

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАЗАРИТОФАУНЫ ОСТРОМОРДОЙ  
ЛЯГУШКИ *Rana arvalis* В СРЕДОВЫХ ГРАДИЕНТАХ УРАЛА© 2022 г. А. В. Буракова<sup>а, \*</sup>, В. Л. Вершинин<sup>а, б, \*\*</sup>, С. Д. Вершинина<sup>а</sup><sup>а</sup>Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия<sup>б</sup>Уральский федеральный университет, кафедра биоразнообразия и биоэкологии, Екатеринбург, Россия

\*e-mail: annabios@list.ru

\*\*e-mail: vol\_de\_mar@list.ru

Поступила в редакцию 22.06.2021 г.

После доработки 07.12.2021 г.

Принята к публикации 08.12.2021 г.

Проанализированы паразитоценозы *Rana arvalis* Nilss., 1842 в градиентах природных и урбанистических ландшафтов Урала. Обнаружено 12 видов гельминтов (типы Platyhelminthes и Nematoda). Показано, что изменение соотношения паразитов разных таксонов обусловлено различиями в биологии групп паразитов и микробиотопическими особенностями местообитаний хозяев. Трансформация паразитоценозов в популяциях *R. arvalis* урбаноценоза Среднего Урала сопровождается обеднением видового состава паразитов и увеличением доли трематод. В период завершения метаморфоза *R. arvalis* расширяется видовой спектр макропаразитов различной локализации и появляются редкие виды гельминтов, что связано с расширением пищевого спектра амфибий. Таким образом, особенности видового богатства и структуры паразитарных сообществ остромордой лягушки во многом связаны с термо- и влагообеспеченностью и их соотношением в определенных биоценозах.

**Ключевые слова:** остромордая лягушка, паразиты, урбанизация, природный градиент, онтогенез

**DOI:** 10.31857/S0320965222040076

## ВВЕДЕНИЕ

Остромордая лягушка *Rana arvalis* Nilsson, 1842 — широкоареальный и экологически пластичный вид бесхвостых амфибий (Кузьмин, 1999). В пределах России паразитофауна этого вида описана в Калининградской (Голикова, 1960) и Вологодской (Радченко, Шабунов, 2008) областях. Наиболее полно гельминтофауна *R. arvalis* изучена на территории Среднего Поволжья (Чихляев и др., 2015; Chikhlyayev, Ruchin, 2021), Башкирии (Юмагулова, 2000; Зарипова и др., 2008; Зарипова и др., 2018), Западной Сибири (Куранова, 1988; Буракова, 2012; Жигилева, Кирина, 2015) и Новосибирской обл. (Золотаренко, Соусь, 1976), на территории Ханты-Мансийский автономный округ-Югра (Ибрагимова, Стариков, 2013; Ибрагимова, Наконечный, 2017) и Республики Бурятия (Щепина и др., 2009; Балданова и др., 2010).

Для Уральского региона имеются сведения по паразитоценозам городских агломераций г. Екатеринбург (Вершинин и др., 2017), Полярного Урала (Вершинин и др., 2018) и Южного Урала и Зауралья (Даниловский, 1997; Буракова, Верши-

нин, 2016). Поскольку Уральская горная страна имеет значительную протяженность с севера на юг (~2300 км), пересекает несколько ландшафтно-климатических зон и является естественной границей между Европой и Азией (Чикишев, 1966), изучение паразитоценозов *R. arvalis* на Урале представляется весьма важным.

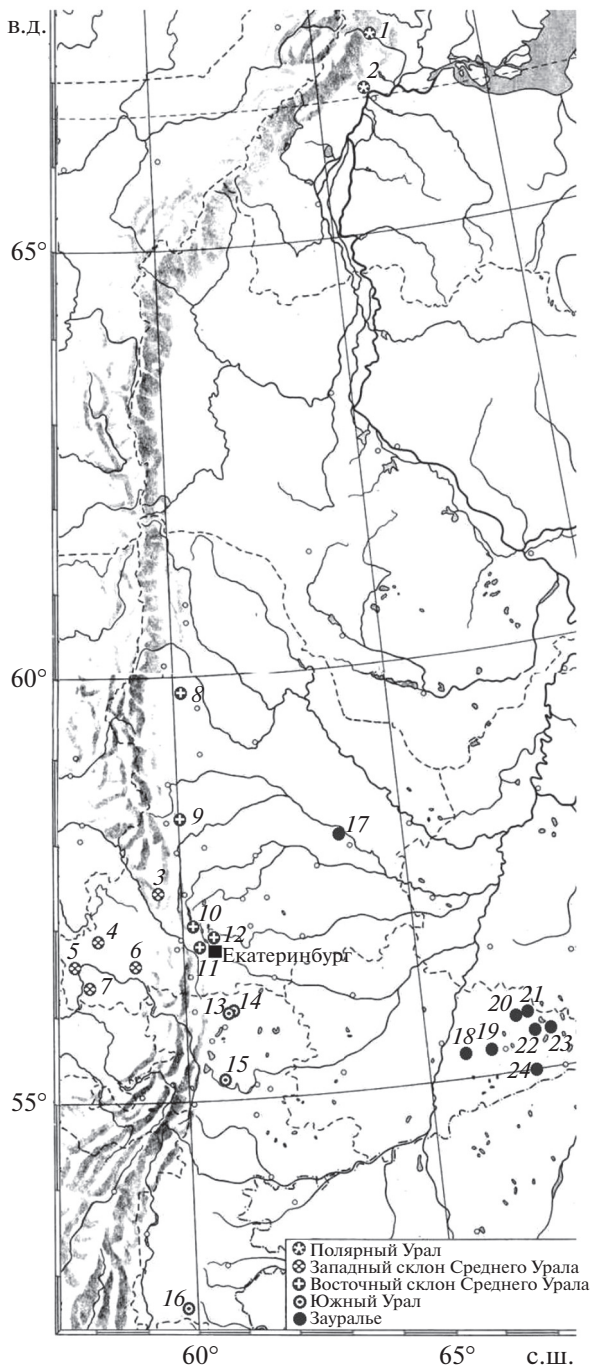
Цель работы — оценить изменения паразитокомплекса *R. arvalis* в средовых градиентах Урала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в 2010–2019 гг. на территориях горной части и поймы р. Обь Полярного Урала, западного и восточного (городские и природные территории) склонов Среднего Урала, Восточно-Южноуральской провинции Южного Урала и Зауралья (рис. 1).

Поскольку Урал в долготном направлении пересекает восемь физико-географических областей (Чикишев, 1966), климатические различия между его северными и южными территориями очень велики (табл. 1). Геохимическая особенность нерестовых водоемов лесостепной и степной зон Зауралья — высокая естественная минерализация (табл. 2).

**Сокращения:** ИО — индекс обилия, экз./особь хозяина; ЭИ — экстенсивность инвазии, %.



**Рис. 1.** Карта-схема мест сбора материала. 1 – урочище “Красный камень”, 2 – г. Лабитнанги, 3 – Висимский заповедник, 4 – пос. Вогулка, 5 – г. Красноурфимск, 6 – парк “Оленьи ручьи”, 7 – пос. Бугалыш, 8 – г. Красноурфимск, 9 – пос. Октябрьский, 10 – пос. Сагра, 11 – оз. Песчаное, 12 – г. Екатеринбург (обозначен черным квадратом), 13 – оз. Берданиш, 14 – пос. Метлино, 15 – пос. Байдашево, 16 – пос. Аркаим, 17 – г. Туринск, 18 – пос. Варгаши, 19 – оз. Камышное, 20 – пос. Сунгурово, 21 – оз. Куртан, 22 – пос. Кошелево, 23 – пос. Журавлевка, 24 – оз. Степное.

Изучение паразитоценозов в градиенте урбанизации проводили на примере г. Екатеринбург, расположенного на восточном склоне Среднего Урала (рис. 1). В пределах городской агломерации выделяли селитебную и лесопарковую зоны (Vershinin et al., 2015). В качестве контроля использовали загородные популяция *R. arvalis*. Наличие среднего градиента подтверждено данными гидрохимических анализов нерестовых водоемов, полученными в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета. Проанализированы различия паразитоценозов животных на 52–53-й стадиях развития и завершивших метаморфоз (54-я стадия) (Дабагян, Слепцова, 1975).

Изучено 2468 экз. остромордой лягушки: с территории Полярного Урала – 30, Среднего Урала – 1833 (из них в пределах городской агломерации – 1378, природных – 455, Южного Урала – 55, Зауралья – 550 экз.

Идентификацию паразитов проводили по стандартной методике (Ивашкин и др., 1971; Рыжиков и др., 1980; Судариков и др., 2002). Зараженность лягушек оценивали по ЭИ (%) и ИО (экз./особь хозяина) (Бреев, 1976). Для оценки значимости различий по ЭИ использован критерий  $\chi^2$  с поправкой Йетса, по ИО – дисперсионный анализ. Оценка структуры доминирования проводилась с использованием подхода А.А. Кириллова (Кириллов, 2011). Значения экстенсивности инвазии и индекс обилия, значимость различий вычисляли с помощью программного пакета Statistica for Windows 6.0).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

У *R. arvalis* на исследуемых территориях зарегистрировано 12 видов паразитов, относящихся к типам Platyhelminthes (6 видов) и Nematoda (6). Видовой состав, локализация и зараженность паразитами *R. arvalis* приведены в табл. 3, 4.

В зависимости от способа поступления и особенностей цикла развития, гельминтов разделяют на три экологические группы (Чихляев, Файзулин, 2016): 1) автогенные биогельминты – взрослые стадии (мариты) трематод, циркулирующие по трофическим связям (*Dolichosaccus rastellus*, *Opisthoglyphe ranae*, *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*); 2) аллогенные биогельминты – гельминты, активно (перкутанно) проникающие в организм амфибий из воды (*Echinoparyphium recurvatum*, *Holostephanus volgensis*); 3) автогенные геогельминты – половозрелые стадии нематод с прямым циклом развития, пассивно (перорально) заражающие хозяина при случайном контакте с инвазионными личинками на суше (*Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Neorailletnema praepuatile*, *Cosmocercoides pulcher*, *Rhabdias bufonis*) или в

**Таблица 1.** Климатические особенности физико-географических областей Урала

Регион	Климат	Годовая сумма осадков, мм	Средняя температура воздуха в июле, °С	Относительная влажность воздуха летом, %	Литературный источник
Полярный Урал	Арктический, холодный	650–800 в долинах рек	+10...+12	70–80	Кривцов, Водорезов, 2016
Средний Урал	Умеренно-континентальный	400–700	+16...+19	60–65	Чижишев, 1966; Дьяченко, 1997; Кривцов, Водорезов, 2016
Западный склон	Умеренно-континентальный	600–700			
Восточный склон	Значительно континентальнее и суше климата западной части склона	400–500			
Южный Урал	Континентальнее климата Среднего Урала	300–500	+18...+20, +22...+40 на крайнем юге	70–76	Чижишев, 1966; Мильков, Гвоздецкий, 1976; Дьяченко, 1997
Зауралье	Континентальный	300–400	+19...+21	30–59	Кувшинова, 1968; Дьяченко, 1997; Кривцов, Водорезов, 2016

**Таблица 2.** Средняя минерализация поверхностных вод и среднемесячная температура за период апрель–май

Регион	Показатель	
	минерализация, мг/дм <sup>3</sup>	температура, °С
Средний Урал		
западный склон	198.7 ± 102.6 (n = 4)	–
восточный склон	142.1 ± 24.9 (n = 68)	11.6 ± 0.31 (n = 223)
г. Екатеринбург		
лесопарковая зона	190.4 ± 18.9 (n = 117)	11.5 ± 0.21 (n = 504)
селитебные территории	419.6 ± 18.2 (n = 128)	13.7 ± 0.17 (n = 725)
Южный Урал	216.0 ± 118.6 (n = 3)	–
Зауралье	842.3 ± 118.6 (n = 3)	–

Примечание. Даны средние значения и их ошибки,  $n$  – количество проб, “–” – данные отсутствуют. Минерализация – значимо при  $F(5, 317) = 27.091$ ,  $p = 0.00001$ ; температура – значимо при  $F(2, 1449) = 39.601$ ,  $p = 0.0000$ .

воде (*Cosmocerca ornata*) (Кириллов, Кириллова, 2016; Кириллова, Кириллов, 2021), т.е. не циркулирующих по трофическим связям (рис. 2а).

Для *R. arvalis* изученных территорий Полярного Урала отмечена только нематода *Oswaldocruzia filiformis*. Для Среднего Урала выявлены нематоды *Aplectana acuminata* и *Neoraillietnema praeputiale*, не

обнаруженные в других регионах. Только для Зауралья отмечена нематода *Cosmocercoides pulcher*. За исключением Полярного Урала, повсеместно выявлены метацеркарии трематоды *Holostephanus volgensis*. Сравнительно небольшой объем сборов с территорий Полярного и Южного Урала не позволил провести исчерпывающий анализ структуры паразитоценозов данных регионов (рис. 2б).

Таблица 3. Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *Rana arvalis* в природных экосистемах Урала

Таксон	Полярный Урал (n = 30)	Средний Урал (n = 455)	Южный Урал (n = 55)	Зауралье (n = 550)	Локализация паразита
Тип Platyhelminthes Claus, 1887					
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	—	$\frac{28.35}{5.84^d}$	$\frac{29.09}{1.23}$	$\frac{51.09^{b,c}}{3.75}$	
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	—	$\frac{6.15}{0.22}$	$\frac{23.63^b}{1.05}$	$\frac{40.91^{b,c}}{2.19^b}$	Кишечник
<i>Opisthoglyphe ranae</i> (Frölich., 1791)	—	—	$\frac{3.63}{0.05}$	$\frac{1.27}{0.04}$	То же
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder., 1800)	—	$\frac{5.27}{0.14}$	$\frac{5.45}{0.05}$	$\frac{18.00^{b,c}}{0.60^{b,c}}$	Легкие
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	—	—	—	$\frac{2.55}{0.33}$	Почки
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	—	$\frac{17.36^{c,d}}{5.48^d}$	$\frac{1.81}{0.07}$	$\frac{0.73}{0.57}$	Полость тела
Тип Nematoda Cobb, 1932					
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{10}{0.43}$	$\frac{31.21^a}{1.35}$	$\frac{34.54^a}{2.03}$	$\frac{70.55^{a,b,c}}{7.54^{a,b,c}}$	—
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{10}{0.43}$	$\frac{20.88}{0.84}$	$\frac{27.27}{1.18}$	$\frac{63.64^{a,b,c}}{4.26^{a,b,c}}$	Кишечник
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin., 1845)	—	$\frac{14.06^{c,d}}{0.35^d}$	$\frac{1.81}{0.01}$	$\frac{0.91}{0.05}$	То же
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skrjabin., 1916)	—	$\frac{2.42}{0.05}$	—	—	»
<i>Aplectana acuminata</i> (Schrank., 1788)	—	$\frac{0.43}{0.01}$	—	—	»
<i>Cosmocercoides pulcher</i> Wilkie., 1930	—	—	—	$\frac{0.55}{0.009}$	»
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank., 1788)	—	$\frac{4.40}{0.09}$	$\frac{10.90^b}{0.83}$	$\frac{35.45^{b,c}}{3.22^{b,c}}$	Легкие
Число видов	1	8	7	9	

Примечание. Здесь и в табл. 4: над чертой – экстенсивность инвазии (ЭИ), %, под чертой – индекс обилия (ИО), экз./особь хозяина, mtc. – метацеркарии; n – количество исследованных лягушек, “—” – отсутствие таксона. Значимые различия: <sup>a</sup> с Зауральем; <sup>b</sup> со Средним Уралом; <sup>c</sup> с Южным Уралом; <sup>d</sup> с Зауральем.

ЭИ трематодами выше на территории Зауралья и в популяциях амфибий урбоэкосистем Среднего Урала (табл. 4), по сравнению с природными, однако ИО больше у животных с территории Среднего Урала, чем Зауралья. Зараженность метацеркариями трематоды *Holostephanus volgensis* значимо выше у амфибий Среднего Урала (табл. 3), преимущественно его восточного склона.

Самая высокая зараженность нематодами отмечена для Зауралья. У животных природных экосистем Среднего Урала, где значительный вклад вносит зараженность амфибий *Cosmocerca ornata*, ЭИ нематодами значимо выше, чем в урбоценозах (табл. 4).

Наряду с наличием общих видов (табл. 2, рис. 3), только на западном склоне отмечена нематода

**Таблица 4.** Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *Rana arvalis* в природных и урбанизированных ландшафтах Среднего Урала

Виды	Средний Урал ( <i>n</i> = 1833)		
	Западный склон ( <i>n</i> = 173)	Восточный склон ( <i>n</i> = 1660)	
		урбоценоз ( <i>n</i> = 1378)	природные территории ( <i>n</i> = 282)
Тип Platyhelminthes Claus, 1887			
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	$\frac{24.27}{0.73}$	$\frac{40.56^a}{9.81}$	$\frac{30.85^d}{8.98^d}$
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	$\frac{13.87^c}{0.52^c}$	$\frac{11.17^a}{0.70^a}$	$\frac{1.42}{0.03}$
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	—	$\frac{1.59}{0.04}$	—
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	$\frac{10.40^c}{0.21}$	$\frac{3.84}{0.22}$	$\frac{2.13}{0.10}$
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	—	$\frac{2.24}{0.17}$	—
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	—	$\frac{26.41}{8.66}$	$\frac{28.01}{8.84}$
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Goeze, 1782)	—	$\frac{0.07}{0.0007}$	—
Тип Nematoda Cobb, 1932			
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{53.17^c}{2.48^c}$	$\frac{11.53}{0.58}$	$\frac{17.73^b}{0.65}$
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{40.46^c}{1.76^c}$	$\frac{9.57}{0.41}$	$\frac{8.87}{0.27}$
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	$\frac{19.65^c}{0.42}$	$\frac{3.62}{0.08}$	$\frac{10.64^b}{0.30^b}$
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916)	$\frac{5.20^c}{0.13^c}$	$\frac{0.29}{0.002}$	$\frac{0.35}{0.007}$
<i>Aplectana acuminata</i> (Schrank, 1788)	$\frac{1.15}{0.02}$	—	—
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	$\frac{6.93}{0.13}$	$\frac{2.53}{0.08}$	$\frac{2.84}{0.07}$
Всего видов	7	10	7

Примечание. Значимые различия: <sup>a</sup> с природными экосистемами; <sup>b</sup> с урбоценозами; <sup>c</sup> с Восточным склоном; <sup>d</sup> с Западным склоном.

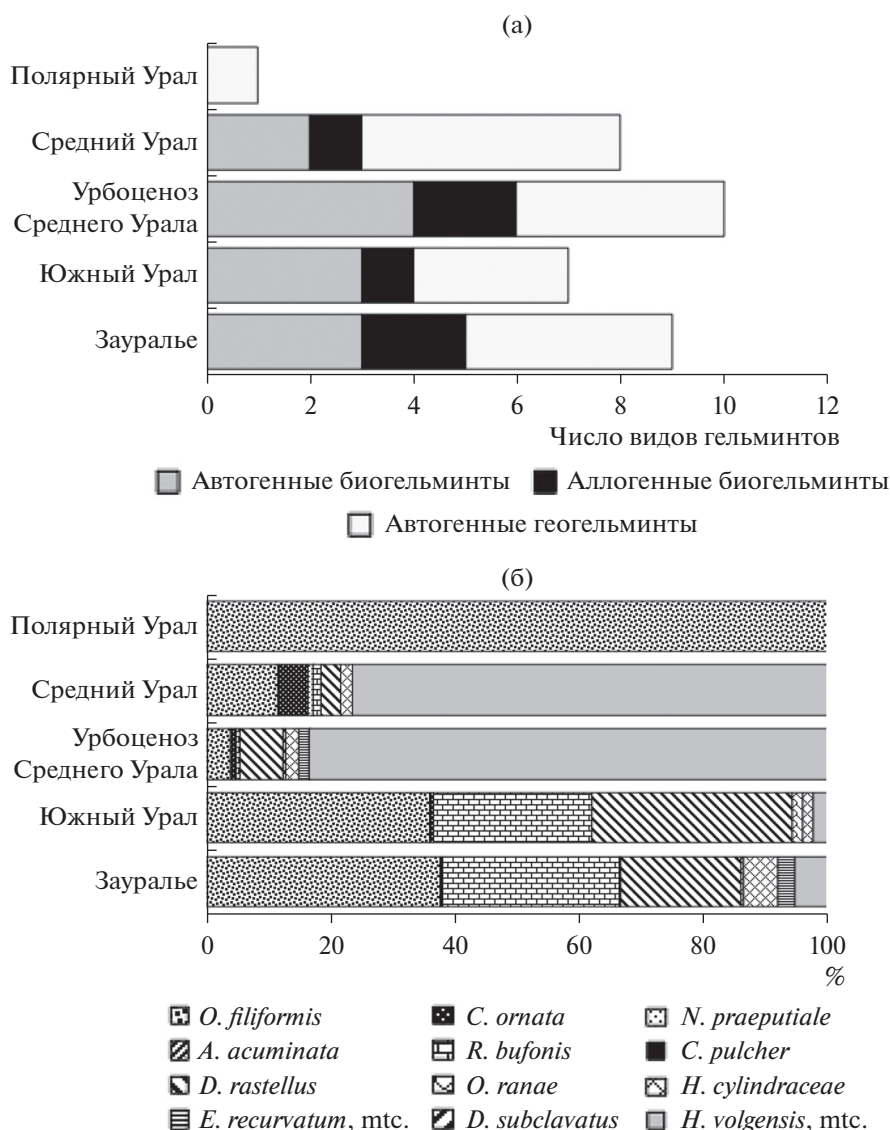


Рис. 2. Экологические группы (а) и соотношение видов паразитов (б) у *R. arvalis* на изучаемых территориях.

*Aplectana acuminata*, а на восточном — метацеркарии трематоды *Holostephanus volgensis*, инвазированность которой максимальна у *R. arvalis* в урбоценозе Среднего Урала. В среднеуральских популяциях *R. arvalis* западного склона доминирующий вид — *Oswaldocruzia filiformis*, субдоминанты — *Cosmocerca ornata* и *Dolichosaccus rastellus*. В природных популяциях восточного склона отмечено супердоминирование *Holostephanus volgensis*. На долю нематод *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata*, *Rhabdias bufonis* и трематоды *Haplometra cylindracea* приходится 2,8, 3,13, 0,74 и 1,07% соответственно (рис. 3).

Для амфибий городской агломерации (селитебная и лесопарковая зоны) и природных территорий отмечено девять общих видов паразитов. Только на городских территориях выявлены трематоды *Diplodiscus subclavatus* (селитебная зона) и

*Echinoparyphium recurvatum* (табл. 3, рис. 4), в природных популяциях — *Aplectana acuminata*. Высокая степень доминирования *Holostephanus volgensis, mtc.* отмечена у амфибий природных территорий (рис. 4, табл. 4). В урбоценозах увеличивается доля и инвазированность животных селитебной зоны трематодой *Dolichosaccus rastellus*.

Наибольшее разнообразие нематод отмечено в популяциях *R. arvalis* природных территорий и лесопарковой зоны. В градиенте урбанизации снижается доля *Oswaldocruzia filiformis* и *Rhabdias bufonis* (рис. 4). На западном склоне Среднего Урала доминирует *Oswaldocruzia filiformis*, однако на восточном склоне доля этого вида низка (рис. 3). Вероятно, по этой причине наблюдается снижение ее в урбоценозах по сравнению с Европейской частью ареала.

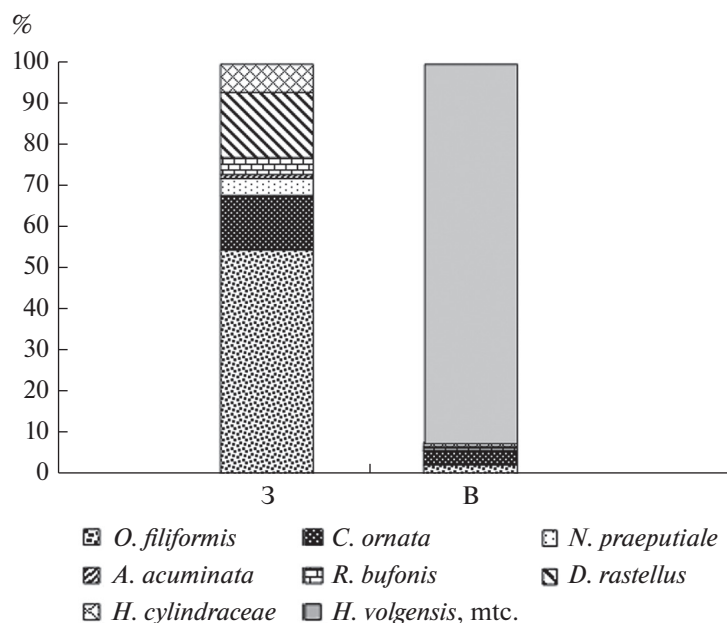


Рис. 3. Соотношение видов паразитов у *Rana arvalis* на западном (3) и восточном (B) склонах Среднего Урала.

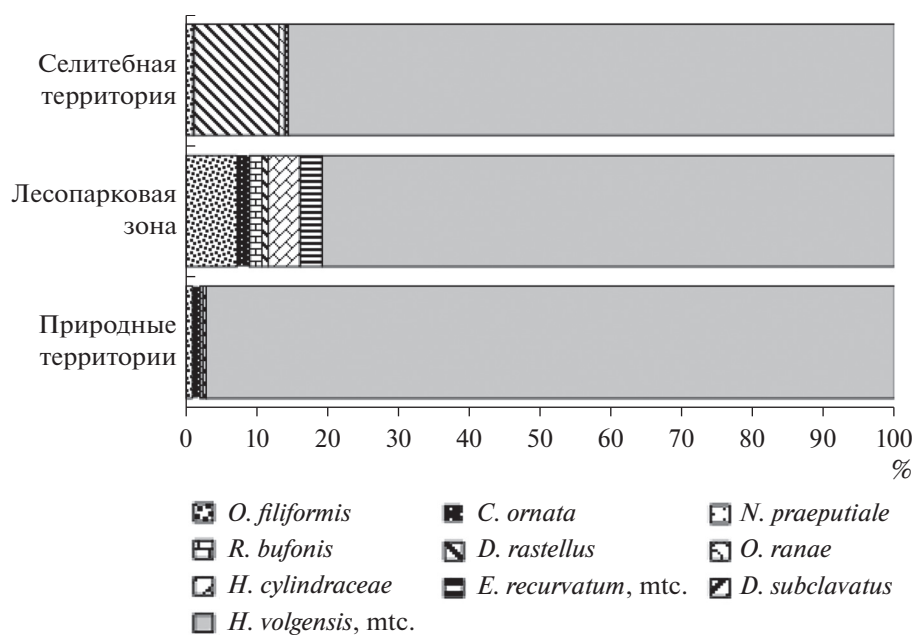


Рис. 4. Соотношение видов паразитов для *Rana arvalis* урбанизированных и природных территорий восточного склона Среднего Урала.

Особый интерес представляет изучение паразитоценозов амфибий в период завершения метаморфоза (рис. 5). На природных территориях восточного склона Среднего Урала у особей *Rana arvalis* на 52–53-ей стадиях развития отмечены два вида трематод – *Holostephanus volgensis* и *Dolichosaccus rastellus*. Зараженность метацеркариями

*Holostephanus volgensis* существенно выше, чем в урбоценозе. К завершению метаморфоза амфибии заселяются трематодой *Diplodiscus subclavatus* и нематодами *Oswaldocruzia filiformis*, *Cosmocerca ornata*, *Neorailletnema praeputiale* и *Rhabdias bufonis*, инвазированность которыми низка (табл. 5). По завершению метаморфоза, гельминтоценозы *R. ar-*

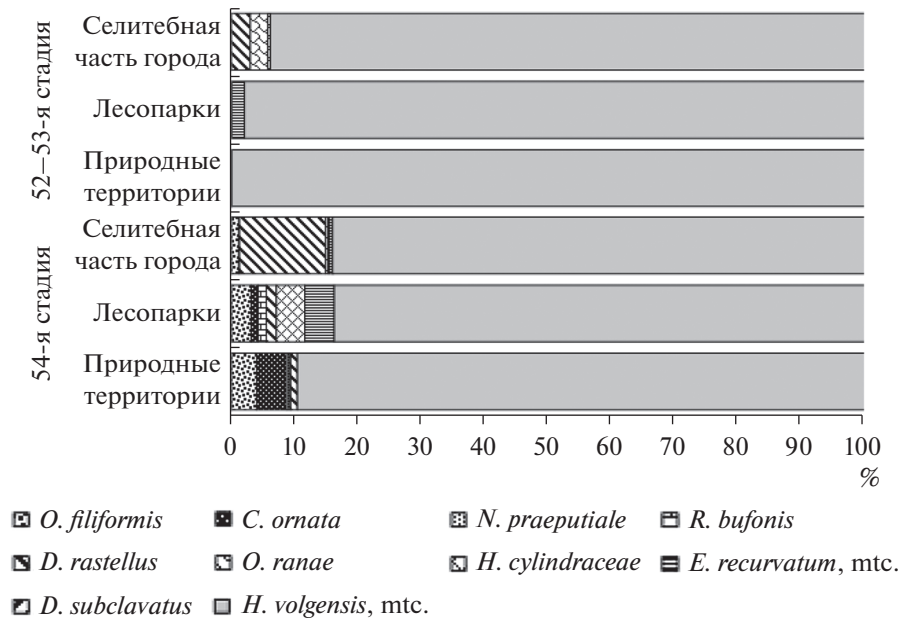


Рис. 5. Соотношение видов паразитов у *Rana arvalis* на разных стадиях развития из природных популяций Среднего Урала и урбоценоза.

*valis* природных экосистем характеризуются большим разнообразием нематод, чем на предыдущих стадиях.

На 52-й, 53-й стадиях развития наиболее богат паразитоценоз *R. arvalis* селитебной территории, где присутствуют четыре вида трематод и нематода *Oswaldocruzia filiformis*. К 54-й стадии развития видовое богатство увеличивается до восьми видов гельминтов. На урбанизированной территории у амфибий, завершающих метаморфоз, не найдены кишечные нематоды *Cosmocerca ornata* и *Neorailletnema praeputiale*, сокращается доля *Opisthio-glyphe ranae*. Только на селитебной территории после завершения метаморфоза зарегистрирована трематода *Diplodiscus subclavatus*. И в урбоценозах, и на природных территориях у амфибий, завершивших метаморфоз, отмечена нематода *Rhabdias bufonis* (табл. 5, рис. 5).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Паразитоценозы остромордых лягушек исследуемых территорий характеризуется как общими, так и специфическими чертами. Трематод, отмеченных у *R. arvalis* Среднего, Южного Урала и Зауралья, у животных Полярного Урала не обнаружено, что может быть связано с ограниченным размером выборки, но, вероятнее, — с экстремальными условиями среды. Известно, что в природных экосистемах передача паразитов регулируется температурными условиями окружающей среды (Marcogliese, 2001; Morley, Lewis, 2013), в ряде регионов с арктическим климатом паразито-

ценозы отсутствуют или обеднены трематодами (Galaktionov, 2017).

Видовое богатство трематод и ЭИ выше в Зауралье. Возможно, это обусловлено спецификой местообитаний — открытые лесостепные пространства с обилием хорошо прогреваемых озер, широким распространением и высокой численностью промежуточных и дефинитивных хозяев (моллюсков, водных и околоводных птиц с богатыми трофическими связями). Нерестовые водоемы Зауралья высокоминерализованы (табл. 2), по сравнению со Средним и Южным Уралом. Высокая инсоляция (Titi et al., 2014) и минерализация (Vershinin et al., 2015) способствуют нарастанию биомассы водорослей, увеличению численности промежуточных хозяев и обилию продуцируемых ими церкарий.

Отсутствие нематоды *Aplectana acuminata* (табл. 4) в популяциях *R. arvalis* Южного Урала, присутствующей на Среднем Урале, вероятно, связано с небольшим объемом выборки, поскольку она известна для данного вида в Башкирии (Юмагулова, 2000).

Более высокая инвазированность нематодами на западном склоне Среднего Урала, по сравнению с восточным, определяется различиями в температурном режиме и количестве осадков, влияющих на реализацию жизненного цикла нематод и трематод. Выявленные нематоды западного и восточного макросклонов Среднего Урала, относятся к геогельминтам, яйца и личинки ко-



**Таблица 5.** Видовой состав и показатели инвазированности паразитами *R. arvalis* на разных стадиях онтогенеза в градиенте урбанизации

Виды	Селитебная часть города (n = 642)		Лесопарковая зона (n = 643)		Природные экосистемы (n = 242)	
	52–53-я стадия (n = 159)	54-я стадия (n = 483)	52–53-я стадия (n = 171)	54-я стадия (n = 472)	52–53-я стадия (n = 65)	54-я стадия (n = 177)
Тип Platyhelminthes Claus, 1887						
Класс Trematoda Rudolphi, 1808	$\frac{42.76}{7.35}$	$\frac{44.09^{d,e}}{13.13^{d,e}}$	$\frac{50.29^b}{15.63^b}$	$\frac{33.68}{6.73}$	$\frac{82.08^{b,c,d}}{31.17^{b,c,d}}$	$\frac{14.44}{2.29}$
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	$\frac{8.17^d}{0.22}$	$\frac{24.22^{a,d}}{1.81^{a,d,e}}$	$\frac{1.16}{0.02}$	$\frac{3.81}{0.11}$	$\frac{1.49}{0.04}$	$\frac{1.66}{0.02}$
<i>Opisthioglyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	$\frac{7.54^b}{0.20^b}$	$\frac{2.7}{0.05}$	–	–	–	–
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	$\frac{2.51}{0.03}$	$\frac{0.62}{0.006}$	–	$\frac{2.54}{0.31^c}$	–	–
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873), mtc.	–	$\frac{1.24}{0.06}$	$\frac{4.09}{0.30}$	$\frac{3.81^c}{0.32^c}$	–	–
<i>Diplodiscus subclavatus</i> (Goeze, 1782)	–	$\frac{0.20}{0.002}$	–	–	–	–
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962), mtc.	$\frac{30.18}{6.89}$	$\frac{23.18}{11.18^{d,e}}$	$\frac{47.95^c}{15.30^b}$	$\frac{26.05}{5.97}$	$\frac{82.08^{b,c,d}}{31.13^{b,c,d}}$	$\frac{13.33}{2.26}$
Тип Nematoda Cobb, 1932						
Класс Chromadorea Inglis, 1983	$\frac{0.62}{0.006}$	$\frac{7.24^a}{0.18}$	–	$\frac{9.74^c}{0.40^{c,e}}$	–	$\frac{12.77^c}{0.23}$
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	$\frac{0.62}{0.006}$	$\frac{6.83^a}{0.17}$	–	$\frac{6.56}{0.22^{c,e}}$	–	$\frac{6.66}{0.10}$
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	–	–	–	$\frac{4.02}{0.07}$	–	$\frac{5.55^d}{0.11}$
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916)	–	–	–	–	–	$\frac{0.55}{0.01}$
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	–	$\frac{0.62}{0.01}$	–	$\frac{2.54^c}{0.10}$	–	$\frac{0.55}{0.005}$
Всего видов	5	8	3	7	2	6

Примечание. Над чертой – ЭИ, в %; под чертой – ИО, экз./особь хозяина. Остальные обозначения, как в табл. 4. Значимые различия внутри каждой зоны: <sup>a</sup> – с 53-й стадией; <sup>b</sup> – с 54-й стадией; значимые различия внутри каждой стадии развития: <sup>c</sup> – с селитебной территорией; <sup>d</sup> – с лесопарковой зоной; <sup>e</sup> – с природными экосистемами.

торых созревают в почве при достаточном увлажнении (Barton, 1998) и соответствующей температуре (Griffin, 1988). Высокий уровень осадков на западном склоне Среднего Урала, вероятно, обуславливает большую зараженность животных нематодами, по сравнению с восточным склоном. С запада на восток значительно уменьшаются ИО и ЭИ *Rhabdias bufonis* и *Oswaldocruzia filiformis* и снижается зараженность амфибий кишечной нематодой *Cosmocerca ornata*.

Особенность восточного склона Среднего Урала — высокая инвазированность остромордой лягушки *Holostephanus volgensis*, что и определяет значительную зараженность трематодами в популяциях *R. arvalis* на этой территории. В других регионах *Holostephanus volgensis* известен у *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Индирикова, 2011; Чихляев и др., 2012). Предполагаемым дефинитивным хозяином *Holostephanus volgensis* вероятно является серая ворона *Corvus cornix* (L., 1758), в больших количествах присутствующая в антропоценозах Среднего Урала (Ляхов, 2012), в том числе и вблизи нерестовых водоемов *R. arvalis*. Миграционные пути серой вороны (Рыжановский, 2019) делают занос трематоды *Holostephanus volgensis* на территорию Среднего Урала весьма вероятным. Максимальная инвазированность *R. arvalis* метацеркариями *Holostephanus volgensis* в урбоценозе может быть связана с высокой численностью ее промежуточного хозяина — моллюска *Bithinia tentaculata* (L., 1758), доминирующего вида в городских водоемах (Филиппенко, 2011; Ромашкова, 2015; Суворова, Шмакова, 2016).

Наличие трематод *Opisthioglyphe ranae*, *Echinoparyphium recurvatum*, mtc., *Diplodiscus subclavatus* и увеличение инвазированности и доли *Dolichosaccus rastellus* у амфибий селитебной зоны связано с аккумулярующим характером урбанизированных экосистем, увеличением минерализации и повышением температуры нерестовых водоемов, увеличением численности промежуточных хозяев (гастропод, насекомых) и обилием продуцируемых ими церкарий (Vershinin et al., 2015; Вершинин и др., 2017). Промежуточными хозяевами *Diplodiscus subclavatus* служат моллюски родов *Planorbis* Müller, 1774 (Рыжиков и др., 1980), а также *Anisus* Studer, 1820 и *Viviparus* Montfort, 1810, преобладающие в городских водоемах (Мингазова и др., 2008).

Таким образом, на территории города у *R. arvalis* растет доля трематод и снижается доля нематод, появляются редко встречающиеся виды паразитов, не отмеченные в природных популяциях, т.е. отмечается тенденция к “поужнению” по данным показателям. Данный тренд заметен и во

временном градиенте при завершении метаморфоза.

*Rana arvalis* городских и природных территорий на 52–53-й стадии развития заселена метацеркарными формами трематод. Ранняя зараженность трематодами и их высокое видовое богатство у амфибий на селитебных территориях связаны с экологическими особенностями нерестовых водоемов. Зараженность метацеркариями *Holostephanus volgensis* к 54-й стадии развития снижается повсеместно вследствие смертности наиболее инвазированных особей (Вершинин и др., 2017). Высокая доля сеголетков (30.4%), приступающих к питанию до завершения метаморфоза (Вершинин, 1995), в селитебной части города приводит к раннему заселению их почвенными формами нематод. К 54-й стадии *R. arvalis* природных территорий характеризуется максимальной зараженностью и видовым богатством, сокращающихся с ростом степени урбанизации вследствие глубокой трансформации почв городских территорий.

**Выводы.** У *R. arvalis* на исследуемых территориях выявлено 12 видов паразитов, относящихся к типам Platyhelminthes (6) и Nematoda (6). Наблюдаемое в средовых градиентах изменение структуры паразитоценозов популяций *R. arvalis* обусловлено различиями в биологии групп паразитов и микробиотопическими особенностями местообитаний хозяев. Особенность паразитарных комплексов *R. arvalis* — высокая инвазированность животных восточного склона Среднего Урала метацеркариями трематоды *Holostephanus volgensis*. В урбоценозах Среднего Урала у *R. arvalis* происходит обеднение видового состава паразитов, увеличивается доля трематод, появляются редко встречающиеся виды паразитов. Это обусловлено спецификой городских местообитаний: повышением температуры и изменением химизма нерестовых водоемов. В начальный период наземной жизни *R. arvalis* у животных, завершающих метаморфическую перестройку, заселение паразитами гостальных биотопов определяется расширением спектра пищевых объектов, связанным с увеличением радиуса пищевой активности и продолжающимся ростом сеголетков. При продвижении с севера на юг показатели зараженности увеличиваются, что обусловлено увеличением теплообеспеченности, ростом биоразнообразия промежуточных и дефинитивных хозяев. В направлении с запада на восток повышаются показатели зараженности трематодами. В отношении нематод наблюдается обратная тенденция, что связано со снижением влагообеспеченности восточного склона — различия в гидротермическом коэффициенте между запад-

ным (1.5–1.6) и восточным (1.26) склонами Урала, означающем рост континентальности климата.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность анонимным рецензентам за конструктивные замечания, которые позволили существенно улучшить качество рукописи, а также И.В. Братцевой за помощь в подготовке списка литературы.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН № госрегистрации темы 122021000082-0.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балданова Д.Р., Щепина Н.А., Дугаров Ж.Н. 2010. Паразитофауна бесхвостых амфибий Забайкалья и ее зависимость от экологических условий // Экологические последствия биосферных процессов в экотонной зоне Южной Сибири и Центральной Азии: Труды Международной конференции. Т. 2. Улан-Батор: Бэмби сан. С. 160.
- Бреев К.А. 1976. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб. Ленинград: Наука. С. 109.
- Буракова А.В. 2012. Экологический анализ гельминтофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) в градиенте урбанизации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Пермь.
- Буракова А.В., Вершинин В.Л. 2016. Анализ паразитофауны синтопически обитающих представителей бесхвостых амфибий // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 31. <https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.306>
- Вершинин В.Л. 1995. Динамика питания сеголеток бурых лягушек в период завершения метаморфоза // Экология. № 1. С. 68.
- Вершинин В.Л., Буракова А.В., Вершинина С.Д. 2017. Сравнительный анализ паразитоценозов амфибий сем. Ranidae (Anura) в градиенте урбанизации // Экология. № 5. С. 385. <https://doi.org/10.7868/S0367059717050080>
- Вершинин В.Л., Вершинина С.Д., Трофимов А.Г., Буракова А.В. 2018. Морфологические аномалии *Rana arvalis* Nilsson, 1842 урбанизированной территории Заполярья // Экология. № 3. С. 239. <https://doi.org/10.7868/S0367059718030101>
- Голикова М.Н. 1960. Эколого-паразитологическое изучение биоценоза некоторых озер Калининградской области // Паразитология. Т. 39. Вып. 7. С. 984.
- Дабаян Н.В., Слепцова Л.А. 1975. Травяная лягушка *Rana temporaria* L. // Объекты биологии развития. Москва: Наука. С. 442.
- Даниловский Г.А. 1997. Характеристика класса земноводных и их паразитофауна на территории Челябинской области // Челябинский государственный педагогический университет. Челябинск. Деп. в ВИНТИ 19.06.1997, № 2039-В97.
- Дьяченко А.П. 1997. Флора листостебельных мхов Урала. Екатеринбург: Урал. Ч. 1.
- Жигилева О.Н., Кирина И.Ю. 2015. Зараженность гельминтами остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и сибирской (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) лягушек в Западной Сибири // Сиб. экол. журн. Т. 22. № 2. С. 287.
- Зарипова Ф.Ф., Байрамулова Г.Р., Юмагулова Г.Р. и др. 2008. Гельминтофауна амфибий в условиях Башкирского Зауралья // Вестник Оренбургского государственного университета. № 12. С. 86.
- Зарипова Ф.Ф., Файзулин А.И., Михайлов Р.А. 2018. К фауне гельминтов бесхвостых земноводных Южного Урала // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 20. № 5–4. С. 559.
- Золотаренко Г.С., Соусь С.М. 1976. Кормовые связи и эндопаразиты остромордой лягушки (*Rana terrestris* Andr.) в Северной Кулунде // Охрана и преобразование природы лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Наука. С. 242.
- Ибрагимова Д.В., Стариков В.П. 2013. Амфибии в экосистемах города Сургута: проблема оптимизации городской среды. Сургут: Библиография.
- Ибрагимова Д.В., Наконечный Н.В. 2017. Сравнительный анализ зараженности гельминтами *Rana arvalis* Nilss, 1842 Среднего Приобья // Вестник Нижневартского государственного университета. № 1. С. 49.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.М., Назарова Н.С. 1971. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. Москва: Наука.
- Индирякова Т.А. 2011. Сравнительная характеристика гельминтофауны водных экосистем на территории Ульяновской области // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. № 1. С. 70.
- Кириллов А.А. 2011. Сообщества гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* L. (Reptilia: Colubridae) юга Северного Поволжья // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 13. № 1. С. 127.
- Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2016. Анализ репродуктивной гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845) (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках разного возраста // Биология внутр. вод. № 3. С. 93. <https://doi.org/10.7868/S0320965216030074>
- Кириллова Н.Ю., Кириллов А.А. 2021. Жизненный цикл паразита амфибий нематоды *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) // Биология внутр. вод. № 3. С. 286. <https://doi.org/10.31857/S0320965221020078>

- Кривцов В.А., Водорезов А.В. 2016. Физическая география и ландшафты России. Рязань: Гос. ун-т.
- Кувшинова К.В. 1968. Климат // Урал и Приуралье: природные условия и естественные ресурсы СССР. Москва: Наука.
- Кузьмин С.Л. 1999. Земноводные бывшего СССР. Москва: Товарищество науч. изданий КМК.
- Куранова В.Н. 1988. Гельминтофауна бесхвостых амфибий Поймы Оби, ее половозрастная и сезонная динамика // Вопр. экол. беспозвоночных. Томск: Изд-во Томск. ун-та.
- Ляхов А.Г. 2012. Врановые птицы Екатеринбурга // Материалы к распространению птиц на Урале, в Приуралье и Западной Сибири // Региональный авифаун. журн. Вып. 17. С. 98.
- Мильков Ф.Н., Гвоздецкий Н.А. 1976. Физическая география СССР. Москва: Мысль.
- Мингазова Н.М., Деревенская О.Ю., Палагушкина О.В. и др. 2008. Биоразнообразие водных объектов г. Казани // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Естественные науки. Т. 150. Кн. 4. С. 252.
- Радченко Н.М., Шабунов А.А. 2008. Эколого-гельминтологические исследования амфибий в Вологодской области // Паразитология в XXI веке – проблемы, методы, решения: Матер. IV съезда Паразитол. о-ва при РАН. Санкт-Петербург: Лема. Т. 3. С. 72.
- Ромашкова Ю.А. 2015. Малые озера урбанизированных территорий г. Тольятти: таксономический состав, структура донных сообществ // Самарская Лука: проб. регион. и глоб. экол. Т. 24. № 4.
- Рыжановский В.Н. 2019. Фенология сезонных явлений и территориальное распределение серой вороны (*Corvus cornix*) из Нижнего Приобья // Экология. № 1. С. 72.  
<https://doi.org/10.1134/S0367059718060100>
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. 1980. Гельминты амфибий фауны СССР. Москва: Наука.
- Суворова А.А., Шмакова Е.В. 2016. О фауне пресноводных брюхоногих моллюсков города Ульяновска // В мире научных открытий: Матер. V Всерос. студ. науч. конф. Ульяновск: УГСХА. Т. 6. Ч. 2. С. 297.
- Судариков В.Е., Шигин А.А., Курочкин Ю.В. и др. 2002. Метацеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. Т. 1. Москва: Наука.
- Филиппенко Д.П. 2011. Видовой состав биотопические группы брюхоногих моллюсков прудовых водоемов Калининграда // Вестник Росс. гос. ун-та им. И. Канта. Вып. 1. С. 55.
- Чикишев А.Г. 1966. Физико-географическое районирование Урала // Проблемы физической географии Урала. М.: Изд-во Мос. ун-та. С. 7.
- Чихляев И.В., Кириллов А.А., Кириллова Н.Ю. 2012. Трематоды (Trematoda) земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья. 1. Отряды Fasciolida, Nemiurida, Paramphistomida и Strigeida // Паразитология. Т. 46. № 3. С. 171.
- Чихляев И.В., Ручин А.Б., Файзулин А.И. 2015. Гельминты бесхвостых земноводных (Amphibia, Anura) Мордовского заповедника // Тр. Мордовского гос. природ. заповедника. Вып. 14. С. 376.
- Чихляев И.В., Файзулин А.И. 2016. Материалы к гельминтофауне съедобной лягушки *Pelophylax esculentus* (Linnaeus, 1758) в Волжском бассейне // Вестн. Санкт-Петербург. ун-та. Сер. 3. Биология. Вып. 3. С. 175.  
<https://doi.org/10.21638/11701/spbu03.2016.329>
- Юмагулова Г.Р. 2000. Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа.
- Щепина Н.А., Борисова Н.Г., Балданова Д.Р. и др. 2009. Земноводные Бурятии. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН.
- Barton D.P. 1998. Dynamics of natural infections of *Rhabdias* cf. *hylae* (Nematoda) in *Bufo marinus* (Amphibia) in Australia // Parasitology. V. 117. P. 505.  
<https://doi.org/10.1017/s0031182098003199>
- Chikhlyayev I.V., Ruchin A.B. 2021. An overview of the helminths of moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) in the Volga basin // Diversity. V. 13. № 2. Atr. 61. P. 1.  
<https://doi.org/10.3390/d13020061>
- Galaktionov K.V. 2017. Patterns and processes influencing helminth parasites of Arctic coastal communities during climate change // J. Helminthol. V. 91. № 04. P. 387.  
<https://doi.org/10.1017/s0022149x17000232>
- Griffin C.T. 1988. The effect of constant and changing temperatures on the development of the eggs and larvae *Oswaldocruzia filiformis* (Nematoda: Trichostrongyloidea) // J. Helminthology. V. 62. № 4. P. 281.
- Marcogliese D.J. 2001. Implications of climate change for parasitism of animals in the aquatic environment // Can. J. Zoology. V. 79. №. 8. P. 1331.  
<https://doi.org/10.1139/cjz-79-8-1331>
- Morley N.J., Lewis J.W. 2013. Thermodynamics of cercarial development and emergence in trematodes // Parasitology. V. 140. P. 1211.
- Titi A., Rondelaud D., Mekroud A. et al. 2014. Natural light influences cercarial emergence of *Calicophoron daubneyi* but not that of *Haplometra cylindracea* from temperature-challenged *Galba truncatula* // Parasitol Res. V. 113. № 10. P. 3557.  
<https://doi.org/10.1007/s00436-014-4021-7>
- Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L. et al. 2015. Longterm observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // Scientific Data [Electronic resource]. P. 1.  
<https://doi.org/10.1038/sdata.2015.18>

## Comparative Analysis of the Parasitofauna of *Rana arvalis* in Environmental Gradients of the Urals

A. V. Burakova<sup>1, \*</sup>, V. L. Vershinin<sup>1, 2, \*\*</sup>, and S. D. Vershinina<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

<sup>2</sup>*Ural Federal University, Department of Biodiversity and Bioecology, Ekaterinburg, Russia*

\**e-mail: annabios@list.ru*

\*\**e-mail: vol\_de\_mar@list.ru*

Parasitocenoses of *R. arvalis* Nilss., 1842 in natural and urban landscapes of the Urals were analyzed. We found 12 species of helminths (phylum Platyhelminthes and Nematoda). It was shown that changes of the parasites ratio from different taxa is due to differences in the parasite group's biology and microbiotopic features of the host's habitats. The transformation of parasitocenoses in *R. arvalis* populations of Middle Urals urbocenosis is accompanied by a depletion of parasites species composition and an increase in the share of trematodes. At the end of metamorphosis, the spectra of macroparasites species with various localization expands and rare helminths species appear, which is associated with the expansion of amphibian food spectra. Thus, changes in the species richness and structure of parasitic communities of the moor frog are largely associated with thermal and moisture supply and their ratio in certain biocenoses.

*Keywords:* moor frog, parasites, urbanization, natural gradient, ontogenesis