

Зараженность нематодами *Rana arvalis* Nilsson, 1842: роль возраста и географического положения

Е. А. МАЛКОВА¹, А. В. БУРАКОВА¹, И. А. КШНЯСЕВ¹, В. Л. ВЕРШИНИН^{1, 2}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: bay@ipae.uran.ru

²Уральский федеральный университет
620002, Екатеринбург, ул. Куйбышева, 48

Статья поступила 06.04.2025

После доработки 15.04.2025

Принята к печати 18.04.2025

АННОТАЦИЯ

В исследованных (от западного макросклона Среднего Урала до Ишимской равнины) популяциях *Rana arvalis* Nilsson, 1842 выявлено 10 видов паразитов, среди которых доминируют нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) и *Rhabdias bufonis* Schrank, 1788. Для описания изменчивости зараженности нематодами биологически интерпретируемой и статистически адекватной признана двухкомпонентная модель: 1) биномиальная регрессия для риска заражения и 2) гамма-регрессия для интенсивности инвазии. Установлено, что как риск, так и интенсивность инвазии возрастают с возрастом хозяина, достигая максимальных значений к 3–4 годам. Шансы инвазии возрастают в 6,2 (95 % доверительный интервал (ДИ) 4,9–7,8) раза, а интенсивность – в 1,4 (ДИ 1,2–1,5) раза при увеличении логарифмически преобразованного возраста – $\log_2(\text{Age} + 1)$ на единицу. Интенсивность инвазии хозяина увеличивается в 2,1 (ДИ 1,8–2,5) раза с каждым новым видом нематод. Географическая изменчивость инвазированности проявляется как в широтном, так и в долготном направлении: шансы в среднем снижаются в 2,1 (ДИ 1,5–2,7) раза на один градус к северу, а средняя интенсивность инвазии возрастает в 1,14 (ДИ 1,1–1,2) раза на один градус к востоку. Морфа (*striata*/*maculata*) и пол хозяина не оказывают существенного влияния на изменчивость показателей зараженности нематодами *R. arvalis*.

Ключевые слова: *Rana arvalis*, возраст, скелетохронология, нематоды, эндопаразиты, климат.

ВВЕДЕНИЕ

Амфибии – важное звено в трофических цепях и индикаторы состояния окружающей среды [Hocking, Babbitt, 2014]. Однако животные подвержены различным угрозам, включая инвазии, вызванные эндопаразитами [Garner et al., 2016; Hallinger et al., 2020; Svinin et al., 2020]. Понимание механизмов заражения и факторов, влияющих на его интенсивность,

имеет большое значение для сохранения биоразнообразия амфибий. Глобальные тенденции, такие как изменение климата и сокращение численности земноводных [Gardner, 2001], обостряют эти проблемы.

Абиотические условия, например, такие как температура и влажность, оказывают влияние на распространение и интенсивность заражения паразитами. Повышение темпера-

туры окружающей среды увеличивает эффективность передачи гельминтов [Mordecai et al., 2013]. Зачастую это ведет к гиперинвазии или к доминированию одного вида, что негативно сказывается на состоянии промежуточных и окончательных хозяев, вплоть до гибели последних [Mordecai et al., 2013; Вершинин и др., 2017]. Увлажненность среды, наличие обильного растительного покрова важны для сохранения жизнеспособности яиц и личинок эндопаразитов с прямым циклом развития и напрямую связаны с риском заражения ими амфибий [Barton, 1998; Ваккер, 2018; Silva et al., 2018]. Однако высокие температуры могут сказываться и негативно на жизнеспособности свободноживущих стадий нематод, а недостаток кислорода в связи с избыточным увлажнением может стать причиной гибели их личинок [Spieler, Schierenberg, 1995].

При этом следует учитывать и индивидуальные характеристики животных. Особенности экологии и физиологии организма, связанные с возрастом, полом [Gustafson et al., 2015] или генетическим полиморфизмом в популяции [Вершинин, 2008], могут влиять на восприимчивость к паразитам в течение жизненного цикла. Показано, что у половозрелых особей амфибий таксономический спектр гельминтов расширяется [Чихляев, 2004; Резванцева и др., 2010; Жигилева, Кирина, 2014; Буракова и др., 2022].

Инвазированность амфибий разных полов эндопаразитами зависит от поведенческих особенностей животных [Asseman et al., 2016]. По данным ряда исследователей, зараженность самцов и самок гельминтами либо находится на близком уровне [Saglam, Arikan, 2006], либо самцы заражены сильнее [Vasnetko, Siddikov, 1999]. В некоторых условиях и видовое разнообразие гельминтов у самцов также может быть выше [Резванцева и др., 2010].

Показано, что амфибии разных фенотипов неодинаково восприимчивы к отдельным видам гельминтов [Лебединский, 1994; Минеева, 2006]. К примеру, “бесполосые” животные сильнее заражены нематодами *Costocerca ornata* (Dujardin, 1845), что связано с большим периодом их активности в сравнении с животными морфы *striata* [Кириллова, Кириллов, 2015].

Для большинства изученных регионов РФ показано, что в гельминтофауне остромордой

лягушки преобладают нематоды с прямым циклом развития [Ручин, Чихляев, 2013; Жигилева, Кирина, 2015; Вершинин и др., 2017]. Поэтому в данной работе мы исследуем влияние индивидуальных характеристик особей и географического положения местообитания на зараженность нематодами остромордых лягушек. Предлагаемый подход позволяет количественно оценить вклад отдельных факторов в вариабельность зараженности амфибий нематодами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Регион исследований. Амфибий отлавливали в период с мая по август 2010–2014 гг. ручным способом. Всего отловлено 815 экземпляров остромордой лягушки: Западный склон Среднего Урала – 100 экз., Восточный склон Среднего Урала – 502 экз., Туринская равнина (Западная Сибирь) – 24 экз., Ишимская равнина (Западная равнина) – 189 экз. (рис. 1). Контраст между самой северной точкой и южной точкой составляет $\approx 3^\circ$ северной широты, а между самой западной точкой и восточной точкой $\approx 8^\circ$ восточной долготы.

Анализ климатических условий. База данных фактических наблюдений по температуре и влажности за период с 2010 по 2014 г. составлена на основе открытой информации с сайта [gr5](http://gr5.ru) [Расписание погоды, 2025]. Для каждого места отлова выбрана ближайшая метеостанция. В качестве показателя увлажненности среды использованы данные об атмосферных осадках. При анализе теплообеспеченности местообитаний отобраны дни, среднесуточная температура которых составляла 10°C и выше. Выбор данного порогового значения обусловлен как активностью пищевых объектов [Mellanby, 1939; Abdullah, 1961], так и самих *R. arvalis* [Леденцов, 1989]. Выделенный период согласуется с литературными данными по активности бесхвостых амфибий в аналогичных условиях (апрель – сентябрь/октябрь) [Вершинин, 2007]. Далее использование терминов “активные дни” и “активный период” подразумевает указанное пороговое значение среднесуточной температуры.

Паразитологический анализ. В лаборатории животные были подвергнуты эвтаназии и полному гельминтологическому вскрытию [Ивашкин и др., 1971]. Видовую идентификацию

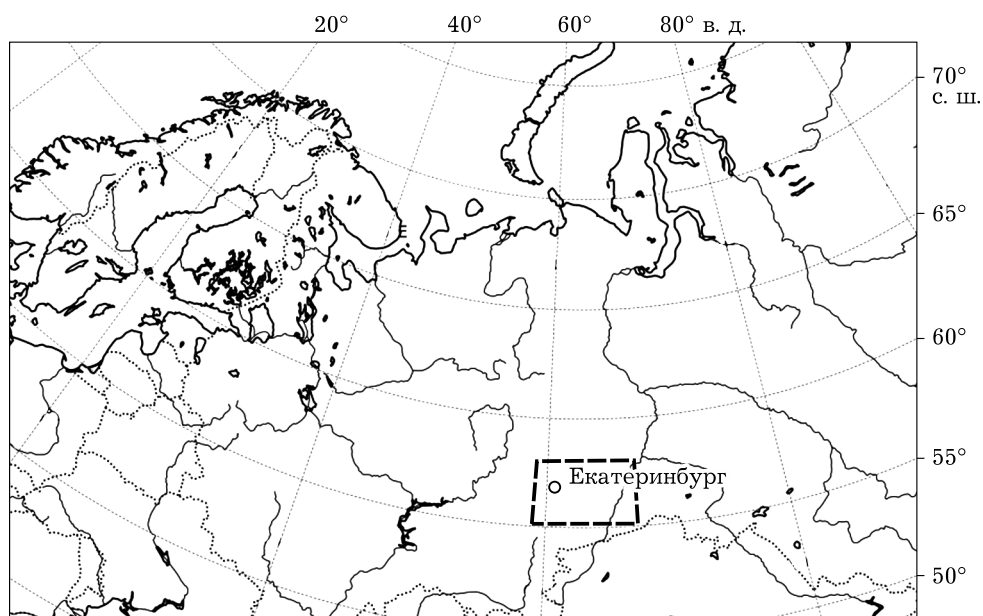


Рис. 1. Географическое положение изучаемого региона (штриховой прямоугольник)

гельминтов проводили с использованием определителей К. М. Рыжикова с соавт. [1980] и В. Е. Сударикова с соавт. [2002]. Паразитарная инвазия оценена по основным показателям: экстенсивность (P) и интенсивность (I) инвазии, индекс обилия паразитов (A) [Бреев, 1976].

Определение абсолютного возраста. Определение возраста животных выполнено методом скелетохронологии в модификации, предложенной А. В. Леденцовым [1990]. Для этого из середины III фаланги IV пальца задней конечности были изготовлены поперечные срезы, окрашенные гематоксилином Эрлиха. Помимо подсчета линий склеивания, проведены измерения диаметров для подтверждения точности определения линий, соответствующих первой и второй зимовкам. Измерение диаметров годовых слоев и площадей фаланг пальцев амфибий проведено с помощью программы Levenhuk ToupView.

Статистический анализ. Анализ среднесуточной температуры и количества дней активного периода, а также среднегодового количества осадков проведен в ортогональных направлениях север – юг и запад – восток.

Для статистического моделирования изменчивости показателей заражения нематодами остромордой лягушки применены двухкомпонентные “барьерные” модели (hurdle models), предполагающие комбинацию двух компонент генерации данных [Mullahy, 1986;

Cameron, Trivedi, 1998; McDowell, 2003; Orlova et al., 2015]. Риск заражения моделировали бинарной регрессией, а ненулевую среднюю численность паразита в зараженных особях ($y > 0$) – мультипликативной регрессией:

$$\eta = b_0 + \sum X_i b_i, \quad \eta = \log[\mu/(1 - \mu)]$$

$$(y_i = 0 \text{ и } y_i \geq 1, \text{ то } y_i = 1), \quad (1)$$

$$\eta = \text{Exp}(b_0 + \sum X_i b_i), \text{ если } y_i \geq 1. \quad (2)$$

Оценки параметров получены методом максимального правдоподобия, а для выбора оптимальных моделей использовали состоятельный критерий Акаике [Anderson et al., 1994]: $\text{CAIC} = -2\text{LL} + K[\log(n) + 1]$. Статистический вывод основывали на лучшей модели, если ее вес существенно превосходил остальные.

Оценивали эффекты следующих предикторов (X_i): возраст хозяина (дискретные возрастные классы или логарифм возраста в годах +1), широта и долгота местообитания (градусы), морфа (striata/maculata), пол хозяина и число видов нематод у особи. Параметры и их 95 % ДИ (доверительный интервал) приведены после потенцирования, $\exp(b_i)$ или $1/\exp(b_i)$, которые интерпретируются как изменение отклика “в n раз”, при единичном изменении предиктора.

Данные анализировали с помощью Statistica v. 10.0 (StatSoft, Inc) и Python (NumPy, seaborn, matplotlib, scipy.stats).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ метеоданных. Установлено, что контраст в среднесуточных температурах активного периода между крайними южными и северными точками исследуемого региона не превышает 1 °С. При этом зафиксировано статистически значимое снижение температуры в северном направлении ($r = -0,98$; $p < 0,01$) (рис. 2, а). В долготном направлении, несмотря на относительно высокую величину коэффициента корреляции ($r = 0,6$), связь между среднесуточными температурами активного периода и географическим положением не достигла статистической значимости ($p = 0,29$). В пределах изучаемого региона продолжительность активного периода бесхвостых амфибий увеличивается на несколько недель на широте 58° в сравнении с широтой 55° (рис. 2, б), а количество осадков, снижается с запада на восток ($r = -0,99$; $p < 0,001$) (рис. 2, в).

Анализ паразитофауны. Всего у *R. arvalis* отмечено 10 видов гельминтов двух типов – Platyhelminthes, Nematoda, и два вида

эндосимбиотических простейших типа Bigura Cavalier-Smith, 1998. Видовой состав гельминтов *R. arvalis*:

Тип Nematoda Cobb, 1932: *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782), *Cosmocerca ornata* (Dujardin, 1845), *Neorailletnema praeputiale* (Skrjabin, 1916), *Aplectana acuminata* (Schränk, 1788), *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788).

Тип Platyhelminthes: *Dolichosaccus rastellus* (Olsson, 1876), *Opisthioglyphe ranae* (Froelich, 1791), *Haplometra cylindracea* (Zeder, 1800), *Echinoparyphium recurvatum* (Linstow, 1873), mtc., *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962), mtc.

Тип Bigura Cavalier-Smith, 1998: *Opalina ranarum* Purkinje et Valentin, 1835, *Cepedea dimidiata* (Metcalf, 1923).

Трематоды обнаружены на стадии мари-ты (половозрелые) и метацеркарии. Для нема-тод отмечены половозрелые формы. Доминируют в гельминтофауне *R. arvalis* нематоды с прямым циклом развития – *O. filiformis* ($P = 0,30$; $A = 1,94$ экз./особь) и *R. bufonis* ($P = 0,14$; $A = 1,22$ экз./особь), для которых остро-

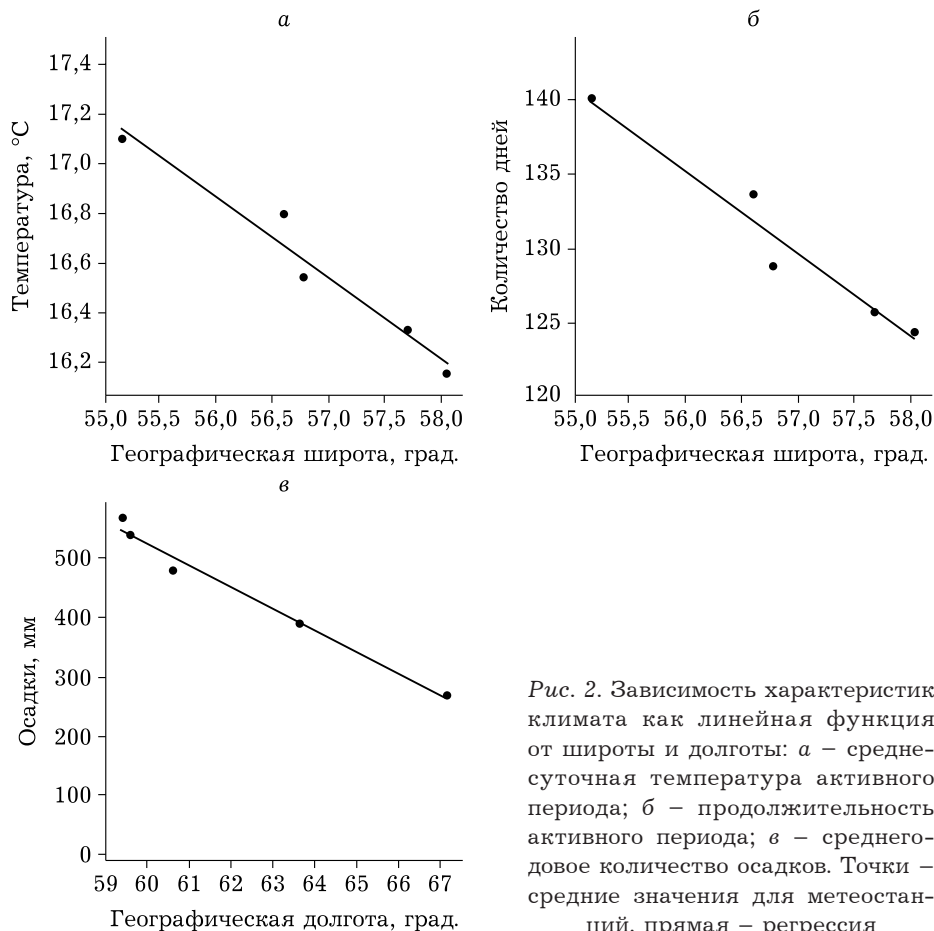


Рис. 2. Зависимость характеристик климата как линейная функция от широты и долготы: а – среднесуточная температура активного периода; б – продолжительность активного периода; в – среднегодовое количество осадков. Точки – средние значения для метеостанций, прямая – регрессия

мордая лягушка – окончательный хозяин. Вклад остальных видов нематод (*C. ornata*, *N. praeputiale*, *A. acuminata*) незначителен. Вероятность и интенсивность инвазии для них значительно ниже ($P \leq 0,04$, $A \leq 0,03$ экз./особь), чем у доминирующих видов.

Оптимизация представления возраста амфибий. Определение абсолютного возраста амфибий основано на подсчете количества пережитых ими зимовок. Число зимовок соответствует дискретным возрастным классам и устанавливается по линиям склеивания на срезах костей. Представленность отдельных возрастных классов в выборках может быть низкой, что диктует необходимость рассмотреть возраст не как дискретный признак, а как ранговый. Установлено, что зависимость логарифма шансов инвазии и интенсивности инвазии вполне адекватно аппроксимируется монотонной зависимостью от логарифма возраста в годах, преобразованного по формуле $X = \log_2(\text{Age} + 1)$, чем классификацией на шесть дискретных возрастных групп ($0+ - \geq 5+$) ($\Delta\text{CAIC} > 3$) (рис. 3). Наиболее интенсивное заражение животных нематодами происходит в первые годы жизни, при этом доля зараженных нематодами особей увеличивается с возрастом, достигая максимума к трем годам (рис. 3, а).

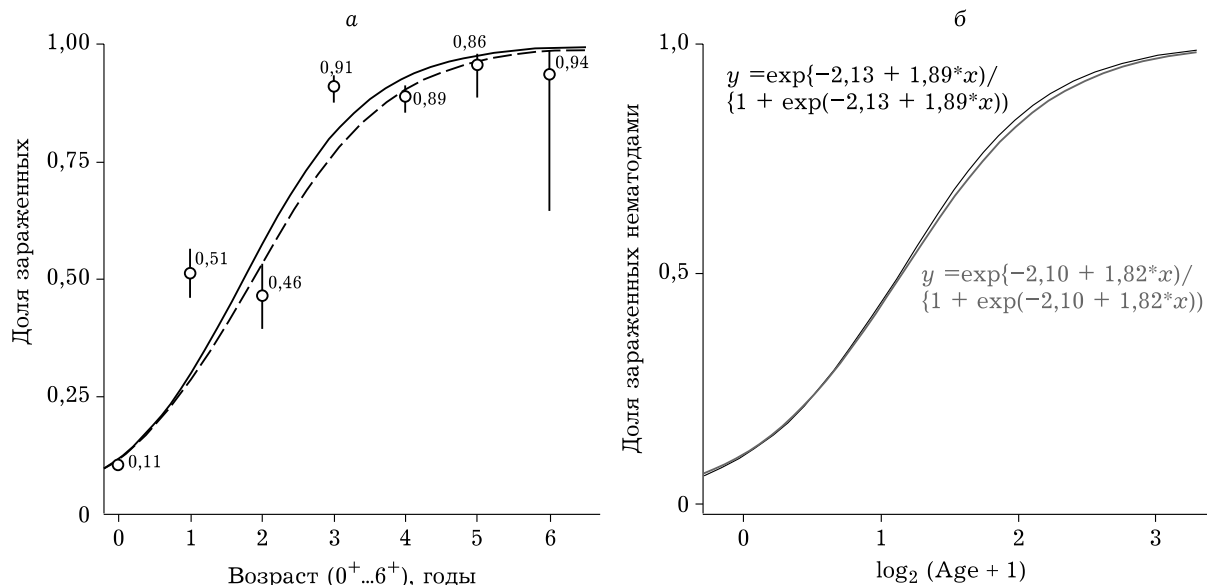


Рис. 3. Риск заражения нематодами как функция от возраста *R. arvalis* (а). Точки – наблюдаемая доля зараженных особей (отрезки – 95 % ДИ), однофакторная логит-модель с дискретным возрастом ($df = k - 1 = 6$). Плавные кривые – то же, но с непрерывным возрастом ($df = 1$). Жирная линия – модель без прочих ковариат, штриховая – модель с ковариатами; б – то же, для лог-преобразованного возраста. Черная линия – для однофакторной модели, серая – для модели с ковариатой – долгота

Риск инвазии. Частота встречаемости инвазии составила 33,9 % (276 особей из 815). Для определения важности факторов, определяющих вероятность инвазии амфибий нематодами, построено 32 статистические модели, включая нулевую гипотезу. Среди рассмотренных моделей наибольшую статистическую поддержку показала модель с лишь двумя из рассматриваемых предикторов: логарифмически преобразованный возраст и градиент север – юг (табл. 1).

Установлено, что шансы инвазии увеличиваются в 6,2 (4,9–7,8) раза при изменении значения $\log_2(\text{Age} + 1)$ на единицу (табл. 2), что соответствует сопоставимому росту риска при переходе: от сеголетков ($0+$) к особям в возрасте $1+$, от $1+$ к $3+$ и от $3+$ к $7+$ годам (рис. 3, б). Таким образом, шансы инвазии возрастают приблизительно в 12,4 раза в течение первых трех лет жизни животного. Шансы инвазии демонстрируют обратную зависимость от широты, снижаясь в 2,1 (2,7–1,5) раза на один градус на север (см. табл. 2) в пределах исследованного региона.

Интенсивность инвазии. Анализ средней интенсивности инвазии, основанный на “наивном” подходе (стандартное однопараметрическое распределение Пуассона,

Отбор моделей логит-регрессии для описания риска инвазии нематодами *R. arvalis*

№	Предиктор	k	$-2LL$	$\Delta CAIC$	w
1	Широта, $\log_2(\text{Age} + 1)$	3	561,1	0	0,889
2	Широта, $\log_2(\text{Age} + 1)$, морфа	4	559,3	5,95	0,045
4	Широта, долгота, $\log_2(\text{Age} + 1)$	4	560,7	7,33	0,023
12	Широта, долгота, $\log_2(\text{Age} + 1)$, морфа, пол	6	558,4	20,37	≈ 0
31	H_0	1	1043,4	466,93	≈ 0
32	Морфа	2	1037,3	468,53	≈ 0

П р и м е ч а н и е. k – число параметров; $-2LL$ – максимум логарифма функции правдоподобия; $\Delta CAIC$ – разность между $CAIC$ конкретной модели и минимальным $CAIC$ среди всех моделей; w – относительное правдоподобие модели; H_0 – нулевая гипотеза. Номер модели соответствует ее позиции в рейтинге от лучшей к худшей. $\text{Min } CAIC = 584,20$.

Т а б л и ц а 2

Оценки параметров лучшей модели логит-регрессии для описания среднего риска инвазии нематодами *R. arvalis*

Параметр	b	se	$\text{Wald-}X^2$	95 % ДИ		exp	95 % ДИ	
Interc.	38,34	8,38	20,94	21,89	54,78			
Широта	-0,72	0,15	23,22	-1,01	-0,43	$2,1^{-1}$	$2,7^{-1}$	$1,5^{-1}$
$\log_2(\text{Age} + 1)$	1,82	0,12	236,85	1,59	2,06	6,2	4,9	7,8

П р и м е ч а н и е. b – коэффициент регрессии; se – стандартная ошибка; $\text{Wald-}X^2$ – статистика Вальда: $[b_i/se(b_i)]^2$; exp – отношение шансов.

игнорирование прочих предикторов), показал, что зараженность нематодами у сего-

леток *R. arvalis* ($\lambda_0 = 3,4$) близка к таковой у годовиков ($\lambda_1 = 2,7$) (рис. 4, б). Однако на-

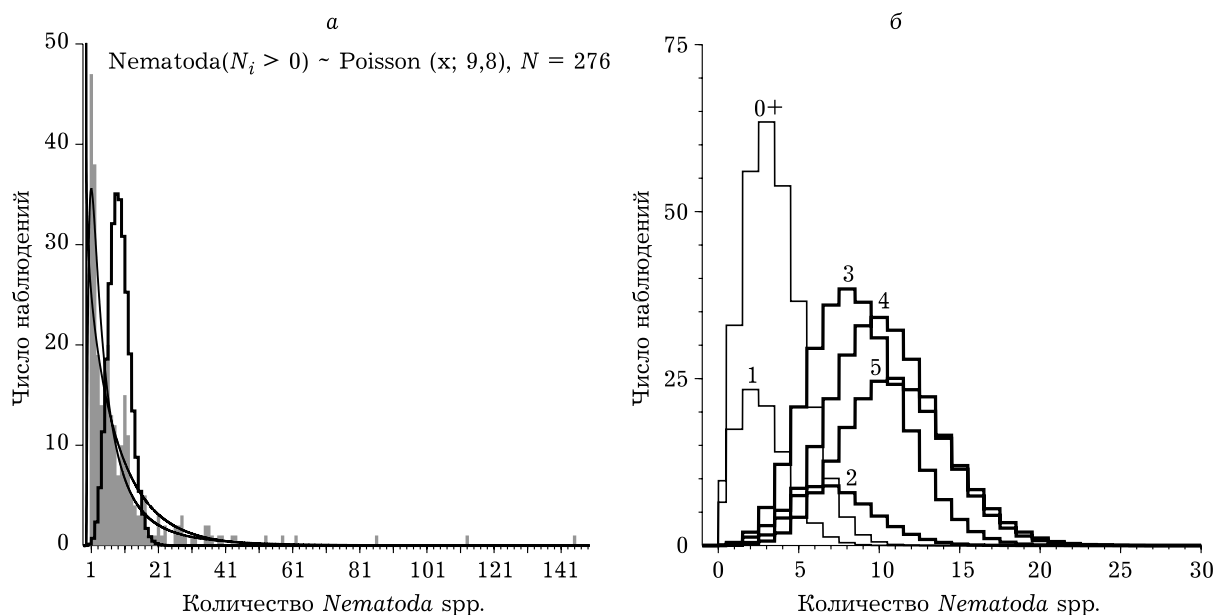


Рис. 4. Распределение числа нематод зараженных особей *R. arvalis* (а), аппроксимация распределениями: Пуассона (жирная ступенчатая), лог-нормальным и гамма (плавные). То же, но для отдельных возрастных классов – аппроксимация распределением Пуассона; числа около кривых распределений – возрастные классы (б)

Т а б л и ц а 3

Отбор моделей гамма-регрессии для среднего числа нематод у зараженных особей *R. arvalis*

№	Предиктор	<i>k</i>	$\Delta CAIC$	<i>w</i>
1	Долгота, $\log_2(\text{Age} + 1)$, NspNem	4	0	0,860
2	Широта, долгота, $\log_2(\text{Age} + 1)$, NspNem	5	5,15	0,065
8	Долгота, $\log_2(\text{Age}+1)$, широта, пол, морфа, NspNem	7	18,16	0,000
61	H_0	1	195,99	≈ 0 ,

П р и м е ч а н и е. NspNem – среднеегеометрическое количество видов нематод на особь хозяина. Min CAIC = 1622,75. Ост. обозн. см. табл. 1.

Т а б л и ц а 4

Оценки параметров лучшей модели гамма-регрессии для ожидаемого числа нематод у зараженных особей *R. arvalis*

Параметр	<i>b</i>	<i>se</i>	Wald- X^2	95 % ДИ		exp	95 % ДИ	
Interc	-8,04	0,799	101,2	-9,60	-6,47			
Долгота	0,13	0,013	108,1	0,11	0,16	1,14	1,11	1,17
$\log_2(\text{Age} + 1)$	0,30	0,051	35,3	0,20	0,40	1,35	1,23	1,50
NspNema	0,75	0,092	66,0	0,57	0,93	2,11	1,76	2,53

П р и м е ч а н и е. См. табл. 2.

чина с двухлетнего возраста ($\lambda_2 = 7,4$) отмечен существенный рост средней численности нематод, достигающий пика к четырем годам ($\lambda_4 = 14,4$). В старших возрастных группах (5+, 6+) наблюдаемая интенсивность заражения становится более вариабельной, демонстрируя как кажущееся снижение ($\lambda_5 = 10,3$), так и увеличение ($\lambda_6 = 15,7$) (см. рис. 4, б). Наблюдаемое распределение интенсивности инвазии (избыток нулей, тяжелый правый хвост; см. рис. 4, а) не соответствует распределению Пуассона как для всей группы зараженных особей (критерий Колмогорова – Смирнова, $p < 0,01$), так и для отдельных возрастных классов (см. рис. 4, б).

Поскольку и оценка дисперсионного отношения ($\phi = X^2/\text{dfRes} = 12,2 \gg 1$) для счетной регрессии (Пуассона) не удовлетворяет предположениям гомоскедастичности (сверхдисперсия), для описания динамики средней численности нематод на особь использована гамма-регрессия (табл. 3, 4) с логарифмическим преобразованием отклика.

Для определения важности предикторов, определяющих интенсивность инвазии амфибий нематодами, исследовано 64 модели. Максимальную статистическую поддержку получила модель с тремя предиктора-

ми: логарифмически преобразованный возраст, градиент запад-восток и число видов нематод у особи (см. табл. 3). Оценка прироста интенсивности инвазии при увеличении $\log_2(\text{Age} + 1)$ на единицу составила 1,4 (ДИ 1,2–1,5) раза (см. табл. 4). Это указывает на то, что наибольший прирост интенсивности инвазии отмечен в первые годы жизни. Среднеегеометрическое число нематод на особь возрастает в 1,14 (ДИ 1,1–1,2) раза на один градус с запада на восток в исследуемом регионе (см. табл. 4). Каждый новый вид нематод увеличивает интенсивность инвазии в 2,1 (ДИ 1,8–2,5) раза.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных популяциях *R. arvalis* среди эндопаразитов доминируют кишечные нематоды *O. filiformis* и *R. bufonis*. Преобладание этих видов, главным образом *O. filiformis*, прослежено в паразитарных комплексах и других видов бесхвостых амфибий, ведущих наземный образ жизни [Буракова, 2011; Жигилева, Кирина, 2015; Буракова, Малкова, 2021, 2023]. Это связано с широким распространением этих видов в Палеарктике, паразитированием на многих видах амфибий и рептилий [Рыжиков и др., 1980; Chikhlyayev

et al., 2016], с наземным образом жизни хозяина, синхронизацией активных фаз размножения паразитов с особенностями онтогенеза лягушек [Okulewicz et al., 2014; Ручин, Чихляев, 2013; Жигилева, Кирина, 2015].

Применение мультимодельного подхода позволило установить, что каждый дополнительный вид нематод увеличивает интенсивность инвазии хозяина в 2,1 (ДИ 1,76–2,53) раза. Паразиты характеризуются пространственным распределением внутри организма хозяина, занимая специфические участки гостального биотопа [Насурдинова, Жигилева, 2007]. Обнаруженные доминантные виды нематод занимают разные трофические ниши: *O. filiformis* локализуется преимущественно в передних отделах тонкого кишечника, а *R. bufonis* – в легких. Сопутствующие виды (*C. ornata*, *N. praeputiale*, *A. acuminata*) заселяют прямую кишку, где *C. ornata* чаще встречается в дистальных отделах, а *A. acuminata* – в проксимальных [Bjelić-Čabrilo et al., 2009; Chikhlyayev, Ruchin, 2014]. Численность/количество видов, использующих один гостальный биотоп, может регулироваться конкурентными взаимодействиями. Известно, что в кишечнике *O. filiformis* ограничивает распространение *C. ornata*. Однако гетерогенность кишечной среды (различия в pH, составе содержимого, площади поверхности) позволяет сосуществовать нескольким видам, каждый из которых занимает свою микронишу [Bjelić-Čabrilo et al., 2009]. Таким образом, увеличение количества видов нематод приводит к росту интенсивности инвазии благодаря пространственной разобщенности (разные отделы кишечника или органы), трофической специализации (использование разных ресурсов), снижению прямой конкуренции между видами. Эти механизмы позволяют паразитам эффективнее использовать ресурсы хозяина, увеличивая общую численность гельминтов в организме [Насурдинова, Жигилева, 2007].

Возраст *R. arvalis* подтвердил свою прогностическую ценность для оценки как риска заражения, так и интенсивности инвазии нематодами. В ряде работ отмечено увеличение уровня зараженности у остромордой лягушки [Ваккер, 2020] и других амфибий с возрастом [Однокурцев, Седалищев, 2008]. Обычно исследователи используют качественные возрастные категории: сеголетки, неполовозрелые

и половозрелые особи [Резванцева и др., 2010]. Иногда выделяют размерно-возрастные группы на основе длины тела [Однокурцев, Седалищев, 2008; Буракова, 2011; Ваккер, 2020]. В настоящей работе на примере *R. arvalis* рассчитаны изменения риска и интенсивности инвазии с использованием абсолютного возраста животных в годах. Выявлено, что прирост риска инвазии наиболее высок у *R. arvalis* от сеголеток до трехлетнего возраста. В этот период у остромордых лягушек отмечен активный рост всего тела, что определяет максимальные годовые приросты костной ткани и высокие энергетические потребности. Известно, что скорость питания амфибий уменьшается с возрастом и связана с размером тела. Например, у ювенильных *R. arvalis* она составляет 4,2 % от массы тела в сутки, снижаясь до 1,3 % у взрослых особей [Loman, 1979]. Это связано с различиями в скорости переваривания пищевых объектов, а также в стратегии охоты. Ювенильные особи потребляют преимущественно мелких беспозвоночных, в то время как взрослые используют энергосберегающую стратегию “подстерегания”, ориентируясь на крупную добычу, что сокращает число пойманных экземпляров в сутки. Кроме того, с возрастом снижаются энергозатраты на рост [Loman, 1979; Иценко, Скурыхина, 1981]. Поскольку заражение *O. filiformis* происходит при случайном заглатывании с пищевыми объектами, а *R. bufonis* – через кожу и носовые ходы, меньшее количество поедаемых объектов и малоподвижная стратегия охоты у взрослых особей снижают вероятность заражения нематодами. В условиях континентального климата особи *O. filiformis* и *R. bufonis* способны переживать зимовку в организме хозяина [Ваккер, 2020]. Однако срок жизни взрослых паразитических нематод составляет всего несколько месяцев [Дубинина, 1950; Goater, 1992]. Вероятно, это влияет преимущественно на сезонные различия в интенсивности инвазии, а не на накопление нематод с возрастом, поскольку генерация этих паразитов обновляется ежегодно. Именно увеличение линейных размеров тела амфибий и связанные с этим особенности пищевого поведения повышают риск заражения паразитами в первые годы жизни. После трех лет темп прироста риска заражения снижается. Это объясняется несколькими причинами.

Во-первых, у половозрелых особей замедляется рост [Байтиминова, Вершинин, 2017; Ляпков, 2024]. Во-вторых, они переходят на менее активный способ охоты, что приводит к уменьшению количества заглатываемых объектов. Параллельно с этим устанавливается баланс между поступлением новых инвазионных личинок *O. filiformis* и *R. bufonis* в организм хозяина (перорально и перкутанно соответственно) и отмиранием гельминтов прошлогодней генерации [Ваккер, 2020].

Изменения климата могут модифицировать уязвимость видов [Pacifi et al., 2017]. С доиндустриальных времен средняя глобальная температура увеличилась на 1,0 °C [Climate Change..., 2021]. Вопрос о роли изменения климата в сокращении популяций амфибий остается дискуссионным. В качестве одного из косвенных механизмов этого процесса рассматривают вспышки паразитарных инвазий [Luedtke et al., 2023]. В настоящем исследовании изучены местообитания *R. arvalis*, расположенные в пределах умеренного пояса и характеризующиеся незначительным контрастом основных климатических характеристик, обусловленных географической дистанцией. Разность среднегодовой температуры между крайними точками не превышает 1 °C, что сопоставимо со сценарием RCP2.6, предполагающим минимальное глобальное потепление к 2100 году [Duan et al., 2016]. Тем не менее наблюдаемые различия температурного режима оказывают измеримое влияние на продолжительность активного периода амфибий. В среднем он увеличивается на 15–20 дней на 55° с. ш. по сравнению с 58° с. ш. На основании оценок отношений шансов установлено, что более продолжительный период активности повышает шансы заражения паразитами в 6,3 (ДИ 4,5–8,1) раза в южных популяциях по сравнению с северными в пределах изученного региона.

Различие в среднегодовом количестве осадков между исследованными западными и восточными районами составляет порядка 300 мм, что отражается в смене растительных сообществ. Авторы должны отметить, что в данной работе южные исследованные биотопы совпадают с восточными. Они располагаются на территории Ишимской равнины, значительную часть которой занимают лесостепные ландшафты [Котляков, 2003].

В условиях дефицита влаги амфибии вынуждены концентрироваться в понижениях рельефа вблизи пресных водоемов [Мисюра, Марченковская, 2011], что контрастирует с более влажными лесными массивами других изученных районов, где животные защищены от прямых солнечных лучей под пологом леса. Прибрежные зоны с плотным растительным покровом создают оптимальные условия для развития яиц нематод и последующего заражения хозяев [Ваккер, 2018]. Высокая локальная плотность хозяев и благоприятные условия для реализации жизненных циклов паразитов обеспечивают и высокую плотность инвазионных личинок в окружающей среде, что, безусловно, повышает риск инвазии.

При этом интенсивность инвазии значительно возрастает только с запада на восток. Возможно, это связано с тем, что высокая степень агрегированности амфибий возле водоемов в степных биотопах Ишимской равнины, когда вероятность заражения уже достигла своего максимума, оказывает основное влияние на рост интенсивности инвазии.

Дальнейшие исследования позволяют уточнить понимание механизмов влияния климата и его динамики на распространение и интенсивность паразитарных инвазий амфибий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изученных местообитаниях *R. arvalis* доминируют нематоды *O. filiformis* и *R. bufonis*, что обусловлено экологическими особенностями вида хозяина. Возраст амфибий и количество видов нематод у особей – важные индивидуальные характеристики, определяющие интенсивность инвазии. Применение двухкомпонентной модели обобщенной регрессии позволило количественно оценить влияние возраста и географического положения местообитания как на риск заражения, так и на интенсивность инвазии у *R. arvalis* в пределах изучаемого региона. Показано, что вероятность заражения снижается в северном направлении, а интенсивность инвазии увеличивается к востоку. Результаты могут быть использованы для разработки стратегий мониторинга и сохранения популяций амфибий в условиях глобальных изменений окружающей среды.

Благодарности

Авторы выражают благодарность к. б. н. С. Д. Вершининой за активное участие в сборе материала в разные годы проводимых исследований и И. В. Братцевой за помощь в подготовке списка литературы.

Вклад авторов

Малкова Е. А. – сбор материала, определение возраста животных, статистический анализ, обсуждение результатов, написание и редактирование текста, Буракова А. В. – сбор материала, паразитологический анализ, обсуждение результатов, написание и редактирование текста, Кшнясев И. А. – статистический анализ, обсуждение результатов, написание и редактирование текста, Вершинин В. Л. – сбор материала, редактирование текста.

Финансирование

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

Соблюдение этических стандартов

Животные были собраны, обработаны и подвергнуты эвтаназии в соответствии с протоколом от 11.03.2023, одобренным комиссией по биоэтике ИЭРиЖ УрО РАН.

Конфликт интересов

Авторы подтверждают отсутствие конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

Байtimiрова Е. А., Вершинин В. Л. Межпопуляционная изменчивость темпов роста и полового созревания самцов остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) // Сиб. экол. журн. 2017. Т. 24, № 1. С. 12–20. [Baytimirova E. A., Vershinin V. L. Interpopulation Variation in Growth and Puberty Rate of Moor Frog Males (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) // Contemporary Problems of Ecology. 2017. Vol. 10, N 1. P. 9–16.]

Бреев К. А. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб. Л.: ВНИИОРХ, 1976. С. 109–126.

Буракова А. В. Экология и гельминтофауна остромордых лягушек (*Rana arvalis*) разного возраста // Рос. паразитол. журн. 2011. № 4. С. 7–14.

Буракова А. В., Малкова Е. А. Видовой состав паразитов *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 (Amphibia: Ranidae) в окрестностях Висимского государственного природного биосферного заповедника // Рос. паразитол. журн. 2021. Т. 15, № 1. С. 16–24.

Буракова А. В., Малкова Е. А. Гельминты сеголетков серой жабы (*Bufo bufo*) на особо охраняемых природных территориях Урала и анализ ее паразитофауны на территории России // Биология внутр. вод. 2023. № 2. С. 281–288. [Burakova A. V., Malkova E. A. Helminths of Gray Toad (*Bufo bufo*) Fingerlings in Specially Protected Natural Areas of the Urals and Analysis of

Its Parasite Fauna on the Territory of Russia // Inland Water Biology. 2023. Vol. 16, N 2. P. 369–376.]

Буракова А. В., Вершинин В. Л., Вершинина С. Д. Сравнительный анализ паразитофауны остромордой лягушки *Rana arvalis* в средовых градиентах Урала // Биология внутр. вод. 2022. № 4. С. 412–424. [Burakova A. V., Vershinin V. L., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasite Fauna of *Rana arvalis* in the Environmental Gradients of Ural // Inland Water Biology. 2022. Vol. 15, N 4. P. 464–475.]

Ваккер В. Г. Паразитарная система нематоды *Oswaldocruzia filiformis* (Strongylida: Molineidae) в Казахстане // Принципы экологии. 2018. № 4. С. 44–64.

Ваккер В. Г. Вопросы экологии нематоды *Rhabdias bufonis* (Nematoda: Rhabdiasidae) в степной зоне Республики Казахстан // Принципы экологии. 2020. № 1. С. 43–67.

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

Вершинин В. Л. Морфа *Striata* у представителей рода *Rana* (Amphibia, Anura) – причины адаптивности к изменениям среды // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, № 1. С. 65–71.

Вершинин В. Л., Буракова А. В., Вершинина С. Д. Сравнительный анализ паразитоценозов амфибий сем. Ranidae (Anura) в градиенте урбанизации // Экология. 2017. № 5. С. 385–395. [Vershinin V. L., Burakova A. V., Vershinina S. D. Comparative Analysis of the Parasitocenoses of Amphibians from the Family Ranidae (Anura) in the Urbanization Gradient // Rus. J. Ecol. 2017. Vol. 48, N 5. P. 466–475.]

Дубинина М. Н. Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник. М.; Л.: ЗИН АН СССР, 1950. С. 340–350.

Жигилева О. Н., Кирина И. Ю. Заражение гельминтами сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) на западной границе ареала // Паразитология. 2014. № 47, вып. 2. С. 165–169.

Жигилева О. Н., Кирина И. Ю. Зараженность гельминтами остромордой (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) и сибирской (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) лягушек в Западной Сибири // Сиб. экол. журн. 2015. Т. 22, № 2. С. 287–292. [Zhigileva O. N., Kirina I. Yu. Helminth Infestation of the Moor Frog (*Rana arvalis* Nilsson, 1842) and the Siberian Tree Frog (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) in Western Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2015. Vol. 8, N 2. P. 232–236.]

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

Ищенко В. Г., Скурыхина Е. С. О биоценотической роли остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в зоне подтаежных лесов Зауралья // Фауна Урала и Европейского Севера. Свердловск, 1981. С. 57–62.

Кириллова Н. Ю., Кириллов А. А. Репродуктивная структура гемипопуляции *Cosmocerca ornata* (Nematoda: Cosmocercidae) в озерных лягушках – *Pelophylax ridibundus* (Pallas, 1771) (Anura: Ranidae) разного фенотипа // Соврем. герпетология. 2015. Т. 15, вып. 1/2. С. 55–62.

Котляков В. М. Географический энциклопедический словарь. М.: Большая рос. энцикл., 2003. 903 с.

Лебединский А. А. Гельминтофауна озерных лягушек в условиях антропогенного воздействия и связь инва-

- зии с их полиморфизмом // Животные в природных экосистемах. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. пед. ун-та, 1994. С. 25–32.
- Леденцов А. В. Сравнение двух методов учета численности остромордой лягушки // Вопросы герпетологии: материалы Седьмой Всесоюз. герпетол. конф. 1989. С. 143–144.
- Леденцов А. В. Динамика возрастной структуры и численности репродуктивной части популяции остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1990. 18 с.
- Ляпков С. М. Скелетохронология амфибий и рептилий: основы методологии, разнообразие задач и перспективы // Зоол. журн. 2024. Т. 103, № 6. С. 31–44.
- Минеева О. В. Особенности динамики заражения озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas) некоторыми видами гельминтов: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2006. 18 с.
- Мисюра А. Н., Марченковская А. А. Днепровско-Орельский природный заповедник как резерват батрахофауны в Приднепровском регионе // Биол. вестн. Мелитопольского гос. пед. ун-та им. Богдана. 2011. № 1(2). С. 40–48.
- Насурдинова Н. М., Жигилева О. Н. Конкуренция гельминтов в паразитарных сообществах остромордой лягушки *Rana arvalis* // Вест. ТюмГ У. 2007. № 6. С. 205–209.
- Однокурцев В. А., Седалищев В. Т. Гельминтофауна сибирской лягушки (*Rana amurensis* Boulenger, 1886) Якутии, ее половозрастная и сезонная изменчивость // Поволж. экол. журн. 2008. № 2. С. 112–119.
- Расписание погоды: сайт. СПб., 2004–2005. //rp5.ru (дата обращения: 28.01.2025).
- Резванцева М. В., Лада Г. А., Кулакова Е. Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья // Вест. ТГУ. 2010. Т. 15, вып. 2. С. 646–659.
- Ручин А. Б., Чихляев И. В. Гельминтофауна остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (Amphibia: Anura) в Республике Мордовия // Рос. паразитол. журн. 2013. № 3. С. 27–34.
- Рыжиков К. М., Шарпило В. П., Шевченко Н. Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
- Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В. и др. Метатеркарии трематод – паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 298 с.
- Чихляев И. В. Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2004. 19 с.
- Abdullah M. Behavioural effects of temperature on insects // The Ohio J. Sci. 1961. Vol. 61, N 4. P. 212–219.
- Anderson D. R., Burnham K. P., White G. C. AIC model selection in overdispersed capture-recapture data // Ecology. 1994. Vol. 75. P. 1780–1793.
- Assemian N. E., Bony K. Y., Konan K. F., Aliko N. G., Ousou H. K. Helminth infection pattern of *ptychadena mascareniensis* from daloa city (Ivory coast) with respect to frog age and sex // Int. J. Inform. Res. Rev. 2016. Vol. 3, N 1. P. 1717–1721.
- Barton D. P. Dynamics of natural infections of *Rhabdias cf. hylae* (Nematoda) in *Bufo marinus* (Amphibia) in Australia // Parasitology. 1998. Vol. 117. P. 505.
- Bjelić-Čabrilo O., Popović E., Paunović A. Helminthofauna of *Pelophylax kl. esculentus* (Linne, 1758) from Petrovaradinski Rit Marsh (Serbia) // Helminthologia. 2009. Vol. 46, N 1. P. 107–111.
- Cameron A. C., Trivedi P. K. Regression Analysis of Count Data. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1998. 411 p.
- Chikhlyayev I. V., Ruchin A. B. The helminth fauna study of European common brown frog (*Rana temporaria* Linnaeus, 1758) in the Volga basin // Acta Parasitol. 2014. Vol. 59, N 3. P. 459–471.
- Chikhlyayev I. V., Ruchin A. B., Fayzulin A. I. The Helminth fauna study of European common toad *Bufo bufo* (Linnaeus, 1758) in the Volga Basin // Nature Environ. Pollut. Technol. 2016. Vol. 15, N 3. P. 1103.
- Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / Ed. V. Masson-Delmotte. Cambridge: Cambridge University Press, 2021. 2391 p.
- Duan R. Y., Kong X. Q., Huang M. Y., Varela S., Ji X. The potential effects of climate change on amphibian distribution, range fragmentation and turnover in China // Peer J. 2016. Vol. 4. Art. e2185.
- Gardner T. Declining amphibian populations: a global phenomenon in conservation biology // Animal Biodiversity and Conservation. 2001. Vol. 24, N 2. P. 25–44.
- Garner T. W. J., Schmidt B. R., Martel A., Pasmans F., Muths E., Cunningham A. A., Weldon C., Fisher M. C., Bosch J. Mitigating amphibian chytridiomycoses in nature // Phil. Trans. R. Soc. Biol. Sci. 2016. Vol. 371, N 1709. Art. 20160207.
- Goater C. P. Experimental population dynamics of *Rhabdias bufonis* (Nematoda) in toads (*Bufo bufo*): density-dependence in the primary infection // Parasitology. 1992. Vol. 104. P. 179–187.
- Gustafson K. D., Newman R. A., Pulis E. E., Cabarle K. C. Skeletochronological Assessment of Age-Parasitism Relationships in Wood Frogs (*Lithobates sylvaticus*) // J. Herpetol. 2015. Vol. 49, N 1. P. 122–130.
- Hallinger M. J., Taubert A., Hermosilla C. Endoparasites infecting exotic captive amphibian pet and zooanimals (Anura, Caudata) in Germany // Parasitol. Res. 2020. Vol. 119. P. 3659–3673.
- Hocking D. J., Babbitt K. J. Amphibian contributions to ecosystem services // Herpetol. Conservat. Biol. 2014. Vol. 9, N 1. P. 1–17.
- Loman J. Food, feeding rates, and prey-size selection in juvenile and adult frogs, *Rana arvalis* Nilss. and *R. temporaria* L. // Ekol. Pol. 1979. Vol. 27. P. 581–601.
- Luedtke J. A., Chanson J., Neam K., Hobin L., Maciel A. O., Catenazzi A., Borzée A., Hamidy A., Aowphol A., Jean A., Sosa-Bartuano Á., Fong G. A., Anslem de Silva, Fouquet A., Angulo A., Kidov A. A., Saravia A. M., Diesmos A. C., Tominaga A., Shrestha B., Gratwicke B., Tjaturadi B., Martínez Rivera C. C., Almazán C. R. V., Stuart S. N. Ongoing declines for the world's amphibians in the face of emerging threats // Nature. 2023. Vol. 622. P. 308–314.
- McDowell A. From the help desk: hurdle models // The Stata J. 2003. Vol. 3, N 2. P. 178–184.
- Mellanby K. Low temperature and insect activity // Proc. of the Royal Soc. of London. Ser. B – Biol. Sci. 1939. Vol. 127, N 849. P. 473–487.
- Mordecai E. A., Paaijmans K. P., Johnson L. R., Balzer C., Ben-Horin T., de Moor E., McNally A., Pawar S.,

- Ryan S. J., Smith T. C., Lafferty K. D. Optimal temperature for malaria transmission is dramatically lower than previously predicted // *Ecol. Lett.* 2013. Vol. 16. P. 22–30.
- Mullahy J. Specification and Testing of Some Modified Count Data Models // *J. Econometrics.* 1986. Vol. 33. P. 341–365.
- Okulewicz J. H., Łysowski R., Buńkowska K., Perecmatysiak A. Helminth Communities of Green and Brown Frogs from Poland (Lower Silesia Region) // *J. Herpetol.* 2014. Vol. 48, N 1. P. 34–37.
- Orlova M. V., Kshnyasev I. A., Orlov O. L., Zhigalin A. V. Some factors behind the density dynamics of bat flies (Diptera: Nycteribiidae) – ectoparasites of the boreal chiropterans: omitted predictors and hurdle model identification // *Vestnik zoologii.* 2015. Vol. 49, N 4. P. 333–340.
- Pacifici M., Visconti P., Butchart S. H. M., Watson J. E. M., Cassola F. M., Rondinini C. Species' traits influenced their response to recent climate change // *Nature Climate Change.* 2017. Vol. 7, N 3. P. 205–208.
- Saglam N., Arikan H. Endohelminth fauna of the marsh frog *Rana ridibunda* from Lake Hazar, Turkey // *Diseases of Aquatic Organisms.* 2006. Vol. 72, N 3. P. 253–260.
- Silva C. De S., Ávila R. W., Morais D. H. Helminth community dynamics in a population of *Pseudopaludicola pocoto* (Leptodactylidae: Leiuperinae) from Northeast-Brazilian // *Helminthologia.* 2018. Vol. 55, N 4. P. 292.
- Spieler M., Schierenberg E. On the development of the alternating free-living and parasitic generations of the nematode *Rhabdias bufonis* // *Invertebrate Reproduction and Development.* 1995. Vol. 28, N 3. P. 193–203.
- Svinin A. O., Bashinskiy I. V., Litvinchuk S. N., Ermakov O. A., Ivanov A. Yu., Neymark L. A., Vedernikov A. A., Osipov V. V., Drobot G. P., Dubois A. *Strigea robusta* causes polydactyly and severe forms of Rostand's anomaly P in water frogs // *Parasites Vectors.* 2020. Vol. 13, N 1. Art. 381.
- Vasnetko E. V., Siddikov B. H. The Effect of the Ecology of Toads on the Distribution of Helminths // *Tr. J. Zool.* 1999. Vol. 23. P. 107–110.

Nematode infestation in *Rana arvalis* Nilsson, 1842: the role of age and geographic location

E. A. MALKOVA¹, A. V. BURAKOVA¹, I. A. KSHNYASEV¹, V. L. VERSHININ^{1, 2}

¹*Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of Russian Academy of Sciences
202, 8 Marta st., Yekaterinburg, 620144, Russia
E-mail: bay@ipae.uran.ru*

²*Ural Federal University
48, Kuybysheva st., Yekaterinburg, 620002, Russia*

In the studied populations of *Rana arvalis* Nilsson, 1842 (ranging from the western macroslope of the Middle Urals to the Ishim Plain), ten parasite species were identified, with the nematodes *Oswaldocruzia filiformis* (Goeze, 1782) and *Rhabdias bufonis* (Schränk, 1788) being dominant. A two-component (hurdle) model—combining binomial regression (infection probability) and gamma regression (infestation intensity)—provided the best biological and statistical fit for nematode infestation patterns. Both infection probability and intensity increased with host age, peaking at 3–4 years: each unit increase in \log_2 -transformed age [$\log_2(\text{Age}+1)$] raised the odds of infestation 6.2-fold (95 % CI: 4.9–7.8) and intensity 1.4-fold (1.2–1.5). Intensity also increased 2.1-fold (1.8–2.5) per additional nematode species. Geographic trends revealed latitudinal and longitudinal variability: infestation odds decreased 2.1-fold (1.5–2.7) per degree northward, while intensity increased 1.14-fold (1.1–1.2) per degree eastward. Neither host morph (striata/maculata) nor sex significantly influenced nematode infestation parameters.

Key words: *Rana arvalis*, skeletochronology, nematodes, endoparasites, climate.