</i>	60,0 (26,2–87,8)	3,4 (0,8–10,7)	5,7 [2,5] (1–24)
<i>S. contortus</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,5 (0,0–1,3)	2,5 [2,5] (2–3)

Додаток 8.15. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Богданівка» (n=13).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	П
<i>C. ornata</i>	46,2 (19,2–74,9)	0,6 (0,2–1,0)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>C. urniger</i>	30,8 (9,1–61,4)	37,8 (2,0–113,0)	123,0 [91,0] (5–305)
<i>D. subclavatus</i>	84,6 (54,6–98,1)	3,9 (2,2–8,4)	4,6 [4,0] (1–21)
<i>G. cygnoides</i>	15,4 (1,9–45,4)	0,2 (0,0–0,7)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>H. variegatus</i>	15,4 (1,9–45,4)	0,5 (0,0–1,6)	3,0 [3,0] (1–5)
<i>I. neglecta</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,2 (0,0–0,5)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>O. ranae</i>	69,2 (38,6–90,9)	3,7 (1,8–7,2)	5,3 [4,0] (1–17)
<i>P. claviger</i>	38,5 (13,9–68,4)	1,2 (0,2–2,8)	3,2 [1,0] (1–7)

<i>P. confusus</i>	15,4 (1,9–45,4)	2,2 (0,0–7,2)	14,0 [14,0] (6–22)
<i>P. medians</i>	84,6 (54,6–98,1)	4,3 (2,5–6,9)	5,1 [4,0] (1–13)
<i>P. monticelli</i>	23,1 (5,0–53,8)	0,5 (0,0–1,2)	2,0 [2,0] (1–3)
<i>Rh. bufonis</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. similis</i>	30,8 (9,1–61,4)	1,2 (0,4–2,5)	4,0 [5,0] (1–5)
<i>S. spiralis</i>	7,7 (0,2–36,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)

Додаток 8.16. Гельмінти *Pelophylax* spp. з вибірки «Сваловичі» (8 *P. ridibundus*, 2 *P. esculentus*).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>C. ornata</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,3 (0,0–0,8)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	60,0 (26,2–87,8)	2,4 (0,8–5,7)	4,0 [2,5] (1–11)
<i>H. asper</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,3 (0,6–7,0)	5,8 [3,5] (2–14)
<i>O. bialata</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,2 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,9 (0,0–2,7)	9,9 [9,0] (9–9)
<i>P. claviger</i>	90,0 (55,5–99,7)	8,8 (4,4–14,4)	9,8 [7,0] (1–23)
<i>P. cloacicola</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>P. confusus</i>	90,0 (55,5–99,7)	33,8 (16,8–56,3)	37,6 [29,0] (6–92)
<i>P. medians</i>	70,0 (34,8–93,3)	5,8 (2,7–9,9)	8,3 [5,0] (3–18)
<i>T. excavata</i>	60,0 (26,2–87,8)	3,8 (1,5–9,7)	6,3 [5,5] (1–18)

Додаток 8.17. Гельмінти *Pelophylax* spp. з вибірки «Смига» (6 *P. ridibundus*, 5 *P. esculentus*).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	63,6 (30,8–89,1)	0,8 (0,4–1,2)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>D. subclavatus</i>	54,5 (23,4–83,3)	4,1 (1,2–13,0)	7,5 [2,5] (1–28)
<i>E. colubrimurorum</i>	27,3 (6,0–61,0)	0,4 (0,0–0,8)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>G. varsoviensis</i>	9,1 (0,2–41,3)	0,2 (0,0–0,5)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>H. ovocaudatus</i>	9,1 (0,2–41,3)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)

<i>I. neglecta</i>	100,0 (71,5–100,0)	12,6 (9,1–17,0)	12,6 [11,0] (4–27)
<i>O. bialata</i>	18,2 (2,3–51,8)	0,9 (0,0–3,3)	5,0 [5,0] (2–8)
<i>O. ranae</i>	72,7 (39,0–94,0)	13,5 (5,3–31,2)	18,6 [11,5] (1–71)
<i>P. claviger</i>	100,0 (71,5–100,0)	7,5 (4,5–12,4)	7,5 [6,0] (1–22)
<i>P. cloacicola</i>	36,4 (10,9–69,2)	1,2 (0,3–2,2)	3,3 [3,5] (2–4)
<i>P. confusus</i>	100,0 (71,5–100,0)	25,7 (16,3–38,0)	25,7 [24,0] (1–66)
<i>P. medians</i>	63,6 (30,8–89,1)	6,2 (1,8–16,2)	9,7 [4,0] (1–37)
<i>P. monticelli</i>	9,1 (0,2–41,3)	2,5 (0,0–7,6)	28,0 [28,0] (28–28)
<i>S. similis</i>	18,2 (2,3–51,8)	0,3 (0,0–0,7)	1,5 [1,5] (1–2)

Додаток 8.18. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Тягле» (n=33).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranae</i>	12,1 (3,4–28,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. ornata</i>	9,1 (1,9–24,3)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. urniger</i>	72,7 (54,5–86,7)	26,9 (16,8–42,5)	37,0 [23,5] (1–169)
<i>D. subclavatus</i>	48,5 (30,8–66,5)	1,9 (1,0–3,8)	3,9 [2,0] (1–18)
<i>G. cygnoides</i>	3,0 (0,1–15,8)	0,1 (0,0–0,2)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>H. asper</i>	15,2 (5,1–31,9)	0,3 (0,1–0,7)	2,2 [3,0] (1–3)
<i>H. variegatus</i>	3,0 (0,1–15,8)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	84,8 (68,1–94,9)	6,2 (4,5–8,6)	7,3 [6,0] (1–24)
<i>N. schneideri</i>	6,1 (0,7–20,2)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	90,9 (75,7–98,1)	32,6 (20,6–53,3)	35,9 [16,0] (4–209)
<i>P. claviger</i>	24,2 (11,1–42,3)	0,6 (0,2–1,3)	2,4 [2,0] (1–6)
<i>P. confusus</i>	42,4 (25,5–60,8)	9,8 (4,6–18,7)	23,1 [11,5] (2–72)
<i>P. medians</i>	21,2 (9,0–38,9)	1,3 (0,2–3,5)	6,0 [1,0] (1–18)
<i>P. monticelli</i>	3,0 (0,1–15,8)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>T. excavata</i>	3,0 (0,1–15,8)	0,3 (0,0–0,8)	9,0 [9,0] (9–9)

Додаток 8.19. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Коростишів» (n=15).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
------------------	-------	----	----

<i>A. ranae</i>	73,3 (44,9–92,2)	2,9 (1,6–4,3)	4,0 [3,0] (1–8)
<i>C. ornata</i>	80,0 (51,9–95,7)	5,9 (2,8–14,6)	7,4 [3,0] (1–37)
<i>D. subclavatus</i>	60,0 (32,3–83,7)	2,5 (0,9–5,8)	4,1 [2,0] (1–16)
<i>G. cygnoides</i>	13,3 (1,7–40,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	53,3 (26,6–78,7)	4,4 (1,5–14,0)	8,3 [5,0] (1–38)
<i>N. schneideri</i>	20,0 (4,3–48,1)	0,9 (0,1–2,9)	4,3 [2,0] (1–10)
<i>O. ranae</i>	100,0 (78,2–100,0)	49,1 (27,9–85,6)	49,1 [29,0] (2–160)
<i>P. claviger</i>	46,7 (21,3–73,4)	0,9 (0,4–1,7)	2,0 [2,0] (1–4)
<i>P. confusus</i>	33,3 (11,8–61,6)	4,9 (1,1–16,9)	14,8 [8,0] (1–50)
<i>P. medians</i>	40,0 (16,3–67,7)	1 (0,3–2,3)	2,5 [1,5] (1–6)
<i>S. spiralis</i>	6,7 (0,2–31,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>T. excavata</i>	100,0 (78,2–100,0)	70,9 (42,4–116,0)	70,9 [33,0] (5–227)

Додаток 8.20. Гельмінти *Pelophylax* spp. з вибірки «Маяки» (11 *P. ridibundus*, 6 *P. esculentus*).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. urniger</i>	100,0 (80,5–100,0)	65 (43,2–98,4)	65,0 [44,0] (4–220)
<i>D. subclavatus</i>	82,4 (56,6–96,2)	1,9 (1,1–3,1)	2,4 [2,0] (1–7)
<i>E. colubrimurorum</i>	35,3 (14,2–61,7)	3,1 (0,5–11,6)	8,8 [1,5] (1–40)
<i>H. ovocaudatus</i>	52,9 (27,8–77,0)	2,3 (1,1–4,8)	4,3 [3,0] (1–13)
<i>H. variegatus</i>	17,6 (3,8–43,4)	0,5 (0,1–1,3)	3,0 [3,0] (2–4)
<i>I. neglecta</i>	29,4 (10,3–56,0)	1,1 (0,3–2,2)	3,6 [4,0] (1–6)
<i>Neodiplostomum</i> spp.	35,3 (14,2–61,7)	0,6 (0,2–1,4)	1,8 [1,0] (1–4)
<i>O. ranae</i>	82,4 (56,6–96,2)	10,7 (5,0–22,7)	13,0 [4,5] (1–56)
<i>P. claviger</i>	76,5 (50,1–93,2)	2,6 (1,5–4,8)	3,5 [2,0] (1–13)
<i>P. cloacicola</i>	29,4 (10,3–56,0)	0,5 (0,1–1,0)	1,8 [2,0] (1–3)
<i>P. confusus</i>	41,2 (18,4–67,1)	3,4 (1,4–7,3)	8,3 [7,0] (1–23)
<i>P. medians</i>	94,1 (71,3–99,9)	23,2 (8,5–63,8)	24,7 [4,5] (1–203)
<i>P. monticelli</i>	52,9 (27,8–77,0)	3,5 (1,7–6,5)	6,6 [5,0] (2–14)

<i>S. erinaceieuropaei</i>	11,8 (1,5–36,4)	0, (0,0–0,5)	1,5 [1,5] (1–2)
<i>S. spiralis</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,4)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>T. excavata</i>	76,5 (50,1–93,2)	46,1 (24,8–74,7)	60,3 [33,0] (2–164)

Додаток 8.21. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Ольжин острів» (n=20).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	П
<i>A. ranae</i>	60,0 (36,1–80,9)	1,15 (0,7–1,8)	1,9 [1,0] (1–4)
<i>C. ornata</i>	60,0 (36,1–80,9)	1,1 (0,7–2,0)	1,8 [1,5] (1–6)
<i>C. retusus</i>	30,0 (11,9–54,3)	1,4 (0,5–4,2)	4,7 [3,5] (1–14)
<i>C. urniger</i>	85,0 (62,1–96,8)	15,6 (9,5–25,7)	18,3 [12,0] (1–67)
<i>D. subclavatus</i>	60,0 (36,1–80,9)	1,3 (0,7–2,2)	2,2 [1,5] (1–5)
<i>H. asper</i>	30,0 (11,9–54,3)	1,8 (0,5–4,9)	6,0 [4,0] (1–16)
<i>H. variegatus</i>	5,0 (0,1–24,9)	0,05 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>I. neglecta</i>	20,0 (5,7–43,7)	1,1 (0,1–4,3)	5,3 [1,5] (1–17)
<i>O. ranae</i>	100,0 (83,2–100,0)	172,7 (49,2–636,0)	172,7 [37,5] (2–2326)
<i>P. claviger</i>	30,0 (11,9–54,3)	1,2 (0,4–3,5)	3,8 [2,0] (1–13)
<i>P. confusus</i>	65,0 (40,8–84,6)	9,3 (4,8–15,7)	14,2 [9,0] (1–42)
<i>P. medians</i>	50,0 (27,2–72,8)	1,2 (0,6–2,5)	2,3 [1,5] (1–9)
<i>S. spiralis</i>	5,0 (0,1–24,9)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>T. excavata</i>	90,0 (68,3–98,8)	52,7 (22,7–126,0)	58,6 [10,5] (1–435)

Додаток 8.22. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Ржиців» (n=21).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	П
<i>A. ranae</i>	28,6 (11,3–52,2)	0,7 (0,2–1,3)	2,3 [2,5] (1–4)
<i>C. ornata</i>	57,1 (34,0–78,2)	4,0 (2,3–6,1)	6,9 [6,5] (2–14)
<i>C. urniger</i>	9,5 (1,2–30,4)	25,1 (0,0–64,4)	264,0 [264,0] (232–296)
<i>D. subclavatus</i>	14,3 (3,0–36,3)	0,9 (0,0–2,9)	6,3 [7,0] (1–11)
<i>G. vitelliloba</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. variegatus</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)

<i>I. neglecta</i>	71,4 (47,8–88,7)	4,5 (2,7–7,5)	6,3 [4,0] (1–23)
<i>N. schneideri</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,2 (0,0–0,6)	4,0 [4,0] (4–4)
<i>O. bialata</i>	19 (5,4–41,9)	0,3 (0,1–0,8)	1,8 [1,5] (1–3)
<i>O. brevicaudatum</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,1 (0,0–0,4)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>O. ranae</i>	38,1 (18,1–61,6)	1,0 (0,4–2,1)	2,8 [2,0] (1–7)
<i>P. claviger</i>	28,6 (11,3–52,2)	0,9 (0,3–1,9)	3,0 [2,5] (1–7)
<i>P. confusus</i>	19,0 (5,4–41,9)	3,2 (0,5–11,2)	17,0 [12,0] (2–42)
<i>P. medians</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,1 (0,0–0,4)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>Rh. bufonis</i>	4,8 (0,1–23,8)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>T. excavata</i>	9,5 (1,2–30,4)	4,8 (0,0–21,9)	50,0 [50,0] (1–99)

Додаток 8.23. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Полтава» (n=10).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	30,0 (6,7–65,2)	0,4 (0,0–0,8)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>C. urniger</i>	10,0 (0,3–44,5)	4,3 (0,0–12,9)	43,0 [43,0] (43–43)
<i>D. subclavatus</i>	70,0 (34,8–93,3)	3,8 (1,6–6,7)	5,4 [6,0] (1–12)
<i>E. colubrimurorum</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>G. cygnoides</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. variegatus</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,9 (0,0–3,3)	4,5 [4,5] (1–8)
<i>I. neglecta</i>	50,0 (18,7–81,3)	3,8 (1,5–7,9)	7,6 [6,0] (4–16)
<i>O. duboisi</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	90,0 (55,5–99,7)	30,4 (15,0–61,3)	33,8 [20,0] (9–110)
<i>P. claviger</i>	50,0 (18,7–81,3)	0,8 (0,2–1,5)	1,6 [1,0] (1–3)
<i>P. cloacicola</i>	30,0 (6,7–65,2)	5,6 (0,1–23,7)	18,7 [1,0] (1–54)
<i>P. confusus</i>	40,0 (12,2–73,8)	3,4 (0,9–6,3)	8,5 [9,0] (5–11)
<i>P. medians</i>	90,0 (55,5–99,7)	50,7 (23,5–85,3)	56,3 [35,0] (2–141)
<i>P. monticelli</i>	60,0 (26,2–87,8)	7,9 (1,7–29,0)	13,2 [5,0] (1–57)
<i>S. contortus</i>	40,0 (12,2–73,8)	20,4 (0,3–87,9)	51,0 [1,5] (1–200)

Додаток 8.24. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Сиваш» (n=28).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>D. subclavatus</i>	42,9 (24,5–62,8)	0,8 (0,4–1,4)	1,8 [1,0] (1–6)
<i>H. variegatus</i>	3,6 (0,1–18,3)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	28,6 (13,2–48,7)	2,1 (0,5–7,6)	7,4 [2,5] (1–36)
<i>S. similis</i>	14,3 (4,0–32,7)	0,3 (0,1–0,9)	2,3 [2,0] (1–4)

Додаток 8.25. Гельмінти *P. esculentus* з вибірки «Бурлакова Балка» (n=11).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	36,4 (10,9–69,2)	1,5 (0,3–3,2)	4,0 [4,0] (1–7)
<i>C. urniger</i>	90,9 (58,7–99,8)	126,8 (50,8–355,0)	139,5 [69,0] (1–701)
<i>D. subclavatus</i>	90,9 (58,7–99,8)	5,2 (2,8–8,6)	5,7 [4,0] (1–17)
<i>H. ovocaudatus</i>	18,2 (2,3–51,8)	0,5 (0,0–1,2)	2,5 [2,5] (2–3)
<i>O. bialata</i>	9,1 (0,2–41,3)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>O. ranae</i>	72,7 (39,0–94,0)	11,5 (4,3–37,0)	15,9 [7,5] (1–75)
<i>P. claviger</i>	27,3 (6,0–61,0)	0,8 (0,2–1,7)	3,0 [3,0] (2–4)
<i>P. confusus</i>	9,1 (0,2–41,3)	5,2 (0,0–15,5)	57,0 [57,0] (57–57)
<i>P. medians</i>	63,6 (30,8–89,1)	27,5 (7,6–88,8)	43,1 [14,0] (4–190)
<i>P. monticelli</i>	18,2 (2,3–51,8)	0,2 (0,0–0,4)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. contortus</i>	9,1 (0,2–41,3)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. spiralis</i>	9,1 (0,2–41,3)	0,6 (0,0–1,9)	7,0 [7,0] (7–7)
<i>Strigea</i> spp.	36,4 (10,9–69,2)	4,9 (0,8–17,6)	13,5 [7,0] (3–37)
<i>T. excavata</i>	90,9 (58,7–99,8)	32,2 (13,3–62,5)	35,4 [15,0] (2–125)

Додаток 8.26. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Бурлакова Балка» (n=17).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	88,2 (63,6–98,5)	3,2 (2,2–4,5)	3,7 [3,0] (1–8)
<i>C. ornata</i>	11,8 (1,5–36,4)	0,1 (0,0–0,3)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>C. urniger</i>	94,1 (71,3–99,9)	377,7 (211,0–761,0)	401,3 [252,0] (9–2196)
<i>D. subclavatus</i>	94,1 (71,3–99,9)	9,5 (4,8–18,0)	10,1 [3,5] (1–51)
<i>E. colubrimurorum</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)

<i>H. asper</i>	47,1 (23,0–72,2)	1,6 (0,6–4,7)	3,5 [1,5] (1–15)
<i>H. ovocaudatus</i>	23,5 (6,8–49,9)	0,6 (0,1–1,5)	2,5 [2,5] (1–4)
<i>H. variegatus</i>	41,2 (18,4–67,1)	1,2 (0,5–2,8)	2,9 [2,1] (1–8)
<i>I. neglecta</i>	11,8 (1,5–36,4)	0,3 (0,0–1,1)	2,5 [2,5] (1–4)
<i>O. ranae</i>	82,4 (56,6–96,2)	36,6 (19,3–61,9)	44,4 [26,0] (1–133)
<i>P. claviger</i>	52,9 (27,8–77,0)	0,9 (0,5–1,6)	1,8 [1,0] (1–4)
<i>P. cloacicola</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>P. confusus</i>	88,2 (63,6–98,5)	14,9 (7,7–28,2)	16,9 [9,0] (1–59)
<i>P. loossi</i>	52,9 (27,8–77,0)	9,8 (1,1–44,1)	18,6 [3,0] (1–146)
<i>P. medians</i>	100,0 (80,5–100,0)	78,7 (45,5–130,0)	78,7 [44,0] (4–306)
<i>P. monticelli</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,2 (0,0–0,5)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>S. erinaceieuropaei</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>S. spiralis</i>	5,9 (0,1–28,7)	0,1 (0,0–0,4)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>Strigea</i> spp.	17,6 (3,8–43,4)	1,5 (0,3–4,5)	8,7 [6,0] (5–15)
<i>T. excavata</i>	100,0 (80,5–100,0)	238,9 (140,0–365,0)	238,9 [123,0] (4–710)

Додаток 8.27. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Підгородне» (n=10).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>C. ornata</i>	60,0 (26,2–87,8)	0,9 (0,4–1,8)	1,5 [1,0] (1–4)
<i>C. urniger</i>	100,0 (69,2–100,0)	439,5 (345,0–629,0)	439,5 [372,0] (240–976)
<i>D. subclavatus</i>	80,0 (44,4–97,5)	2,8 (1,4–6,1)	3,5 [2,5] (1–12)
<i>H. variegatus</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,4 (0,0–1,2)	4,0 [4,0] (4–4)
<i>I. neglecta</i>	90,0 (55,5–99,7)	3,6 (1,9–6,0)	4,0 [3,0] (1–11)
<i>N. schneideri</i>	10,0 (0,3–44,5)	0,2 (0,0–0,6)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>O. ranae</i>	100,0 (69,2–100,0)	34,4 (18,8–74,3)	34,4 [24,0] (3–141)
<i>P. confusus</i>	100,0 (69,2–100,0)	25,7 (16,0–36,0)	25,7 [25,5] (3–51)
<i>P. medians</i>	40,0 (12,2–73,8)	2,3 (0,5–6,5)	5,8 [4,0] (1–14)
<i>S. contortus</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,8 (0,0–2,9)	4,0 [4,0] (1–7)
<i>S. picae</i>	20,0 (2,5–55,6)	0,3 (0,0–0,8)	1,5 [1,5] (1–2)

Додаток 8.28. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Вилкове» (n=23).

Таксон гельмінта	ЕІ, %	ІР	ІІ
<i>A. ranae</i>	82,6 (61,2–95,0)	2,7 (1,9–4,9)	3,3 [2,0] (1–15)
<i>B. turgida</i>	4,3 (0,1–21,9)	0,2 (0,0–0,5)	4,0 [4,0] (4–4)
<i>C. ornata</i>	52,2 (30,6–73,2)	3,0 (1,5–5,9)	5,7 [4,0] (1–21)
<i>C. urniger</i>	13,0 (2,8–33,6)	1,7 (0,1–5,1)	13,3 [16,0] (3–21)
<i>D. subclavatus</i>	91,3 (72,0–98,9)	10,8 (7,3–16,7)	11,9 [10,0] (1–46)
<i>E. colubrimurorum</i>	4,3 (0,1–21,9)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
Echinostomatidae gen.sp.	8,7 (1,1–28,0)	2,8 (0,0–8,6)	32,5 [32,5] (21–44)
<i>G. varsoviensis</i>	8,7 (1,1–28,0)	0,1 (0,0–0,2)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. ovocaudatus</i>	39,1 (19,7–61,5)	3,0 (1,4–5,5)	7,8 [6,0] (1–18)
<i>H. variegatus</i>	26,1 (10,2–48,4)	1,0 (0,2–3,7)	3,7 [1,0] (1–16)
<i>I. neglecta</i>	26,1 (10,2–48,4)	0,3 (0,1–0,6)	1,3 [1,0] (1–2)
<i>N. schneideri</i>	4,3 (0,1–21,9)	0,1 (0,0–0,4)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>Neodiplostomum</i> spp.	13,0 (2,8–33,6)	7,9 (0,5–23,1)	60,3 [84,0] (12–85)
<i>O. duboisi</i>	91,3 (72,0–98,9)	11,6 (7,6–18,8)	12,7 [7,0] (1–53)
<i>O. ranae</i>	21,7 (7,5–43,7)	0,5 (0,1–1,2)	2,4 [2,0] (1–5)
<i>O. saphena</i>	78,3 (56,3–92,5)	8,8 (5,0–19,0)	11,2 [5,0] (1–62)
<i>P. claviger</i>	26,1 (10,2–48,4)	0,4 (0,1–0,8)	1,7 [1,5] (1–3)
<i>P. cloacicola</i>	26,1 (10,2–48,4)	2,7 (0,4–11,5)	10,3 [3,0] (1–47)
<i>P. confusus</i>	78,3 (56,3–92,5)	14,8 (9,0–24,1)	18,9 [10,5] (1–63)
<i>P. medians</i>	87,0 (66,4–97,2)	37,7 (25,6–54,4)	43,4 [35,5] (1–122)
<i>P. monticelli</i>	39,1 (19,7–61,5)	1,3 (0,6–2,6)	3,3 [3,0] (1–10)
<i>Rh. esculentarum</i>	4,3 (0,1–21,9)	0,1 (0,0–0,3)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>S. similis</i>	4,3 (0,1–21,9)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>Strigea</i> spp.	43,5 (23,2–65,5)	11,0 (4,0–29,6)	25,4 [5,5] (2–116)
<i>T. excavata</i>	69,6 (47,1–86,8)	28,3 (12,7–82,8)	40,6 [19,5] (1–276)

Додаток 8.29. Гельмінти *P. ridibundus* з вибірки «Березівка» (n=25).

Таксон гельмінта	EI, %	IP	II
<i>A. ranae</i>	4,0 (0,1–20,4)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>B. turgida</i>	4,0 (0,1–20,4)	0,1 (0,0–0,4)	3,0 [3,0] (3–3)
<i>C. ornata</i>	40,0 (21,1–61,3)	2,9 (1,3–5,4)	7,2 [5,0] (1–16)
<i>C. urniger</i>	92,0 (74,0–99,0)	28,3 (16,1–49,1)	30,7 [14,0] (1–152)
Cosmocercidae gen. sp.*	24,0 (9,4–45,1)	2,0 (0,5–6,0)	8,3 [4,0] (1–27)
<i>G. varsoviensis</i>	4,0 (0,1–20,4)	0,1 (0,0–0,2)	2,0 [2,0] (2–2)
<i>H. asper</i>	4,0 (0,1–20,4)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)
<i>H. variegatus</i>	28,0 (12,1–49,4)	0,8 (0,3–1,3)	2,7 [3,0] (1–4)
<i>I. neglecta</i>	32,0 (14,9–53,5)	0,6 (0,2–1,1)	1,9 [1,5] (1–4)
<i>N. schneideri</i>	24,0 (9,4–45,1)	2,2 (0,7–5,5)	9,2 [8,0] (1–23)
<i>Neodiplostomum</i> spp.	16,0 (4,5–36,1)	0,6 (0,1–2,5)	4,0 [1,5] (1–12)
<i>O. ranae</i>	96,0 (79,6–99,9)	30,0 (22,5–39,1)	31,3 [26,5] (1–88)
<i>P. claviger</i>	16,0 (4,5–36,1)	0,2 (0,0–0,6)	1,5 [1,0] (1–3)
<i>P. confusus</i>	40,0 (21,1–61,3)	2,6 (1,0–6,3)	6,6 [3,0] (1–26)
<i>P. medians</i>	92,0 (74,0–99,0)	12,2 (7,1–23,5)	13,3 [5,0] (1–80)
<i>Rh. esculentarum</i>	64,0 (42,5–82,0)	4,3 (2,0–11,3)	6,7 [3,5] (1–51)
<i>S. spiralis</i>	60,0 (38,7–78,9)	3,0 (1,5–6,0)	5,1 [3,0] (1–20)
<i>T. excavata</i>	4,0 (0,1–20,4)	0,0 (0,0–0,1)	1,0 [1,0] (1–1)

* – самки нематод *C. ornata* або *N. schneideri*, які не відрізняються морфологічно, а тому не були визначені до виду.