

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПАРАЗИТОЦЕНОЗОВ АМФИБИЙ СЕМ. RANIDAE (ANURA) В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ

© 2017 г. В.Л. Вершинин^{а, б}, А.В. Буракова^а, С.Д. Вершинина^а

^аИнститут экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

^бУральский федеральный университет, 620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19

e-mail: vol_de_mar@list.ru

Поступила в редакцию 11.11.2016 г.

Исследована паразитофауна представителей сем. Ranidae (*R. arvalis*, *R. temporaria* и *P. ridibundus*) в градиенте урбанизации. Обнаружены 22 вида паразитов 4 систематических групп: Protozoa, Trematoda, Monogeneoidea и Nematoda. Трансформация паразитоценозов с ростом урбанизации, наряду с сохранением специфики, характерной для адаптивной субзоны каждого из видов амфибий, сопровождается их обеднением, а также увеличением доли трематод, что ведет к снижению устойчивости системы и повышает вероятность паразитарного загрязнения среды.

Ключевые слова: паразитофауна, бесхвостые амфибии, градиент урбанизации, вид-вселенец, структура доминирования, Ranidae.

DOI: 10.7868/S0367059717050080

Преобразование таких коэволюционных систем, как паразит–хозяин, изменение их коадаптивных связей в условиях урбанизации и фрагментации среды важны и требуют глубокого изучения [1]. Известно, что синергическое действие поллютантов и других антропогенных факторов приводит к функциональному дисбалансу иммунной системы амфибий, делая животных более восприимчивыми к паразитарным инвазиям [2]. Появление видов-вселенцев увеличивает потенциальные риски, связанные с внедрением новых паразитарных систем в автохтонные сообщества. Подобные изменения могут приводить к вспышкам зоонозных инвазий [3], что существенно снижает показатели здоровья среды. Поэтому мониторинг динамики паразито-хозяинных отношений и паразитарного загрязнения среды имеет важное значение.

Паразитоценозы бесхвостых амфибий урбанизированных территорий исследованы недостаточно и, как правило, на одном виде хозяина [4–9]. Антропогенные ландшафты восточного склона Среднего Урала, включая урбанизированные территории, заселены тремя представителями бесхвостых амфибий семейства Ranidae, включающих два нативных вида бурых лягушек (остромордая — *Rana arvalis* Nilsson, 1842, травяная — *Rana temporaria* Linnaeus, 1758) и один инвазивный (озерная — *Pelophylax ridibundus* Pallas, 1771) из группы зеленых лягушек. Цель настоящего

исследования — сравнительный анализ паразитофауны вышеупомянутых видов в градиенте урбанизированной среды, что представляет несомненный интерес.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился в 2010–2014 гг. на территории городской агломерации Екатеринбурга и в пригородной лесной зоне. Исследование паразитофауны амфибий выполнено методом полного гельминтологического вскрытия [10]. Всего обследовано 1736 животных: *R. arvalis* — 1106, *R. temporaria* — 196 (данные из зоны многоэтажной застройки отсутствуют в связи с гибелью популяции), *P. ridibundus* — 434 экз.

Идентификация паразитов [11, 12] и оценка зараженности амфибий выполнены на основе следующих показателей: экстенсивность инвазии (ЭИ, %) — доля зараженных особей хозяина в исследованной выборке; индекс обилия паразитов (ИО, экз/особь) — средняя численность паразитов определенного вида у всех особей хозяина [13]. Для оценки значимости различий по ЭИ использован критерий χ^2 с поправкой Йетса, а по ИО — дисперсионный анализ. В связи с обилием Protozoa и большей патогенной значимостью макропаразитов для амфибий [14] анализ структуры доминирования проведен без учета простейших. Оценка доминирования выполнена по

А.А. Кириллову [15]: доминанты — виды, составляющие 30% и более от общего числа животных; субдоминанты — 10–30%; обычные — 1–10%; редкие — 0.1–1%; единичные — 0.01–0.1%.

Для проведения сравнений в градиенте урбанизации нами использована типизация городских ландшафтов [16]. В пределах крупного промышленного города выделены 4 зоны местообитаний земноводных: многоэтажная застройка (II), малоэтажная застройка (III), лесопарковая зона (IV) и загородная территория (K — контроль). Зональная принадлежность конкретного местообитания определяется степенью освоенности территории человеком (этажность жилой застройки, плотность населения, уровень бытового и промышленного загрязнения). В качестве контроля для *R. arvalis* была выбрана загородная популяция в 23 км от г. Екатеринбурга, для *R. temporaria* — популяции в пойме рек Сысерти и Серги, для *P. ridibundus* — популяция с оз. Кожаккуль. По минеральному составу поверхностных вод и температурному режиму отмечается градиентная дифференциация, ежегодно подтверждаемая гидрохимическими анализами нерестовых водоемов. Для городских водоемов характерно значимо большее ($F = 2.99, p = 0.036$) количество быстроокисляемой кислородом органики — показатель БПК₅ [16], свидетельствующее о высокой эвтрофикации. Гидрохимические анализы выполнены в лаборатории физико-химических анализов Уральского государственного горного университета.

Расчет перекрытия видовых спектров паразитов проведен с помощью модифицированного индекса Мориситы [17]:

$$C_M = \frac{2 \sum P_{ix} P_{iy}}{\sum (P_{ix}^2 + P_{iy}^2)},$$

где P_{ix} — доля вида i в спектре выборки x , P_{iy} — доля вида i в спектре выборки y . Статистическая обработка результатов выполнена с помощью программного пакета Statistica for Windows 6.0.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Видовой состав паразитов у *R. arvalis*, *R. temporaria* и *P. ridibundus*

В целом у изученных представителей семейства Ranidae отмечено 22 вида паразитов, относящихся к 4 систематическим группам: Protozoa — 2, Trematoda — 13, Monogenoidea — 1, Nematoda (гельминты) — 6. Видовой состав паразитов и показатели зараженности приведены в табл. 1. Общими для трех представителей сем. Ranidae являются 4 вида паразитов: простейшие — *O. ranarum*, трематоды — *H. cylindracea* и *H. volgensis*, mtc. и нематода *O. filiformis*.

Структура паразитарных сообществ у трех видов земноводных в градиенте урбанизации

Состав паразитарного сообщества напрямую зависит от экологической ниши и жизненного цикла вида-хозяина. Трансформация биоценологических связей амфибий в условиях городских экосистем приводит к сокращению круга их промежуточных и дефинитивных хозяев, изменениям в видовых спектрах паразитов, их доле и обилии. Известно, что спектры питания остромордой и травяной лягушек обеднены и специфичны в условиях урбанизации [18]. Показано [19], что в питании взрослых остромордых лягушек II зоны отсутствуют прямокрылые и чешуекрылые. Анализ интеграции вида-вселенца озерной лягушки в биоценозы выявил незначительное перекрытие его спектра питания с бурыми лягушками [20] наряду с высокой долей наземных кормов 60–75%, где присутствуют крупные формы (Odonata, Carabiidae, Hymenoptera), являющиеся промежуточными хозяевами ряда трематод и не потребляемые аборигенными амфибиями [21]. Остромордая и травяная лягушки вне периода размножения обитают на суше, зимовка *R. arvalis* также протекает на суше, в то время как у *R. temporaria* — на дне водоемов. Большую часть активного периода жизни *P. ridibundus* проводит в водоемах и является, как и травяная лягушка, водозимующим видом. Наряду с биотическими факторами сокращение площади наземной части местообитаний городских популяций амфибий и рост их локальной плотности, повышение температуры, снижение влажности почвы, эвтрофикация водоемов в градиенте урбанизации [22] также оказывают влияние на трансформацию паразитоценозов.

Структура паразитоценозов амфибий представлена на рис. 1. Доля паразитических простейших у *R. arvalis* составляет от 19.38 до 59.78% для изученных территорий (см. рис. 1а). Из двух отмеченных видов опалин *O. ranarum* повсеместно преобладает (от 92.84 до 100%) над *C. dimidiata* (от 1.96 до 7.16%), полностью отсутствующей в зоне III. Доля трематод у *R. arvalis* относительно высока на урбанизированной территории.

Для *R. temporaria* в сравнении с *R. arvalis* для всех изученных территорий характерна большая доля простейших, представленных только *O. ranarum* (см. рис. 1а, б). Высокая встречаемость *O. ranarum* у бурых лягушек определяется синхронизацией массового появления инвазионной стадии этой опалины с периодом икрометания *R. arvalis* и *R. temporaria* [23]. Доля нематод у травяной лягушки с ростом урбанизации снижается от 9.72 и 9.47% в лесопарках и контроле

(соответственно) до 2.3% на селитебной территории и всегда заметно выше доли трематод. Известно преобладание геогельминтов в паразитофауне *R. temporaria*, связанное с уровнем влажности биотопа [24]. Показана приуроченность травяной лягушки к выходам холодных подземных вод [25], которые не относятся к префрендума трематод и останавливают развитие их яиц [26]. Единичные экземпляры моногенеи *P. integerrimum* найдены в популяциях *R. temporaria* IV зоны и в контроле.

Для *P. ridibundus* загородной популяции характерна более высокая в сравнении с урбанизированными территориями доля простейших (см. рис. 1в), представленных двумя видами, но в отличие от бурых лягушек у размножающейся позже озерной лягушки преобладает *C. dimidiata* (от 96.21% до 100%). Для городских популяций *P. ridibundus* отмечена более высокая доля трематод на урбанизированных территориях, а нематоды представлены отдельными особями *O. filiformis* только в популяциях IV зоны и контроля.

В связи со сложными жизненными циклами и специфичными хозяевами именно макропаразиты амфибий представляют потенциальный интерес как индикаторы экосистемных трансформаций. В сложном сбалансированном сообществе, характеризующемся высоким видовым разнообразием, патогенность паразитов низка [27, 28]. Синергическое действие поллютантов приводит к функциональному дисбалансу иммунной системы амфибий, делая животных более восприимчивыми к паразитарным инвазиям [2]. В этих условиях гельминты амфибий могут оказывать прямое негативное воздействие на состояние организмов своих хозяев [14], поэтому структура макропаразитарных комплексов проанализирована нами более подробно. В табл. 2 приведены данные по соотношению видов макропаразитов у исследуемых видов амфибий в градиенте урбанизации.

Доминирующим видом у *R. arvalis* (без учета простейших) для всех территорий является трематода *H. volgensis*, mtc., заражающая хозяина в результате активного перкутанного проникновения церкарий в организм хозяина. Супердоминирование личинок *H. volgensis* отмечено в зоне III и контроле (см. табл. 1, 2). Неоднократно зафиксирована гибель сеголеток остромордой лягушки, переполненных цистами этого паразита (рис. 2). Наибольшее разнообразие нематод наблюдается в загородных популяциях *R. arvalis* и IV зоне: *O. filiformis*, *C. ornata*, *R. bufonis*, *N. praeputiale* (см. табл. 2). В IV зоне *O. filiformis* становится обычным видом при самых высоких показателях зараженности в градиенте урбанизации (см. табл. 1).

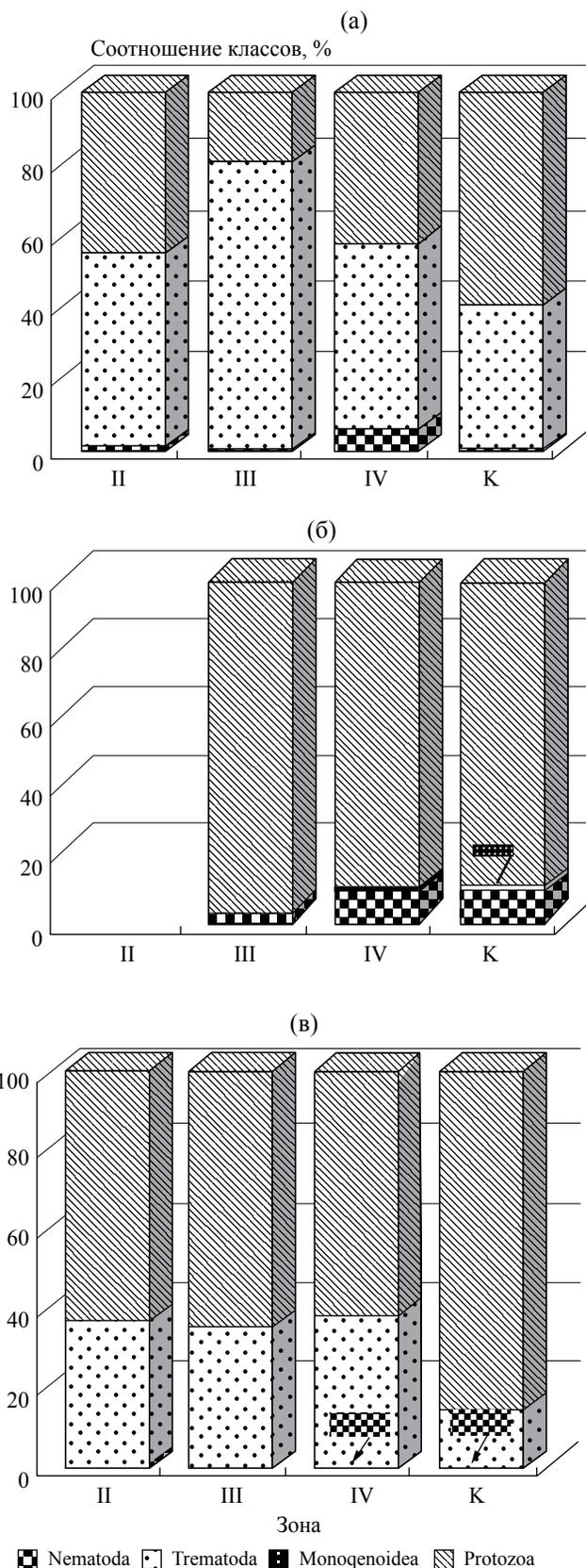


Рис. 1. Соотношение классов паразитов у изученных видов в градиенте урбанизации: а — *R. arvalis*, б — *R. temporaria*; в — *P. ridibundus*.

Таблица 1. Видовой состав паразитов и показатели заражения исследуемых видов амфибий

Виды паразитов	Виды амфибий по зонам																	
	<i>R. arvalis</i>						<i>R. temporaria</i>						<i>P. ridibundus</i>					
	II	III	IV	K	II	III	IV	K	II	III	IV	K	II	III	IV	K		
Protozoa																		
<i>Opalina ranarum</i> Dujardin, 1841	45.6	47.3	50.1	45.2	—	48.1	46.8	50.0	6.1	0	0	0	6.1	0	0	1.3		
	6.08	7.03	5.67	17.13	—	12.2	17.1	38.5	1.8	0	0	0	1.8	0	0	1.7		
<i>Cerpedea dimidiata</i> (Metcalf, 1923)	0.9	0	1.0	0.5	—	0	0	0	68.7	69.8	60.2	70.0	68.7	53.4	35.4	70.0		
	0.47	0	0.20	0.34	—	0	0	0	46.6	53.4	35.4	70.7	46.6	53.4	35.4	70.7		
Trematoda																		
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	33.8	1.2	2.0	1.4	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0.9	0	7.5		
	1.49	0.02	0.05	0.03	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0.009	0	2.2		
<i>Opisthiolephya ranae</i> (Frölich, 1791)	5.3	6.0	0	0	—	0	0	0	6.1	14.7	0	46.3	6.1	14.7	0	46.3		
	0.18	0.11	0	0	—	0	0	0	10.3	12.4	0	8.9	10.3	12.4	0	8.9		
<i>Pleurogenes claviger</i> (Rudolphi, 1819)	0	0	0	0	—	0	1.6	0	0	0	0	2.5	0	0	0	2.5		
	0	0	0	0	—	0	0.11	0	0	0	0	0.1	0	0	0	0.1		
<i>Pleurogenes intermedius</i> Issaitschikov, 1926	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	1.3	0	0	0	1.3		
	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0.13	0	0	0	0.13		
<i>Prototocus confusus</i> (Looss, 1894)	0	0	0	0	—	0	0	0	4.3	13.8	4.1	3.8	4.3	13.8	4.1	3.8		
	0	0	0	0	—	0	0	0	19.0	17.4	22.3	1.2	19.0	17.4	22.3	1.2		
<i>Pleurogenoides medians</i> (Olsson, 1876)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	1.7	0	0		
	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0.09	0	0	0	0.09	0	0		
<i>Pleurogenoides stromi</i> (Travassos, 1930)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	1.3	0	0	0	1.3		
	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0.01	0	0	0	0.01		
<i>Gorgoderina skrjabini</i> Pigulewsky, 1953	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Gorgodera pawlowskyi</i> (Pigulewsky, 1952)	0	0	0	0	—	0	0	2.4	0	0	0	0	0	0	0	0		
	0	0	0	0	—	0	0	0.2	0	0	0	0	0	0	0	0		

<i>Naupometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	0.4 0.04	0	4.4 0.14	0.5 0.005	—	0	0	18.3 0.6	0	3.4 0.04	0	3.8 0.09
<i>Pneumonoeces variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	5.0 0.2
<i>Echinorhynchium recurvatum</i> (Linstow, 1873) mtc	0	0	1.2 0.09	0	—	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962) mtc	25.0 6.26	42.5 29.0	26.9 0.4	36.7 11.5	—	3.8 0.08	0	0	0.9 0.02	0	0	0
Monogenoidea												
<i>Polystoma integerrimum</i> (Frölich, 1791)	0	0	0	0	—	0	3.2 0.03	1.2 0.01	0	0	0	0
Nematoda												
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	8.3 0.18	6 0.16	13.6 0.58	4.3 0.08	—	3.8 0.25	41.9 1.26	37.8 1.89	0	0	0.8 0.008	5.0 0.006
<i>Cosmocerca ornata</i> (Dujardin, 1845)	0	0	4.2 0.07	4.3 0.08	—	0	0	1.2 0.07	0	0	0	0
<i>Neorailletnema praeputiale</i> (Skjabin, 1916)	0	0	0.6 0.006	0.5 0.01	—	0	0	6.1 0.11	0	0	0	0
<i>Aplectana acuminata</i> (Schrank, 1788)	0	0	0	0	—	0	0	2.4 0.22	0	0	0	0
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i> (Zeder, 1800)	0	0	0	0	—	0	0	2.4 0.22	0	0	0	0
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	1.3 0.02	0	2.6 0.08	0.5 0.06	—	1.9 0.04	11.3 0.6	22.0 1.6	0	0	0	0
Количество видов паразитов	8	5	10	9	—	4	5	10	5	6	3	12

Примечание. Над чертой — экстенсивность инвазии (%), под чертой — индекс обилия (экз/особь); mtc — метациркий.

Таблица 2. Соотношение видов паразитов (%) у исследуемых видов амфибий в градиенте урбанизации

Виды паразитов	Виды амфибий по зонам											
	<i>R. arvalis</i>				<i>R. temporaria</i>				<i>P. ridibundus</i>			
	II	III	IV	K	II	III	IV	K	II	III	IV	K
	Trematoda											
<i>Dolichosaccus rastellus</i> (Olsson, 1876)	18.33	0.06	0.59	0.28	—	0	0	0	0	0.03	0	16.88
<i>Opisthogylyphe ranae</i> (Frölich, 1791)	2.21	0.37	0	0	—	0	0	0	35.24	41.39	0	69.66
<i>Pleurogenes claviger</i> (Rudolphi, 1819)	0	0	0	0	—	0	5.65	0	0	0	0	0.78
<i>Pleurogenes intermedius</i> Issaitschikov, 1926	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0.97
<i>Prostotocus confusus</i> (Looss, 1894)	0	0	0	0	—	0	0	0	64.7	58.15	99.96	8.97
<i>Pleurogenoides medians</i> (Olsson, 1876)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0.29	0	0
<i>Pleurogenoides stromi</i> (Travassos, 1930)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0.1
<i>Gorgoderina skrzjabini</i> Pigulewsky, 1953	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	0.1
<i>Gorgodera pawlowskyi</i> (Pigulewsky, 1952)	0	0	0	0	—	0	0	3.99	0	0	0	0
<i>Haplometra cylindracea</i> (Zeder, 1800)	0.05	0	1.78	0.04	—	0	0	11.72	0	0.14	0	0.68
<i>Pneumonoeces variegatus</i> (Rudolphi, 1819)	0	0	0	0	—	0	0	0	0	0	0	1.37
<i>Echinoparyphium recurvatum</i> (Linstow, 1873) mtc	0	0	1.14	0	—	0	0	0	0	0	0	0
<i>Holostephanus volgensis</i> (Sudarikov, 1962) mtc	76.98	99.04	87.35	97.73	—	21.05	0	0	0.06	0	0	0
	Monogenoidea											
<i>Polystoma integerrimum</i> (Frölich, 1791) <i>integerrimum</i>	0	0	0	0	—	0	1.61	0.25	0	0	0	0
	Nematoda											
<i>Oswaldocruzia filiformis</i> (Goeze, 1782)	2.16	0.53	7.23	0.69	—	68.42	62.9	38.65	0	0	0.04	0.49
<i>Cosmoserca ornata</i> (Dujardin, 1845)	0	0	0.89	0.69	—	0	0	1.5	0	0	0	0
<i>Neorailietema praeputiale</i> (Skrjabin, 1916)	0	0	0.08	0.08	—	0	0	2.24	0	0	0	0
<i>Aplectana acuminata</i> (Schrank, 1788)	0	0	0	0	—	0	0	4.49	0	0	0	0
<i>Neoxysomatium brevicaudatum</i> (Zeder, 1800)	0	0	0	0	—	0	0	4.49	0	0	0	0
<i>Rhabdias bufonis</i> (Schrank, 1788)	0.27	0	0.94	0.49	—	10.53	29.84	32.67	0	0	0	0
Количество паразитов	1855	4885	4038	2469	—	19	124	401	3371	3465	2749	1025

Примечание. mtc — метатеркарии.

На селитебных территориях исчезают геогельминты *C. ornata* и *N. praeputiale*. Вместе с тем только для этих территорий отмечена трематода *O. ranae*, а в зоне II существенно возрастают доля и зараженность *D. rastellus* (см. табл. 1, 2), промежуточными хозяевами которой являются гастроподы рода Лупнаеа. *R. arvalis* выступает как окончательный и дополнительный, т.е. амфиксенический хозяин *D. rastellus* [21]. Аккумулирующий характер урбоценозов способствует повышению эвтрофикации (росту БПК₅ и минерализации) нерестовых водоемов амфибий [29], нарастанию биомассы водорослей, повышению численности промежуточных хозяев (брюхоногих моллюсков, насекомых) и обилию продуцируемых ими церкарий. Это увеличивает вероятность трематодной инвазии [30], усиливающейся у *R. arvalis* на урбанизированной территории.

В гельминтофауне загородных популяций *R. temporaria* и популяциях IV зоны преобладают нематоды (см. табл. 1, 2). Ядро составляют геогельминты *O. filiformis* и *R. bufonis*, а обычными видами являются: *C. ornata*, *N. praeputiale*, *A. acuminata*, *N. brevicaudatum*. В лесопарковой зоне и на загородной территории отмечен *P. integerrimum* — узкоспецифичная моногенеза с ограниченным кругом хозяев [14]. Показано [31], что представители класса Monogenoidea чувствительны к повышенной минерализации воды, чем, вероятно, объясняется их отсутствие в городских популяциях *R. temporaria*.

На урбанизированных территориях происходит обеднение видового состава паразитов, сопровождающееся изменением степени доминирования оставшихся видов: сокращается доля *R. bufonis* и растет доля *O. filiformis* (с низкими относительно других зон показателями зараженности) из сем. Trichostrongyloidea, представители которого обладают оболочкой, малопроницаемой для минеральных и органических веществ [32], что, возможно, обуславливает высокую долю этого вида на селитебной территории (зона III). Наряду с *R. bufonis* одним из субдоминантов здесь становится трематода *H. volgensis*, mtc. Отсутствие *C. ornata* на селитебных территориях у бурых лягушек, вероятно, связано с уязвимостью личинок этой нематоды к уровню загрязнения городской среды. Аналогичные тенденции (сокращение видового и таксономического разнообразия, снижение экстенсивности и интенсивности инвазии) в городских паразитоценозах *R. temporaria* отмечены и другими исследователями [4, 7]. Заражение амфибий нематодами *R. bufonis* происходит перкутаным проникновением (на стадии инвазионных личинок) из влажной почвы и усиливается в дождливый сезон [33]. Поэтому стенотопная и влаголюбивая *R. temporaria* больше

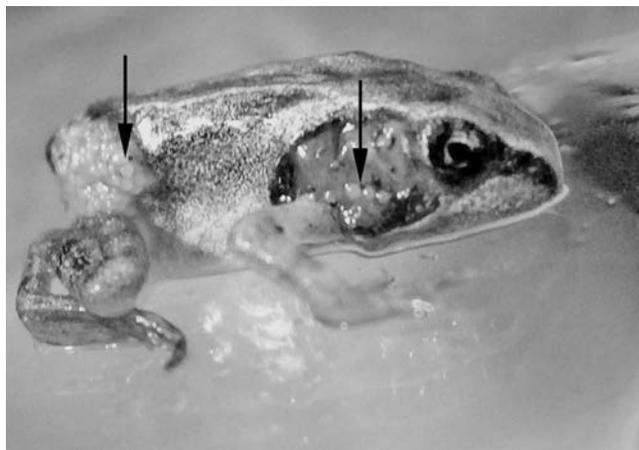


Рис. 2. Погибший сеголеток остромордой лягушки, инвазированный метацеркариями *Holostephanus volgensis* (лесопарковая зона г. Екатеринбурга; фото В.Л. Вершинина).

инвазирована нематодами в сравнении с эвритопной *R. arvalis*, использующей эвтрофные временные водоемы для размножения, где вероятность заражения трематодами повышается [34].

Особый интерес представляют паразитарные комплексы *P. ridibundus*, являющейся видом-вселенцем на восточном склоне Среднего Урала со второй половины XX в. Паразитоценозы нативных популяций озерной лягушки Центрального Черноземья представлены 21 видом трематод и 5 видами нематод [35], а на западном склоне Южного Урала они включают до 16 видов трематод и 3 видов нематод [8]. Для паразитофауны исследуемых территорий характерно преобладание трематод различной локализации, в то время как нематоды представлены единичными находками (см. табл. 1, 2).

Гельминтоценоз загородной популяции *P. ridibundus* включает 10 видов, шесть из которых (*P. claviger*, *P. stromi*, *P. variegatus*, *P. intermedius*, *D. rastellus*, *G. skrjabini*) не выявлены на урбанизированных территориях. Среди гельминтов доминирует *O. ranae*, субдоминант — *D. rastellus*. В самой молодой (сформировавшейся в 1998 г.) популяции *P. ridibundus* IV зоны выявлен один массовый вид — *P. confusus* и отмечена единичная находка *O. filiformis*, заражение которой, вероятно, носит случайный характер.

В популяциях селитебных территорий паразитофауна *P. ridibundus* значительно обеднена в сравнении с контролем и представлена преимущественно *P. confusus* и *O. ranae* — взрослыми формами трематод, для которых амфибии являются окончательным хозяином (автогенные биогельминты): *O. ranae* передается через пищевые объекты (гастроподы, головастики), а *P. confusus* обладает

Таблица 3. Зараженность разными группами паразитов изученных видов амфибий в градиенте урбанизации

Таксон	Показатель зараженности	Зона											
		II			III			IV			K		
		R. a.	R. t.	P. r.	R. a.	R. t.	P. r.	R. a.	R. t.	P. r.	R. a.	R. t.	P. r.
Protozoa	ЭИ	$\frac{46.49}{г}$	—	$\frac{72.17}{а}$	$\frac{47.31}{г}$	$\frac{48.07}{г}$	$\frac{69.82}{а, т}$	$\frac{51.09}{г}$	$\frac{46.77}{г}$	$\frac{60.16}{а, т}$	$\frac{45.71}{г}$	$\frac{50.0}{г}$	$\frac{71.25}{а, т}$
	ИО	$\frac{6.55}{4, г}$	—	$\frac{48.41}{4, а}$	$\frac{7.03}{4, т, г}$	$\frac{12.15}{4, а, г}$	$\frac{53.37}{3, а, т}$	$\frac{5.87}{4, г}$	$\frac{17.08}{4, а, г}$	$\frac{35.36}{2, 4, а, т}$	$\frac{17.47}{1, 2, 3, т, г}$	$\frac{38.52}{2, 3, а}$	$\frac{72.3}{1, 3, а}$
Trematoda	ЭИ	$\frac{50.44}{3, 4, г}$	—	$\frac{11.30}{2, 3, 4, а}$	$\frac{48.50}{3, 4, т, г}$	$\frac{3.84}{4, а, г}$	$\frac{30.17}{1, 3, 4, т, а}$	$\frac{33.33}{1, 2, т, г}$	$\frac{1.61}{4, а}$	$\frac{4.06}{1, 2, 4, а}$	$\frac{37.61}{1, 2, т, г}$	$\frac{18.29}{2, 3, а, г}$	$\frac{58.75}{1, 2, 3, а, т}$
	ИО	$\frac{7.94}{2, г}$	—	$\frac{29.31}{а}$	$\frac{29.09}{1, 3, 4, т}$	$\frac{0.07}{4, а, г}$	$\frac{29.87}{т}$	$\frac{7.32}{2, т}$	$\frac{0.11}{4, а, г}$	$\frac{22.34}{т}$	$\frac{11.52}{2, т}$	$\frac{0.76}{2, 3, а, г}$	$\frac{12.75}{т}$
Mogonoidae	ЭИ	—	—	—	—	—	—	—	3.22	—	—	1.21—	—
	ИО	—	—	—	—	—	—	—	0.03	—	—	0.01	—
Nematoda	ЭИ	$\frac{9.21}{3}$	—	—	$\frac{5.99}{3}$	$\frac{5.76}{3, 4}$	—	$\frac{15.17}{1, 2, 4, т}$	$\frac{45.16}{2, а, г}$	$\frac{0.81}{т}$	$\frac{9.05}{3, т}$	$\frac{48.78}{2, а, г}$	$\frac{5.0}{т}$
	ИО	$\frac{0.19}{3}$	—	—	$\frac{0.16}{3}$	$\frac{0.28}{3, 4}$	—	$\frac{0.74}{1, 2, 4, г}$	$\frac{1.85}{2, 4, а, г}$	$\frac{0.008}{а, т}$	$\frac{0.23}{3, г, т}$	$\frac{4.10}{2, 3, а, г}$	$\frac{0.063}{а, т}$
	N	228	—	115	167	52	116	501	62	123	210	82	80

Примечание. R. a. — *R. arvalis*, R. t. — *R. temporaria*, P. r. — *P. ridibundus*; ЭИ — экстенсивность инвазии (%), ИО — индекс обилия (экз/особь); значимые различия над чертой — значение; под чертой — значимость (внутри вида амфибий между зонами: 1 — с зоной II; 2 — с зоной III; 3 — с зоной IV; 4 — с зоной K; между видами амфибий внутри зоны: а — с *R. arvalis*; т — с *R. temporaria*; г — с *P. ridibundus*); N — количество особей амфибий.

пластичным жизненным циклом [36] и занимает большую долю в гельминтоценозах городских популяций озерной лягушки благодаря широкому кругу промежуточных и окончательных хозяев. Кроме того, во II зоне у озерных лягушек отмечены единичные метацеркарии *H. volgensis*. Высокая доля трематод в паразитоценозе *P. ridibundus* обусловлена особенностями экофизиологии — ее гемоглобин обладает повышенным сродством к кислороду [37], что позволяет ей обитать и зимовать в эвтрофных водоемах на городских территориях (в отличие от *R. temporaria*), где обилие промежуточных хозяев трематод (лимнеид) и температуры на 3–5°C выше, чем в контроле [29], обеспечивают благоприятные условия массового выхода церкарий. Полное отсутствие *C. ornata* у озерной лягушки объясняется тем, что на урбанизированных территориях инвазия амфибий нематодой не отмечается при низкой зараженности в природных популяциях, что показали ранее проведенные исследования, выполненные на популяциях озерной лягушки в пределах нативного ареала [8]. Относительно бедный состав паразитарных сообществ озерной лягушки исследуемых популяций мы связываем с тем, что она на данной территории является инвазивным видом.

Несмотря на антропогенную трансформацию местообитаний амфибий, сохраняется значительное сходство спектров паразитарных сообществ с их исходным состоянием. Так, отмечено существенное перекрытие спектров по индексу Мориситы для всех изученных видов Ranidae в градиенте урбанизации между зонами: 72.9–97.8% — для *R. arvalis*, 99.5–99.9% — для *R. temporaria*, 83.8–99.6% — для *P. ridibundus*. В то же время сравнение суммарных спектров паразитофауны (см. табл. 2) показало их сходство у бурых лягушек (57%) наряду со значительным расхождением таковых с *P. ridibundus*: 3% сходства с *R. arvalis* и 1% — с *R. temporaria*.

Изменение характеристик зараженности в градиенте урбанизации

Данные о зараженности амфибий разными таксономическими группами паразитов приведены в табл. 3. У всех изученных Ranidae в градиенте урбанизации не обнаружено внутривидовых различий по ЭИ Protozoa. Этот показатель значимо выше у *P. ridibundus* в сравнении с *R. arvalis* ($\chi^2 = 14.15$, $p = 0.0002$) и *R. temporaria* ($\chi^2 = 6.79$, $p = 0.009$) в контроле и на селитебных территориях. Индекс обилия простейших у изученных видов амфибий значимо выше на загородной территории: $F(3, 1102) = 21.895$, $p < 0.0001$ — для остромордой, $F(2, 193) = 7.0970$, $p = 0.001$ — для травяной и $F(3, 430) = 3.0578$, $p = 0.028$ — для озерной). Наиболее

низкий ИО Protozoa отмечен у *R. arvalis* — самого наземного из рассматриваемых видов, наиболее высокий — у *P. ridibundus*. По зараженности трематодами *R. arvalis* отмечено существенное увеличение ЭИ на селитебных территориях ($\chi^2 = 6.77$, $p = 0.009$ и $\chi^2 = 4.08$, $p = 0.043$ для зон II и III в сравнении с контролем соответственно; для этих же зон в сравнении с IV зоной $\chi^2 = 18.15$, $p = 0.0001$ и $\chi^2 = 11.37$, $p = 0.007$ соответственно), при этом ИО значимо выше ($F(3, 1102) = 13.655$, $p < 0.00001$) в зоне III, где показатель БПК₅ максимален [29].

Экстенсивность инвазии *R. arvalis* нематодами выше в IV зоне в сравнении с другими территориями ($\chi^2 = 4.32$ – 8.61 , $p = 0.003$ – 0.039); достоверно больше для этой зоны также ИО ($F(3, 1102) = 7.7838$, $p = 0.00004$). У травяной лягушки на урбанизированных территориях снижается зараженность многоклеточными паразитами. Так, ЭИ трематодами значимо ниже на всех городских территориях в сравнении с контролем ($\chi^2 = 4.76$, $p = 0.029$ и $\chi^2 = 8.33$, $p = 0.004$ для III и IV зон соответственно). Также достоверно снижается ИО в сравнении с загородной территорией ($F(2, 193) = 3.6859$, $p = 0.027$). Для животных IV зоны и контроля нет значимых различий по зараженности нематодами, в то время как амфибии селитебной территории меньше заражены геогельминтами. В III зоне ЭИ значимо ниже ($\chi^2 = 20.22$, $p < 0.0001$ в сравнении с IV и $\chi^2 = 25.08$, $p < 0.001$ в сравнении с контролем), ИО так же значимо ниже для селитебной территории ($F(2, 193) = 9.4209$, $p = 0.0001$). Анализ зараженности озерной лягушки показал, что доля инвазированных трематодами особей (ЭИ) значимо выше в контроле (в сравнении с IV зоной — $\chi^2 = 73.23$, $p < 0.0001$, с зоной III — $\chi^2 = 14.74$, $p = 0.0001$, с зоной II — $\chi^2 = 47.66$, $p < 0.0001$), в то время как ИО выше на городских территориях. Малочисленные в контроле и IV зоне геогельминты полностью отсутствуют у *P. ridibundus* в селитебной части города.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, для изученных видов семейства Ranidae повсеместно характерна зараженность простейшими и трематодами. Нематоды отмечены у *R. arvalis* и *R. temporaria* в популяциях всех зон, а у *P. ridibundus* они отсутствуют на селитебных территориях. Наблюдаемое изменение соотношения паразитов разных таксонов в популяциях *R. arvalis*, *R. temporaria* и *P. ridibundus* обусловлено спецификой жизненного цикла хозяев и различиями в биологии групп паразитов. Каждый из исследованных видов хозяев в загородных местообитаниях исходно обладает определенным вариантом паразитарного

сообщества, соответствующим их экологической нише и микробиотопическим особенностям местообитаний. Так, в паразитоценозах *R. arvalis* — эвритопного и наиболее наземного вида, наименьшая среди изученных амфибий зараженность простейшими, низкая зараженность нематодами при исходно высоком их разнообразии и значительная трематодами. Особенностью паразитоценозов *R. arvalis* на исследуемой территории является высокая в сравнении с двумя другими видами инвазированность метацеркариями трематоды *H. volgensis*, обусловленная, как мы полагаем, синхронизацией периода появления церкарий и головастиков *R. arvalis*. Жизненные циклы личинок *P. ridibundus* и *R. temporaria* по временным и экологическим параметрам не совпадают с цикличностью *H. volgensis* и поэтому их зараженность этой трематодой намного ниже.

Для паразитоценозов стенотопной травяной лягушки, тяготеющей к влажным наземным биотопам и выходам холодных подземных вод, помимо высокой доли Protozoa, характерно высокое разнообразие геогельминтов при сравнительно невысокой доле трематод, а также наличие моногенеи, отмечаемой только у *R. temporaria*. Для *P. ridibundus*, ведущей преимущественно водный образ жизни, характерна самая высокая среди изученных видов зараженность простейшими в сочетании с высоким видовым разнообразием трематод при единичной встречаемости нематод.

Видовое богатство и ряд параметров, характеризующих состояние паразитарных сообществ как многоклеточных паразитов, так и Protozoa, для всех изученных представителей семейства Ranidae меняются с ростом урбанизации в соответствии с преобразованием хронологической структуры популяций амфибий и микробиотопической специфики городских местообитаний: соотношению их водной и наземной части, температуры и химизма среды, плотности популяций хозяина, его места в урбаноценозах. Наряду с общими трендами, выражающимися в исчезновении ряда видов и упрощении структуры паразитарных сообществ, связанном с выпадением части промежуточных хозяев и обеднением пищевого рациона амфибий, процесс их преобразования протекает в рамках видовой специфики. Адаптивная субзона каждого конкретного вида хозяина определенным образом канализирует этот процесс. Рост обилия макропаразитов у *R. arvalis* и *P. ridibundus* на урбанизированных территориях сопряжен со снижением их разнообразия. Упрощение структуры паразитоценозов в градиенте урбанизации и увеличение доли макропаразитов за счет представителей Trematoda снижают гомеостаз коадаптивной системы и ведут к увеличению риска паразитарного загрязнения среды.

Исследование поддержано Программой 211 Правительства РФ (соглашение № 02.А03.21.0006). Авторы выражают благодарность А.Г. Трофимову за помощь в оформлении статьи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Session S. K., Franssen R. A., Horner V.L. Morphological clues from multilegged frogs: are retinoids to blame? // Science. 1999. V. 284. P. 800–802.
2. Blaustein A.R., Johnson P.T.J. Explaining Frog Deformities // Scientific American. 2003. V. 288. № 2. P. 60–65.
3. Безр С. А., Воронин М.В. Церкариозы в урбанизированных экосистемах. М.: Наука, 2007. 240 с.
4. Лебединский А.А. Земноводные в условиях урбанизированных территорий: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. М., 1984. 24 с.
5. Резванцева М.В. Материалы по гельминтофауне озерной лягушки *Rana ridibunda* в окрестностях Тамбова // Вестн. ТГУ. 2008. Т. 13. Вып. 5. С. 330–332.
6. Матвеева Е.А. Эколого-фаунистические особенности гельминтофауны *Rana ridibunda* Pall. на территории Ульяновской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ульяновск, 2009. 24 с.
7. Чихляев И. В., Файзулин А. И., Замалетдинов Р. И., Кузовенко А.И. Трофические связи и гельминтофауна *Rana esculenta* complex (Anura, Amphibia) урбанизированных территорий Волжского бассейна // Праці Українського герпетологічного товариства. 2009. № 2. С. 102–109.
8. Зарипова Ф.Ф., Юмагулова Г.Р., Файзулин А.И. Гельминтофауна озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) урбанизированных территорий Республики Башкортостан // Современная герпетология. 2012. Т. 12. Вып. 3/4. С. 134–142.
9. Johnson P.T.J., Hoverman J.T., McKenzie V.J. et al. Urbanization and wetland communities: applying metacommunity theory to understand local and landscape effects // J. of Applied Ecology. 2012. V. 50. P. 34–42.
10. Ивашкин В.М., Контримавичус В.М., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных позвоночных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 123 с.
11. Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 275 с.
12. Судариков В. Е., Шигин А. А., Курочкин Ю. В. и др. Метацеркарии трематод — паразиты пресноводных гидробионтов Центральной России. М.: Наука, 2002. Т. 1. 298 с.
13. Бреев К.А. Применение математических методов в паразитологии // Проблемы изучения паразитов и болезней рыб: Изв. ВНИИОРХ. 1976. Т. 105. С. 109–126.

14. *Koprivnikar J., Marcogliese D.J., Rohr J.R.* et al. Macroparasite Infections of Amphibians: What Can They Tell Us? // *EcoHealth*. 2012. V. 9. № 3. P. 342–360.
15. *Кириллов А.А.* Сообщества гельминтов обыкновенного ужа *Natrix natrix* L. (Reptilia: Colubridae) юга Северного Поволжья // *Изв. Самар. науч. центра РАН*. 2011. Т. 13. № 1. С. 127–134.
16. *Вершинин В.Л.* Урбанистический градиент и его многолетняя динамика как основа эффективного контроля состояния популяций амфибий // *Вопросы герпетологии: Мат-лы 4-го съезда Герпетологического об-ва им. А.М. Никольского*. СПб.: Русская коллекция, 2011. С. 56–65.
17. *Hurlbert S.H.* The measurement of niche overlap and some relatives // *Ecology*. 1978. V. 59. № 1. P. 67–77.
18. *Вершинин В.Л.* Динамика питания сеголеток бурых лягушек в период завершения метаморфоза // *Экология*. 1995. № 1. С. 68–75.
19. *Вершинин В.Л.* Видовой состав и биологические особенности амфибий ряда промышленных горюдов Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1983. 24 с.
20. *Вершинин В. Л., Иванова Н.Л.* Специфика трофических связей вида-вселенца — *Rana ridibunda* Pall. в зависимости от условий местообитаний // *Поволжский экологич. журн*. 2006. № 2/3. С. 119–128.
21. *Кириллов А. А., Кириллова Н. Ю., Чихляев И.В.* Трематоды наземных позвоночных Среднего Поволжья. Тольятти, 2012. 329 с.
22. *Vershinin V.L.* Ecological specificity and microevolution in amphibian populations in urbanized areas // *Ecological specificity of amphibian populations. Advances in amphibian research in the former Soviet Union*. V. 7. Pensoft Publishers. Moscow–Sophia, 2002. P. 1–161.
23. *Bush A.O., Fernandez J.C., Esch G.W., Seed J.R.* Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites. Cambridge University Press, 2002. 566 p.
24. *Чихляев И.В., Ручин А.Б., Алексеев С.К., Корзинов В. А.* К гельминтофауне травяной лягушки — *Rana temporaria* Linnaeus, 1768 (Amphibia: Anura) из разных местообитаний Калужской области // *Современная герпетология*. 2013. Т. 13. Вып. 1/2. С. 58–63.
25. *Гаранин В.И.* Земноводные и пресмыкающиеся Волжско-Камского края. М.: Наука, 1983. 176 с.
26. *Paull S.H., Johnson P.T.* High temperature enhances host pathology in a snail–trematode system: possible consequences of climate change for the emergence of disease // *Freshwater Biology*. 2011. V. 56. P. 767–778.
27. *Marcogliese D.J.* Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? // *Intern. J. for Parasitology*. 2005. V. 35. P. 705–716.
28. *Johnson P.T.J., Preston D. L., Hoverman J.T., LaFonte B.E.* Host and parasite diversity jointly control disease risk in complex communities // *PNAS*. 2013. V. 110. № 42. P. 16916–16921.
29. *Vershinin V.L., Vershinina S.D., Berzin D.L.* et al. Long-term observation of amphibian populations inhabiting urban and forested areas in Yekaterinburg, Russia // *Scientific Data*. 2015. 2. Article number 150018. P. 1–13. DOI: 10.1038/sdata.2015.18 (2015).
30. *Johnson P.T. J., Chase J. M., Dosch K. L.* et al. Aquatic eutrophication promotes pathogenic infection in amphibians // *PNAS*. 2007. V. 104. P. 15781–15786.
31. *Чернова Т.Н.* Влияние солевого режима озера Палеостомы на паразитофауну рыб // *Тр. ВНИИ морского рыбного хозяйства и океанографии*. М.: ВНИРО. 1975. Т. CV. С. 121–127.
32. *Скрябин К.И., Шихобалова Н.П., Шульц Р.С.* Основы нематодологии. Трихостронгилиды животных и человека. М.: Изд-во АН СССР. 1954. Т. 3. 683 с.
33. *Barton D.P.* Dynamics of natural infections of *Rhabdias* cf. *hylae* (Nematoda) in *Bufo marinus* (Amphibia) in Australia // *Parasitology*. 1998. V. 117. P. 505–513.
34. *Kiesecker J.M., Skelly D.K.* Effects of disease and pond drying on gray tree frog growth, development and survival // *Ecology*. 2001. V. 82. № 7. P. 1956–1963.
35. *Резванцева М.В., Лада Г.А., Кулакова Е.Ю.* Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек *Rana esculenta* complex на Востоке Центрального Черноземья // *Вестн. ТГУ*. 2010. Т. 15. Вып.2. С. 646–659.
36. *Минеева О.В.* Сезонная динамика численности и возрастного состава гемипопуляции марит *Prosotocus confusus* (Fasciolida, Pleurogenidae) из озерной лягушки Саратовского водохранилища // *Современная герпетология*. 2010. Т. 10. Вып. 1/2. С. 8–13.
37. *Проссер Л.* Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1977. Т. 2. 576 с.