

На правах рукописи

Резванцева Марина Викторовна

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА
ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК
(*RANA ESCULENTA* COMPLEX)
НА ВОСТОКЕ ЦЕНТРАЛЬНОГО ЧЕРНОЗЕМЬЯ**

Специальность 03.02.11 – паразитология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2012

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего профессионального образования «Тамбовский государственный университет имени Г.Р. Державина» на кафедре биологии

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Лада Георгий Аркадьевич

Официальные оппоненты: **Пельгунов Андрей Николаевич**,
доктор биологических наук,
Центр паразитологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, и.о. директора

Евланов Игорь Анатольевич,
доктор биологических наук, профессор,
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт экологии Волжского бассейна РАН, заведующий лабораторией популяционной экологии ИЭВБ РАН

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии Карельского научного центра РАН

Защита состоится 17 мая 2012 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного Д 002.213.03 при ФГБУН Институте проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН по адресу: 117071, г. Москва, Ленинский проспект, 33.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ОБН РАН по адресу: 117071, г. Москва, Ленинский проспект, 33.

Автореферат разослан " ____ " апреля 2012 г.

www.sevin.ru

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



Малютина Татьяна Анатольевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Зеленые лягушки (*Rana esculenta* complex) более 250 лет привлекают внимание исследователей. По современным представлениям, в Центральной и Восточной Европе комплекс включает три таксона: озерную (*Rana ridibunda* Pallas, 1771), прудовую (*Rana lessonae* Cramerano, 1882) и съедобную (*Rana esculenta* Linnaeus, 1758) лягушек. Последняя – продукт гибридизации двух первых видов. Комплекс характеризуется необычными эволюционно-генетическими механизмами, изучение которых имеет большое значение для понимания процессов видообразования. Это гибридизация, неменделевское наследование, полиплоидия и разные типы популяционных систем с участием однополых и двуполых гибридов (Бергер, 1976; Uzzell et al., 1977, 1980; Borkin et al., 1987; Виноградов и др., 1988; Vinogradov et al., 1990, 1991; Graf, Polls Pelaz, 1989; Günther, 1990; Tunner, Heppich-Tunner, 1991; Hotz et al., 1992; Лада, 1995; Lada et al., 1995; Ragghianti et al., 1995; Plötner, 2005). Проведение экологических исследований, в том числе в области паразитологии, – одна из первоочередных задач изучения комплекса зеленых лягушек, с учетом современных представлений о нем. В Центральном Черноземье представлены все три вида зеленых лягушек, образующие различные типы популяционных систем (Lada et al., 1995), что дает возможность успешного проведения подобных исследований.

Зеленые лягушки в качестве промежуточных, окончательных и резервуарных хозяев принимают широкое участие в циркуляции многих паразитов рептилий, птиц и млекопитающих. Они являются удобной моделью для изучения ряда общих проблем экологической паразитологии (влияние биологии и экологии, численности и распределения хозяина на инвазию паразитами, взаимоотношений паразита и хозяина) (Догель, 1948).

Цель и задачи исследования. Цель настоящей работы – сравнительная характеристика гельминтофауны и сообществ гельминтов трех видов зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в условиях восточной части Центрального Черноземья.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить видовой состав гельминтофауны зеленых лягушек из разных районов Центрального Черноземья.
2. Произвести сравнительный анализ состава гельминтов и зараженности ими трех видов зеленых лягушек.
3. Выявить особенности гельминтофауны в зависимости от половой и возрастной структуры популяции хозяина.
4. Исследовать временную динамику гельминтофауны зеленых лягушек (в разное время сезона, в последующие друг за другом годы).
5. Изучить сообщества гельминтов зеленых лягушек.

Научная новизна. Впервые проведено сравнительное исследование гельминтофауны и сообществ гельминтов трех видов зеленых лягушек с учетом современных представлений о гибридогенном комплексе *Rana esculenta*. На большом материале выявлены особенности видового состава гельминтов, зараженности ими каждого вида лягушек, связь гельминтофауны с половой и возрастной структурой популяции хозяина, ее временная динамика. Впервые для территории бывшего СССР дана характеристика гельминтофауны гибридогенной *Rana esculenta*, выявлено 15 видов гельминтов: Trematoda – 12, Nematoda – 3. Все паразиты земноводных Тамбовской и Воронежской областей отмечаются впервые. Впервые в качестве случайного (постциклического) хозяина взрослые *R. lessonae* указываются для нематоды *Thelandros tba*.

Теоретическое и практическое значение. Полученные результаты вносят вклад в изучение проблемы гибридогенного видообразования у зеленых лягушек. В частности, они проливают свет на выяснение вопроса об экологической дифференциации трех видов комплекса. Материалы диссертации могут быть использованы в преподавании университетских учебных дисциплин «Герпетология», «Паразитология», «Фауна и экология животных родного края», а также в практической деятельности в области гельминтологии.

Апробация работы. Результаты исследования излагались на X юношеских Вернадских чтениях (Тамбов, 2008); III региональной конференции «Эколого-фаунистические исследования в Центральном Черноземье и сопредельных территориях» (Липецк, 2008); международной конференции «Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения» (Пенза, 2008); IV съезде герпетологического общества им. А.М. Никольского «Изучение и охрана биоразнообразия амфибий и рептилий Северной Евразии: новые подходы в теории и практике» (Казань, 2009); международной научной конференции «Теоретические и практические проблемы паразитологии» (Москва, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 научных работ, из них 5 статей в изданиях из Перечня ВАК.

Структура и объем работы. Диссертация общим объемом 274 страницы состоит из введения, десяти глав, выводов и списка литературы (390 источников, в том числе 92 – на иностранных языках), включает 46 таблиц и 16 рисунков.

Благодарности. Я искренне признательна научному руководителю Г.А. Ладе (Тамбов); И.В. Чихляеву (Тольятти) за ценные консультации, рекомендации и помощь в работе над диссертацией; Ю.М. Розанову и С.Н. Литвинчуку (Санкт-Петербург) за определение видовой принадлежности и плоидности лягушек из Харьковской области; А.И. Зобову, Н.А. Карпову, Н.Ф. Марченко, Е.В. Печенюк (ХГЗ), Д.А. Шабанову, А.В. Коршунову (Харьков) за помощь в организации исследования; Д.С. Аксенову, А.В. Гончарову,

Е.Ю. Кулаковой, А.С. Моднову, М.П. Зеленской (Тамбов), В.Л. Резванцеву, О.С. Фролову (Тамбов) за помощь в сборе материала; В.Н. Резванцевой (Тамбов) за моральную поддержку во время написания диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ВВЕДЕНИЕ

Обосновывается необходимость проведения специального гельминтологического исследования трех видов зеленых лягушек в связи с важностью изучения их экологической дифференциации и недостатком сведений.

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК (*RANA ESCULENTA* COMPLEX) И ИХ ГЕЛЬМИНТОВ

Рассматривается история изучения зеленых лягушек, начиная с К. Линнея и до современности. Особое внимание уделено современным представлениям об этой группе. Далее дается обзор литературы, посвященной гельминтам зеленых лягушек.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Основной материал собран в Хоперском государственном заповеднике (ХГЗ) (Новохоперский район Воронежской области) в 2006–2008 гг. Здесь имеет место смешанная популяционная система зеленых лягушек *REL*-типа. В эти же годы проведено исследование на массовом виде (озерная лягушка) под Тамбовом, где представлены популяционные системы *R*, *L*, *LE*, *REL*-типов. В 2009 г. вблизи с. Гайдары (Харьковская область, Змиевский район) проведено дополнительное исследование гельминтофауны *R. esculenta*, в том числе диплоидных и триплоидных гибридов. Общий объем материала составил 799 особей (*R. ridibunda* – 456, *R. lessonae* – 254, *R. esculenta* – 89): в ХГЗ – 581 экз. (*R. ridibunda* – 265, *R. lessonae* – 254, *R. esculenta* – 62), под Тамбовом – 191 экз. (*R. ridibunda*), в окрестностях с. Гайдары – 27 (*R. esculenta*). Видовая принадлежность лягушек из ХГЗ и окрестностей Тамбова определялась по внешним морфологическим признакам (Бергер, 1976; Банников и др., 1977; Лада, 1995). Ранее правильность видовой идентификации лягушек и типов популяционных систем, образуемых ими, была подтверждена методом проточной ДНК-цитометрии (Lada et al., 1995). Определение всех лягушек, добытых в Харьковской области, осуществлялось методом проточной ДНК-цитометрии (Боркин и др., 1987; Vinogradov et al., 1990), так как здесь широко встречаются триплоидные гибриды, видовая идентификация которых только по внешним признакам ненадежна (Borkin et al., 2004).

Использована методика полного гельминтологического вскрытия позвоночных (Скрябин, 1928). Сбор, фиксация и камеральная обработка гельминтологического материала выполнялись общепринятыми методами (Быховская-Павловская, 1969, 1985). Определение гельминтов проводилось по К.М. Рыжикову с соавт. (1980) и В.Е. Сударикову с

соавт. (2002). Для количественной характеристики зараженности гельминтами использовались показатели экстенсивности и интенсивности инвазии, индекс обилия (Бреев, 1972, 1976). Все виды гельминтов в соответствии со значениями экстенсивности заражения ими амфибий отнесены к следующим группам: доминантные ($E > 70\%$); субдоминантные ($70\% > E > 50\%$); обычные ($50\% > E > 30\%$); редкие ($30\% > E > 10\%$); единичные ($10\% < E < 10\%$). Достоверность различий экстенсивности инвазии (E , %) двух сравниваемых выборок определялась с помощью ϕ -критерия Фишера, индекса обилия (M) – с помощью непараметрических критериев Манна – Уитни (Z) (при попарном сравнении выборок) и Данна (Q) (при множественном сравнении выборок) (Ивантер, Коросов, 2003). Сходство гельминтофаун оценивалось по индексу Жаккара (I_j) (Мэгарран, 1992).

Индексы, характеризующие сообщества гельминтов, взяты из работ по паразитам рыб (Пугачев, 2000; Русинек, 2006, 2007; Степанов, 2007) и рептилий (Кириллов, 2009). Для сравнения инфрасообществ гельминтов по разнообразию использовался индекс Бриллюэна (H_B). Анализ компонентных сообществ гельминтов проводился с применением индексов видового разнообразия Шеннона (H) и выравненности видов по обилию (E) (Мэгарран, 1992). Оценка достоверности различий между значениями индекса Шеннона для двух компонентных сообществ вычислялась с помощью критерия Стьюдента. Для оценки отношений доминирования видов в сообществах гельминтов вычислялся индекс Бергера – Паркера (D). Для оценки сходства сообществ паразитов амфибий без учета численности видов использовался индекс Жаккара (I_j) (Мэгарран, 1992).

Статистическая обработка полученных данных выполнялась общепринятыми методами (Лакин, 1990; Ивантер, Коросов, 2003) в программах Microsoft Excel, Statistica 8.

ГЛАВА 3. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

В разделе описаны физико-географические условия (рельеф, климат, растительность) в местах отлова амфибий в Центральном Черноземье России и Харьковской области Украины. Особое внимание уделено описанию водоемов и популяционных систем населяющих их лягушек. Указан уровень антропогенной нагрузки.

ГЛАВА 4. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ ОБЗОР ГЕЛЬМИНТОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

В главе содержится информация обо всех видах паразитических червей, обнаруженных у зеленых лягушек на востоке Центрального Черноземья. Данные по каждому виду гельминта включают систематическое положение, круг хозяев, локализацию, места находок, значения показателей экстенсивности инвазии и индекса обилия, сведения о специфичности паразита к амфибиям, список их промежуточных и окончательных хозяев.

Всего у зеленых лягушек восточной части Центрального Черноземья зарегистрировано 32 вида гельминтов (Trematoda – 24, Nematoda – 8) и Nematoda gen. sp., из них 11 видов были представлены личиночными формами (Trematoda – 9, Nematoda – 2).

Trematoda: *Gorgoderia asiatica*, *G. microovata*, *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *Gorgoderina vitelliloba*, *Halipegus ovocaudatus*, *Diplodiscus subclavatus*, *Haplometra cylindracea*, *Opisthioglyphe ranae* (adultus, metacercaria), *Paralepoderma cloacicola* (metacercaria), *Pneumonoeces variegatus*, *P. asper*, *Skrjabinoeces similis*, *Encyclometra colubrimurorum* (metacercaria), *Pleurogenes claviger*, *Brandesia turgida*, *Pleurogenoides medians*, *Prosotocus confusus*, *Strigea strigis* (metacercaria), *S. falconis* (metacercaria), *S. sphaerula* (metacercaria), *Codonocephalus urnigerus* (metacercaria), *Alaria alata* (mesocercaria), *Tylodelphys excavata* (metacercaria).

Nematoda: *Rhabdias bufonis*, *Oswaldocruzia filiformis*, *Aplectana acuminata*, *Cosmocerca ornata*, *Neoxysomatium brevicaudatum*, *Thelandros tba*, *Spiroxys contortus* (larvae), *Icosiella neglecta*, Nematoda gen. sp. (larvae).

ГЛАВА 5. ГЕЛЬМИНТОФАУНА ОТДЕЛЬНЫХ ВИДОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

В разделе дана характеристика гельминтофауны каждого вида лягушек, включая видовой состав гельминтов и значения показателей зараженности ими, круг промежуточных, окончательных и резервуарных хозяев. Проведено сравнение состава гельминтов трех видов лягушек (табл. 1), а также *R. esculenta* из разных водоемов и разных регионов.

Таблица 1. Число видов гельминтов у трех видов зеленых лягушек

Виды лягушек	Число видов гельминтов (в скобках – в личиночной форме)		
	Всего	Trematoda	Nematoda
<i>Rana ridibunda</i> (ХГЗ)	26 (7)	18 (5)	8 (2)
<i>Rana ridibunda</i> (Тамбов)	23 (7)	20 (7)	3 (0)
<i>Rana lessonae</i>	19 (5)	14 (4)	5 (1)
<i>Rana esculenta</i>	15 (1)	12 (1)	3 (0)
Всего у трех видов	33 (11)	24 (9)	9 (2)

Среди гельминтов, зарегистрированных у всех трех видов зеленых лягушек, широко специфичными паразитами амфибий (Amphibia) в целом являются 13 видов, широко специфичными паразитами бесхвостых земноводных (Anura) – 10 видов, специфичными для настоящих лягушек (Ranidae) – 7 видов, специфичными для *R. ridibunda* – *G. asiatica*, для *R. esculenta* – *G. microovata*. Из них для 22 видов зеленые лягушки являются окончательными хозяевами, для 8 – промежуточными и/или резервуарными, вставочными, для 1 (*O. ranae*) – амфиксеническими, для 1 (*T. tba*) – постциклическими.

Доля трематод в фауне гельминтов зеленых лягушек – 74%, нематод – 26%. Основа гельминтофауны представлена половозрелыми трематодами, для которых амфибии явля-

ются окончательными хозяевами. Они приобретают их, питаясь промежуточными хозяевами паразитов – членистоногими (стрекозами, жесткокрылыми и другими), реже моллюсками и личинками своего и других видов амфибий. Нематоды представлены в основном взрослыми формами, из личиночных форм обнаружено только *S. contortus* и *Nematoda* gen. sp. К геогельминтам, заражение которыми происходит как в воде, так и на суше, относятся 6 видов. Из биогельминтов, развитие которых проходит со сменой хозяев, отмечены *I. neglecta* и *S. contortus* (larvae). Преобладание трематод в фауне гельминтов лягушек – следствие водного образа жизни, особенностей занимаемых биотопов.

Гельминтофауна *R. ridibunda* ХГЗ и Тамбова в целом включает 30 видов (Trematoda – 22, Nematoda – 8), 10 из них представлены личиночными формами (рис. 1, 2). Взрослые трематоды, заражение которыми происходит при поедании членистоногих, составляют более половины видового состава гельминтов. Наиболее высока зараженность видами *P. claviger*, *D. subclavatus*, *P. medians*, *P. confusus*, *O. ranae*, *P. variegatus*. Значительно ниже зараженность геонематодами, представленными водными и наземными формами, инвазия которыми носит случайный характер. К бионематодам, в цикле развития которых происходит смена хозяев, относятся *I. neglecta* и *S. contortus* (larvae). Наряду с половозрелыми формами червей, в гельминтофауне *R. ridibunda* присутствуют и личиночные формы трематод, составляющие примерно $\frac{1}{3}$ видового состава. Гельминтофауна *R. ridibunda* Тамбова и ХГЗ насчитывает 19 общих видов (Trematoda – 16, Nematoda – 3) ($I_j = 0,63$). Наибольшее число видов гельминтов отмечено в ХГЗ (26), чуть меньше – под Тамбовом (23). Видовое разнообразие и экстенсивность инвазии трематодами выше у *R. ridibunda* под Тамбовом. Озерная лягушка ХГЗ отличается бóльшим числом видов нематод и высокой экстенсивностью инвазии ими по сравнению с тамбовской популяцией.

Гельминтофауна *R. lessonae* ХГЗ включает 19 видов (Trematoda – 14, Nematoda – 5), 5 из них – личиночные формы (рис. 1, 2). Основа (58%) гельминтофауны *R. lessonae* – половозрелые трематоды, большинство которых она приобретает, поедая членистоногих. Наиболее часто встречаются *P. medians* и *P. variegatus*. Геонематоды представлены водными (*A. acuminata*, *T. tba*) и наземным (*O. filiformis*) видами. Среди них наибольшая зараженность характерна для *O. filiformis*, что связано с сезонными наземными миграциями *R. lessonae* к местам зимовок и обратно. К бионематодам относятся *I. neglecta* и *S. contortus* (larvae). Личиночные формы составляют 26,3% видового состава гельминтов *R. lessonae*, служащей для них вторым промежуточным и/или резервуарным хозяином. Наиболее часто отмечен вид *E. colubrimurorum*. Инвазия остальными личиночными формами низка.

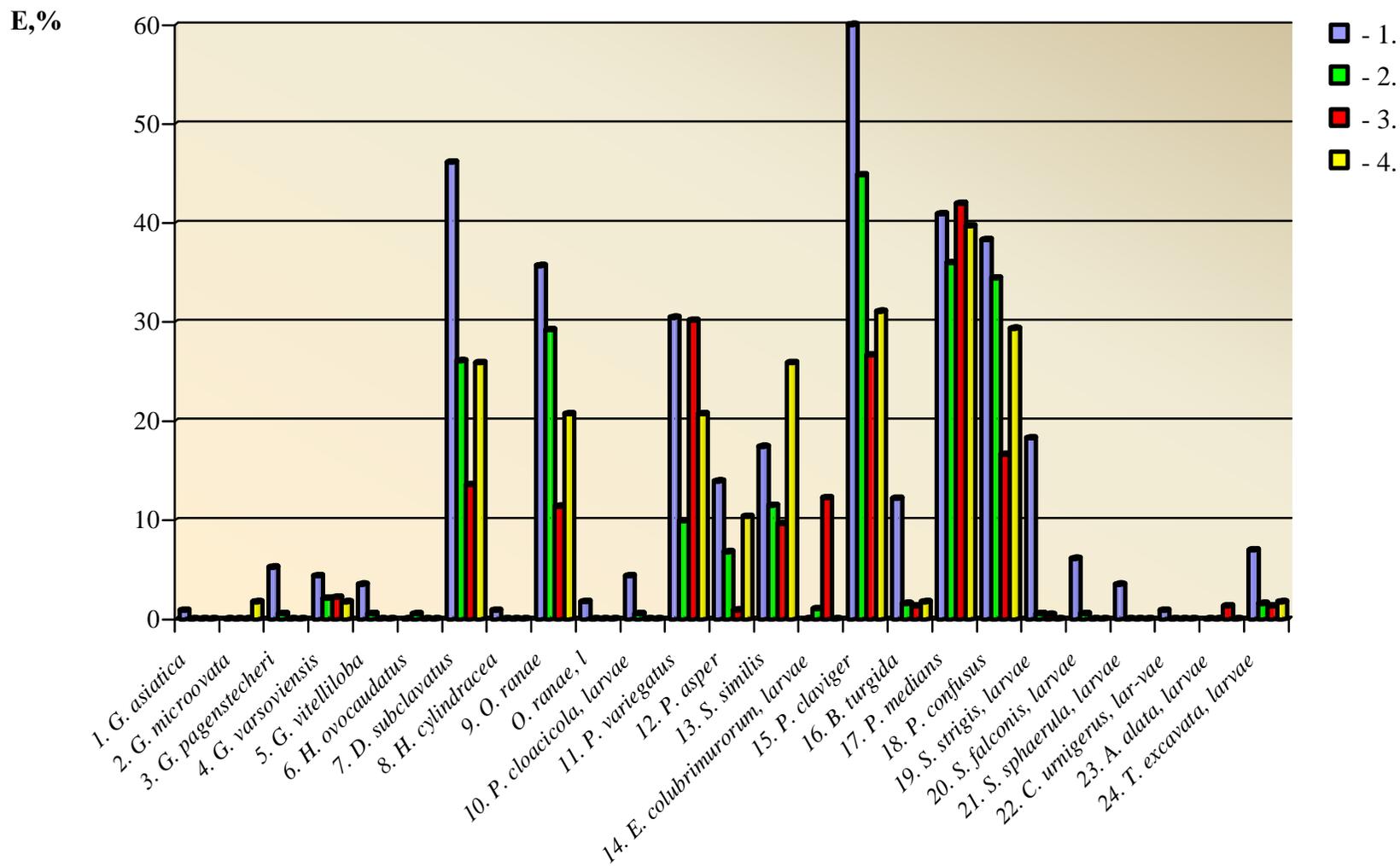


Рис. 1. Сравнительная характеристика экстенсивности инвазии (E, %) трематодами трех видов зеленых лягушек ХГЗ и Тамбова: 1 – *R. ridibunda*, Тамбов; 2 – *R. ridibunda*, ХГЗ; 3 – *R. lessonae*, ХГЗ; 4 – *R. esculenta*, ХГЗ.

Гельминтофауна *R. esculenta* ХГЗ включает 15 видов (Trematoda – 12, Nematoda – 3), только 1 из которых (*T. excavata*) паразитирует на стадии метацеркарий (рис. 1, 2). Основа гельминтофауны (73%) – взрослые трематоды, среди которых наиболее часто встречаются *P. medians*, *P. claviger* и *P. confusus*. Геонематоды представлены видами *O. filiformis* и *A. acuminata*, характеризуются низкой экстенсивностью инвазии. Напротив, показатели зараженности бионематодой *I. neglecta* у съедобной лягушки довольно высоки.

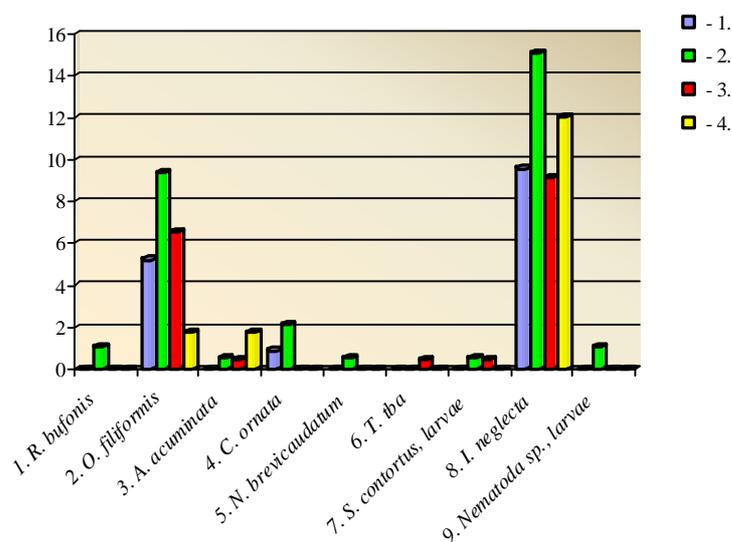


Рис. 2. Сравнительная характеристика экстенсивности инвазии (E, %) нематодами трех видов зеленых лягушек ХГЗ и Тамбова: 1 – *R. ridibunda*, Тамбов; 2 – *R. ridibunda*, ХГЗ; 3 – *R. lessonae*, ХГЗ; 4 – *R. esculenta*, ХГЗ.

Сравнение качественного и количественного состава гельминтов трех видов лягушек ХГЗ и *R. ridibunda* под Тамбовом показало наиболее высокое видовое разнообразие трематод и наивысшую экстенсивность инвазии большинством их у *R. ridibunda* под Тамбовом. В то же время, *R. ridibunda* характеризовалась здесь наиболее бедной фауной нематод. Напротив, *R. ridibunda* ХГЗ отличалась наибольшим видовым разнообразием нематод и высокой экстенсивностью инвазии ими. Гельминтофауна *R. lessonae* заметно беднее, чем у *R. ridibunda*, как в качественном, так и в количественном отношении. Наименьшим видовым разнообразием характеризуется гельминтофауна *R. esculenta*, однако по экстенсивности инвазии рядом паразитов она далеко не всегда уступает родительским формам.

Были выявлены статистически достоверные различия экстенсивности инвазии и индекса обилия родительских видов зеленых лягушек ХГЗ: у *R. ridibunda* выше инвазия видами *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. asper*, *P. claviger*, *P. confusus*, у *R. lessonae* – *P. variegatus*, *E. colubrimurorum* (metacercaria). Сравнение экстенсивности инвазии у *R. lessonae* и *R. esculenta* показало, что у *R. esculenta* она выше по видам *D. subclavatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus*. У *R. esculenta*, по сравнению с *R. ridibunda*, более высокая экстенсивность инвазии *R. esculenta* по видам *P. variegatus*, *S. similis*, у *R. ridibunda* – видом *O. filiformis*. По

индексу обилия достоверны различия только по виду *S. similis*, причем его значения выше у *R. esculenta* по сравнению с родительскими видами.

Установлена достоверно бóльшая экстенсивность инвазии *R. ridibunda* окрестностей Тамбова, чем *R. ridibunda* ХГЗ, видами *G. pagenstecheri*, *D. subclavatus*, *P. cloacicola*, *metacercaria*, *P. variegatus*, *P. asper*, *P. claviger*, *B. turgida*, *S. strigis*, *metacercaria*, *S. falconis*, *metacercaria*, *T. excavata* (*metacercaria*), а по индексу обилия – *G. pagenstecheri*, *G. vitelliloba*, *D. subclavatus*, *P. cloacicola* (*metacercaria*), *P. variegatus*, *P. claviger*, *B. turgida*, *S. strigis* (*metacercaria*), *S. falconis* (*metacercaria*), *T. excavate* (*metacercaria*).

Наибольшим сходством обладает гельминтофауна *R. lessonae* и *R. esculenta* из одной популяционной системы (в ХГЗ) ($I_j = 0,70$), 14 общих видов: Trematoda – 11, Nematoda – 3. Гельминтофауна *R. ridibunda* и *R. lessonae* сходна по 17 видам ($I_j = 0,61$): Trematoda – 13, Nematoda – 4. Наименьшим сходством отличается гельминтофауна *R. ridibunda* и *R. esculenta* из одной популяционной системы (в ХГЗ) ($I_j = 0,52$), 14 общих видов паразитов: Trematoda – 11, Nematoda – 3. Гельминтофауна *R. ridibunda* из разных популяций насчитывает 19 общих видов ($I_j = 0,61$): Trematoda – 16, Nematoda – 3. Тот факт, что гельминтофауны разных популяций одного вида амфибий (*R. ridibunda*) обладают меньшим сходством, чем гельминтофауны двух разных видов (*R. lessonae* и *R. esculenta*) из одной популяционной системы, по всей видимости, свидетельствует против наличия видоспецифических особенностей формирования гельминтофаун зеленых лягушек и в пользу определяющего влияния комплекса местных экологических факторов. Среди последних следует назвать биотопическую приуроченность разных видов лягушек, спектр питания, видовое разнообразие беспозвоночных (членистоногих, моллюсков, ракообразных), многие из которых являются промежуточными хозяевами ряда гельминтов, наличие окончательных хозяев (рептилий, птиц, млекопитающих) в исследуемой местности.

В то же время, анализ такого важного показателя, как питание зеленых лягушек (Кулакова и др., 2008, 2009, 2011), показал, что, хотя качественный состав рациона отдельных видов лягушек в ХГЗ в целом сходен, количественное соотношение многих пищевых компонентов различается. По-видимому, это объясняется определенной биотопической дифференциацией трех видов лягушек и различиями их пищедобывательного поведения. Разная частота встречаемости многих групп беспозвоночных (промежуточных хозяев гельминтов) в рационе трех видов лягушек может определять и степень различия их гельминтофаун. Вместе с тем, все три вида лягушек ведут сходный образ жизни, что не может не отразиться на сходстве состава их гельминтофаун.

Сравнение гельминтофауны съедобной лягушки из двух озер – Большого Голого и Ульяновского – дало следующие результаты (табл. 2). Выявлено 8 общих видов гельмин-

тов: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *I. neglecta*. Экстенсивность инвазии семью из них выше у лягушек из оз. Б. Голое, но достоверны различия только по виду *P. confusus*. Статистически достоверных различий по индексу обилия не обнаружено. Сходство гельминтофаун по индексу Жаккара (I_j) – 0,53. Имеющиеся различия связаны с наличием или отсутствием в исследуемых биотопах паразитов с низкой численностью – единичных и редких видов. Состав паразитов из этих озер весьма близок, что объясняется сходством фауны водных и околоводных беспозвоночных, типом происхождения озер. Нельзя отрицать и миграцию амфибий из одного водоема в другой, в результате чего происходит обмен паразитами.

Таблица 2. Число видов гельминтов у съедобной лягушки в разных озерах

Озера	Число видов гельминтов		
	Всего	Trematoda	Nematoda
Большое Голое	12	10	2
Ульяновское	11	9	2
В обоих озерах суммарно	15	12	3

Сравнение гельминтофауны *R. esculenta* из разных регионов – Воронежской и Харьковской областей (мои данные), Среднего Поволжья (Чихляев и др., 2009 а) и Германии (Andreas, 2006) – показало следующее (табл. 3, рис. 3). Наиболее разнообразен видовой состав гельминтов *R. esculenta* в Германии. Только здесь обнаружены скребни. Выявлено 4 общих видов паразитов (*D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. medians*) *R. esculenta* во всех четырех регионах. У *R. esculenta* Воронежской и Харьковской областей – 9 общих видов гельминтов ($I_j = 0,43$). Число общих видов паразитов у съедобной лягушки в Германии и Воронежской области, Германии и Харьковской области одинаково и равно 7 (I_j в обоих случаях равен 0,25), но при этом список этих общих видов различается.

Экстенсивность инвазии съедобных лягушек большинством общих видов паразитов (*D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus* и *P. confusus*) наиболее высока в Харьковской области, видом *P. medians* – в Воронежской области. В Германии зараженность *R. esculenta* этими видами была самой низкой.

При сравнении экстенсивности инвазии лягушек Северского Донца и Германии этот показатель достоверно выше в Северском Донце для видов *D. subclavatus*, *P. confusus*, *C. ornata*. Достоверные различия экстенсивности инвазии между *R. esculenta* ХГЗ и Германии выявлены по 4 общим видам паразитов: *P. variegatus*, *P. medians*, *P. confusus*, *T. excavata* (metacercaria), при этом только по последнему из них (*T. excavata*, metacercaria) зараженность достоверно выше у лягушек из Германии, остальными тремя видами – в ХГЗ. Достоверные различия экстенсивности инвазии и индекса обилия между *R. esculenta* ХГЗ

и Северского Донца отмечены только для видов *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, при этом оба показателя выше в Северском Донце.

Таблица 3. Число видов гельминтов у съедобной лягушки в разных регионах

Регионы	Число видов гельминтов			
	Всего	Trematoda	Nematoda	Acanthocephala
Воронежская область	15	12	3	0
Харьковская область	15	13	2	0
Среднее Поволжье	11	10	1	0
Германия	20	14	4	2
Суммарно в регионах	33	25	6	2

Особый интерес имеют сведения о гельминтах триплоидных *R. esculenta* (*RLL*) из Харьковской области, обитающих вместе с диплоидными гибридами (*RL*). У них найдено 7 видов гельминтов, причем наибольший индекс обилия характерен для тех же видов, что и у диплоидов – *D. subclavatus*, *P. claviger*, *O. ranae*, *P. medians*. Сходство между гельминтофаунами триплоидов и диплоидов Северского Донца, живущих в одних и тех же водоемах, с одной стороны, и триплоидов Северского Донца с диплоидами ХГЗ, с другой стороны, одинаково ($I_j = 0,47$) при наличии 7 общих видов гельминтов.

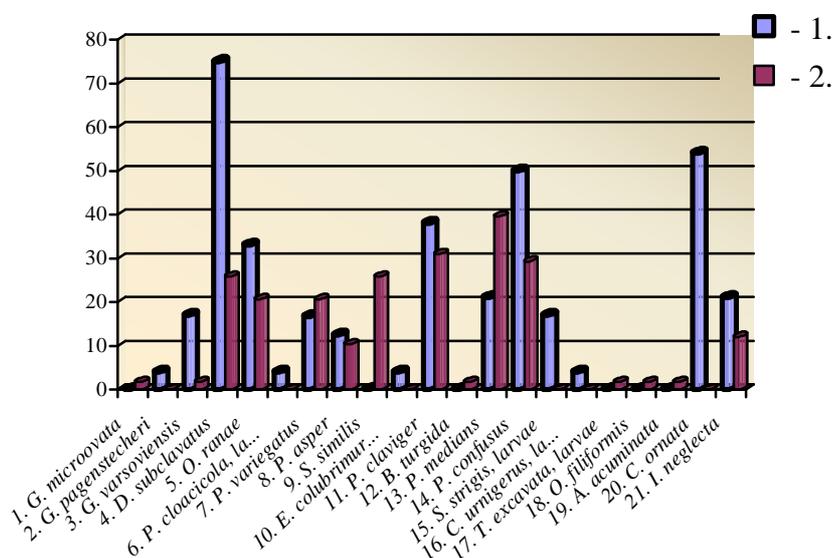


Рис. 3. Сравнение экстенсивности инвазии (E, %) гельминтами *R. esculenta* из Харьковской (с. Гайдары) (1) и Воронежской (ХГЗ) (2) областей.

ГЛАВА 6. ОСОБЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ВОЗРАСТНОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

В разделе дана характеристика гельминтофауны разных возрастных групп на примере озерной и прудовой лягушек. Амфибии были разделены на 4 группы: личинки, сего-

летки, неполовозрелые и взрослые (половозрелые) особи. Наиболее подробно этот вопрос изучен в популяции *R. ridibunda* под Тамбовом (табл. 4).

Таблица 4. Число видов гельминтов у разных возрастных групп озерной лягушки под Тамбовом и в ХГЗ

Возрастные группы	Число видов гельминтов					
	Всего		Trematoda		Nematoda	
	Тамбов	ХГЗ	Тамбов	ХГЗ	Тамбов	ХГЗ
Личинки	2	–	1	–	1	–
Сеголетки	13	8	11	8	2	–
Неполовозрелые	16	13	12	10	4	3
Взрослые	23	26	20	18	3	8
Всего	26	27	21	19	5	8

Наименее разнообразна гельминтофауна личинок – 2 вида паразитов: трематода *P. cloacicola* (*metacercaria*), активно проникающая через покровы, и «детская» нематода *T. tba* с прямым циклом развития. Это объясняется водным образом жизни и питанием преимущественно растительной пищей. Сеголетки переходят к обитанию в водно-наземной среде и питанию беспозвоночными, приобретая гельминтов, свойственных взрослым амфибиям (13 видов). В этот период преобладают личиночные и передающиеся через пищу взрослые формы трематод. Сравнительно невысокую зараженность сеголеток можно объяснить их небольшими размерами, не позволяющими заглатывать крупных беспозвоночных – промежуточных хозяев гельминтов (Догель, 1948). С возрастом число видов паразитов продолжает расти. У неполовозрелых особей *R. ridibunda* найдено 16 видов гельминтов. За счет расширения спектра питания преобладают взрослые формы трематод, число личиночных форм гельминтов снижается. Наибольшим видовым разнообразием отличается гельминтофауна половозрелых *R. ridibunda* (23 вида гельминтов). Увеличение размеров тела с возрастом амфибий приводит к дальнейшему росту числа взрослых трематод, передающихся через пищу, личиночных форм гельминтов, проникающих активным путем, и геогельминтов, случайно поступающих в организм амфибий на суше или в воде.

Не найдено ни одного вида паразитов, которые регистрировались бы во всех возрастных группах *R. ridibunda*. 11 видов гельминтов (Trematoda – 9, Nematoda – 2) встречаются у сеголеток, неполовозрелых и взрослых лягушек. Экстенсивность инвазии большинством этих видов (7 из 11) с возрастом увеличивается.

Сравнение экстенсивности инвазии и индекса обилия выявило статистически достоверные различия зараженности некоторыми видами гельминтов у лягушек разных возрастных групп.

Становление гельминтофауны *R. ridibunda* происходит в соответствии с закономерностями, установленными В.А. Догелем (1938, 1948). В моем материале можно выде-

лить 4 группы гельминтов: 1) паразиты молоди, инвазия которыми уменьшается с возрастом хозяина (*P. cloacicola*, *T. tba*); 2) паразиты взрослых особей, инвазия которыми с возрастом увеличивается (*D. subclavatus*, *P. variegatus*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *S. strigis*); 3) паразиты, инвазия которыми остается на одном уровне, независимо от возраста хозяина (*O. ranae*); 4) паразиты, инвазия которыми возрастает до определенного уровня, после чего происходит ее снижение (*O. filiformis*, *C. ornata*). Сходные тенденции отмечены в популяциях *R. ridibunda* и *R. lessonae* в ХГЗ.

Подытоживая результаты исследования лягушек разных возрастных групп, можно говорить об увеличении с возрастом видового состава гельминтов. Расширение состава паразитов происходит за счет гельминтов со сложным жизненным циклом, которых лягушки приобретают с возрастом, и личиночных форм. Геогельминты широко представлены в разных возрастных группах у *R. ridibunda* под Тамбовом, в ХГЗ – у взрослых зеленых лягушек. Определяющая роль в возрастных отличиях гельминтофауны амфибий принадлежит изменениям условий существования разных возрастных групп; особенно резкие изменения гельминтофауны связаны с метаморфозом.

ГЛАВА 7. ОСОБЕННОСТИ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

В разделе приводятся сведения о паразитофауне самцов и самок двух видов зеленых лягушек (*R. ridibunda* и *R. lessonae*) (табл. 5).

Таблица 5. Число видов гельминтов у самцов и самок двух видов зеленых лягушек

Виды лягушек	Самцы			Самки		
	Всего	Trematoda	Nematoda	Всего	Trematoda	Nematoda
<i>R. ridibunda</i> (ХГЗ)	24	17	7	15	11	4
<i>R. ridibunda</i> (Тамбов)	23	20	3	17	16	1
<i>R. lessonae</i>	16	14	2	17	12	5
Всего у двух видов	31	24	7	24	17	7

Самцы и самки *R. ridibunda* под Тамбовом имеют 17 общих видов паразитов. Самцы заметно сильнее заражены семью видами, самки – двумя. Сходна зараженность самцов и самок 8 видами паразитов. У *R. ridibunda* ХГЗ отмечено 12 общих для самцов и самок видов. Самцы сильнее заражены пятью из них, самки – двумя. Еще по 5 видам показатели зараженности самцов и самок близки. У *R. lessonae* ХГЗ найдено 14 общих для самцов и самок видов гельминтов. Самцы сильнее заражены 4 видами, самки – 2 видами. Незначительные различия зараженности самцов и самок наблюдаются по 8 видам гельминтов.

Суммарно за три года исследований у озерной лягушки под Тамбовом выявлены достоверные различия экстенсивности инвазии: у самок она выше по виду *O. ranae*, у самцов – по видам *P. confusus*, *S. strigis* (metacercaria); индекс обилия выше у самцов по виду *S. strigis* (metacercaria). У озерной лягушки в ХГЗ выявлены достоверные различия

экстенсивности инвазии только по виду *P. variegatus*: у самцов *R. ridibunda* она была выше, чем у самок; по индексу обилия достоверных различий не выявлено. У самцов и самок *R. lessonae* ХГЗ не выявлено достоверных различий экстенсивности инвазии и индекса обилия.

Для самцов *R. ridibunda* Тамбова и ХГЗ характерно большее видовое разнообразие гельминтов, чем для самок. Видовой состав гельминтов самцов и самок *R. lessonae* ХГЗ примерно одинаков. У *R. ridibunda* Тамбова и ХГЗ самцы сильнее заражены общими видами паразитов, или же показатели инвазии примерно одинаковы для обоих полов; зараженность самок выше лишь по небольшому числу видов. У *R. lessonae* в инвазии большинством общих видов гельминтов имеются незначительные отличия между самцами и самками, либо же самцы заражены сильнее.

Самцы и самки лягушек обитают в одних и тех же биотопах, занимают сходную трофическую нишу, поэтому меньшая зараженность самок, по-видимому, обусловлена гормональными факторами.

ГЛАВА 8. СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

В разделе дана характеристика сезонной динамики гельминтофауны каждого из трех видов зеленых лягушек.

У *R. ridibunda* под Тамбовом весной отмечен 21 вид гельминтов (Trematoda – 18, Nematoda – 3), осенью – 19 (Trematoda – 17, Nematoda – 3). В течение всего сезона найдено 17 общих видов: *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. cloacicola* (metacercaria), *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, *S. strigis* (metacercaria), *S. falconis* (metacercaria), *T. excavata* (metacercaria), *O. filiformis*, *I. neglecta*. Это свидетельствует о стабильности видового состава гельминтов *R. ridibunda* в течение сезона. Только весной отмечено 5 видов, только осенью – 2 вида. Рост зараженности к осени характерен для *D. subclavatus*, *I. neglecta* и *T. excavata* (metacercaria). Резкое снижение инвазии осенью демонстрируют *G. varsoviensis*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus*, *S. strigis* (metacercaria), *O. filiformis*. Несколько меньшее снижение зараженности наблюдается у *G. pagenstecheri*, *P. cloacicola* (metacercaria), *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *S. falconis* (metacercaria). Весной 2006–2008 гг., по сравнению с осенью, достоверно выше зараженность видами *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus*, *S. strigis* (metacercaria). Сравнение значений индекса обилия по сезонам не показало статистически достоверных различий.

У *R. ridibunda* ХГЗ наибольшее число видов паразитов (21) отмечено в июне (Trematoda – 15, Nematoda – 6). В июле оно снижается до 16 (Trematoda – 13, Nematoda – 3) и

остается таким в августе. В течение всего лета в составе гельминтофауны постоянно присутствовали 13 видов: *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus*, *T. excavata* (metacercaria), *O. filiformis*, *I. neglecta*. Примерно на одном уровне, с небольшим снижением к концу лета остается инвазия *P. medians*. Рост показателей зараженности в течение всего лета наблюдается только у *D. subclavatus*. Тенденцию к снижению инвазии к середине лета с последующим ростом проявляют *O. ranae*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. confusus*, *O. filiformis* и *I. neglecta*. Устойчивое снижение показателей зараженности в течение лета отмечено для *P. variegatus* и *P. asper*. В конце лета в составе гельминтофауны появляются виды *S. falconis* (metacercaria) и *C. ornata*. В 2006–2008 гг. экстенсивность инвазии достоверно выше в июне, чем в июле, у *O. ranae*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. confusus*, *O. filiformis*, *I. neglecta*, в августе по сравнению с июлем – у *O. ranae*, *P. claviger*, *I. neglecta*, в июне по сравнению с августом – у *P. asper*, *P. confusus*, *I. neglecta*. В июне по сравнению с июлем индекс обилия достоверно выше у *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. confusus*, *O. filiformis*, *I. neglecta*, в августе по сравнению с июлем – у *O. ranae*, в июне по сравнению с августом – у *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus*.

У *R. lessonae* ХГЗ в июне найдено 18 видов паразитов (Trematoda – 13, Nematoda – 5), в июле – 11 (Trematoda – 10, Nematoda – 1), в августе – 14 (Trematoda – 12, Nematoda – 2). 10 видов присутствуют в составе гельминтофауны в течение всех летних месяцев: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *S. similis*, *E. colubrimurorum* (metacercaria), *P. claviger*, *B. turgida*, *P. medians*, *P. confusus* и *I. neglecta*. Они составляют основу гельминтофауны *R. lessonae* ХГЗ. Значительное снижение экстенсивности инвазии к концу лета отмечено у *O. ranae*, *P. variegatus*, *E. colubrimurorum* (metacercaria) и *P. claviger*. В июле отмечена максимальная зараженность видами *D. subclavatus* и *T. excavata* (metacercaria). Снижают экстенсивность инвазии к середине лета с дальнейшим ростом в августе *S. similis*, *P. medians*, *P. confusus*, *I. neglecta*. В 2006–2008 гг. в июне по сравнению с июлем достоверно выше экстенсивность инвазии видами *P. variegatus*, *P. medians*, *P. confusus*, в июле по сравнению с августом – *D. subclavatus*, *O. ranae*, в июне по сравнению с августом – *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. claviger*, *O. filiformis*. Индекс обилия достоверно выше в июне по сравнению с июлем у видов *P. claviger*, *P. confusus*, в июле по сравнению с августом – у *D. subclavatus*, в июне по сравнению с августом – у *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. claviger*, *O. filiformis*.

Гельминтофауна *R. esculenta* ХГЗ в июне насчитывает 11 видов (Trematoda – 9, Nematoda – 2), в июле – 9 (Trematoda – 7, Nematoda – 2), в августе – 10 (Trematoda – 9, Nematoda – 1). В течение всего летнего периода регистрируются 7 видов паразитов (*O. ranae*, *P. variegatus*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *I. neglecta*), составляющих основу гельминтофауны этого вида лягушек. В 2006–2008 гг. в августе по сравнению с

июнем показатели зараженности увеличиваются только у *P. medians*. Большинство видов (*D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. confusus*, *I. neglecta*) демонстрируют снижение показателей инвазии в августе по сравнению с июнем. Выявлено достоверное превышение экстенсивности инвазии в июне по сравнению с августом для *P. variegatus*, *S. similis*, *P. confusus*, по индексу обилия – только для *P. confusus*.

Таким образом, наибольшее разнообразие видового состава гельминтов наблюдается весной (у *R. ridibunda* под Тамбовом) и в начале лета (у зеленых лягушек ХГЗ). Наибольшая зараженность взрослыми трематодами отмечается весной, в начале и конце лета, в середине лета и осенью зараженность значительно ниже. Инвазия геогельминтами снижается от весны к осени и от начала лета к его концу. У *R. ridibunda* под Тамбовом отмечен рост зараженности бионематодой *I. neglecta* к осени, тогда как у зеленых лягушек ХГЗ к концу лета происходило снижение зараженности этим видом. Динамика зараженности личиночными формами гельминтов более сложна и разнообразна.

Сезонные колебания видового состава связаны с появлением или выпадением единичных и редких видов паразитов и выражаются, главным образом, в изменении значений экстенсивности инвазии и индекса обилия. Для разных видов и групп паразитов они отличаются, что обусловлено спецификой жизненного цикла паразитов и влиянием на него абиотических факторов. Их непосредственное влияние сказывается на поступающих из внешней среды геогельминтов и личиночных форм паразитов. На взрослых трематод, передающиеся через пищу, действие факторов среды происходит опосредованно, путем влияния на численность, распространение и зараженность их промежуточных хозяев, а также на физиологическое состояние, интенсивность питания и поведение самих лягушек.

ГЛАВА 9. ИЗМЕНЕНИЯ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК В ТЕЧЕНИЕ НЕСКОЛЬКИХ ЛЕТ

Раздел содержит сведения об изменении гельминтофауны зеленых лягушек на протяжении трех следующих друг за другом лет (табл. 6).

Гельминтофауна *R. ridibunda* под Тамбовом на протяжении нескольких лет изменяется незначительно. В течение трех лет постоянно регистрируются 15 видов, составляющие ее основу: *G. pagenstecheri*, *G. varsoviensis*, *G. vitelliloba*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. cloacicola* (metacercaria), *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *S. strigis* (metacercaria), *T. excavata* (metacercaria), *O. filiformis*. У *R. ridibunda* ХГЗ в течение трех лет постоянно встречаются 9 видов, составляющие ядро гельминтофауны: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *O. filiformis*. Общее число видов гельминтов *R. lessonae* ХГЗ из года в год остается практически постоянным. В течение трех лет постоянно регистрируются 11 видов, составляющих

основу гельминтофауны: *G. varsoviensis*, *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *S. similis*, *E. colubrimurorum* (metacercaria), *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *O. filiformis*, *I. neglecta*. У *R. esculenta* ХГЗ из года в год происходит незначительное снижение общего видового разнообразия паразитов. В течение трех лет постоянно встречаются 9 видов, составляющих основу паразитофауны: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*, *I. neglecta*.

Таблица 6. Число видов гельминтов у зеленых лягушек в течение трех последующих лет

Виды лягушек	2006			2007			2008		
	Всего	Trematoda	Nematoda	Всего	Trematoda	Nematoda	Всего	Trematoda	Nematoda
<i>R. ridibunda</i> (ХГЗ)	16	13	3	14	12	2	17	10	7
<i>R. ridibunda</i> (Тамбов)	17	16	1	22	19	3	18	16	2
<i>R. lessonae</i>	15	11	4	15	13	2	14	11	3
<i>R. esculenta</i>	12	10	2	11	9	2	10	9	1
Всего у трех видов	25	19	6	24	21	3	25	18	7

Таким образом, качественный состав гельминтов зеленых лягушек остается примерно одинаковым, колебание общего числа видов составляет от 6 (у *R. esculenta* ХГЗ) до 17 (у *R. ridibunda* ХГЗ). Изменения происходят за счет появления или выпадения видов с низкой экстенсивностью инвазии.

Динамика зараженности лягушек в следующие друг за другом годы характеризуется колебаниями экстенсивности инвазии и индекса обилия, в разной степени проявляющимися у отдельных видов и групп гельминтов. Показатели зараженности напрямую зависят от особенностей жизненного цикла гельминтов. Наибольшие колебания показателей инвазии свойственны личиночным формам гельминтов и геонематодам, поступающим из внешней среды и непосредственно подверженным действию абиотических факторов. На степень зараженности личиночными формами (*P. cloacicola*, *E. colubrimurorum*, *S. strigis*, *S. falconis*, *S. sphaerula*, *A. alata*, *C. urnigerus*, *T. excavata*, *S. contortus*) оказывает влияние численность и распространение их промежуточных и окончательных хозяев в биотопе. Заражение геогельминтами (*R. bufonis*, *O. filiformis*, *A. acuminata*, *C. ornata*, *N. brevicaudatum*, *T. tba*) также напрямую зависит от внешних условий среды. У *R. ridibunda* под Тамбовом отмечено незначительное увеличение экстенсивности инвазии *O. filiformis* в течение трех лет. В ХГЗ у *R. ridibunda* максимальная экстенсивность инвазии *O. filiformis* наблюдалась в 2007 г., у *R. lessonae* – в 2008 г., а у *R. esculenta* этот гельминт отмечен только в 2007 году. Поскольку в ХГЗ три вида лягушек обитают в сходных условиях в одной популяционной системе, различия в зараженности обусловлены не только действием факто-

ров среды, но и особенностями биотопического распределения самих амфибий. Большинство паразитов зеленых лягушек – биогельминты, поступающие с пищей. Ежегодные колебания зараженности ими связаны с изменениями численности и распространением их промежуточных и окончательных хозяев в биотопе в условиях изменяющихся факторов внешней среды, а также определяются спецификой циклов развития самих паразитов.

По частоте встречаемости и численности можно выделить три группы паразитов.

1) Редкие, встречающиеся в отдельные годы или ежегодно с низкой экстенсивностью инвазии – большинство паразитов всех видов лягушек ХГЗ и *R. ridibunda* под Тамбовом. Воздействие условий среды и реализация жизненных циклов паразитов осуществляется разнонаправлено, определяя низкую численность гельминтов, многие из которых встречаются не ежегодно. В этой группе паразитов у *R. ridibunda* Тамбова и ХГЗ, *R. esculenta* в ХГЗ не отмечено достоверных различий, подтверждающих изменение экстенсивности инвазии в следующие друг за другом годы. У *R. esculenta* ХГЗ не отмечено также и достоверных изменений индекса обилия. Достоверное его снижение в 2006 г. и 2008 г. наблюдается только у *R. ridibunda* Тамбова по виду *B. turgida*. У *R. lessonae* в ХГЗ достоверное увеличение экстенсивности инвазии и индекса обилия в 2008 г., в сравнении с 2007 г. и 2006 г., характерно для *I. neglecta*, *O. filiformis*, снижение экстенсивности инвазии и индекса обилия в течение трех лет – для *E. colubrimurorum* (metacercaria).

2) Обычные паразиты, экстенсивность инвазии которыми подвержена заметным колебаниям из года в год. У лягушек ХГЗ и Тамбова к ним относятся взрослые трематоды, передающиеся с пищей: *D. subclavatus*, *O. ranae*, *P. variegatus*, *P. asper*, *S. similis*, *P. claviger*, *P. medians*, *P. confusus*. Зараженность ими определяется сочетанием специфики жизненного цикла и воздействия погодных условий. Выявлены достоверные различия, подтверждающие снижение экстенсивности инвазии у *R. ridibunda* под Тамбовом следующими видами: в 2006–2007 гг. – *P. asper*, в 2007–2008 гг. – *P. confusus*, в 2006 и 2008 гг. – *O. ranae*, *P. asper*, *S. similis*, *P. confusus*, снижение индекса обилия в 2006–2007 гг. характерно для *P. asper*, в 2007–2008 гг. – *P. confusus*, в 2006 и 2008 гг. – *S. similis*, *P. confusus*. В ХГЗ у *R. ridibunda* достоверно снижение экстенсивности инвазии и индекса обилия в 2006 и 2008 гг. видом *P. medians*. У *R. lessonae* достоверное увеличение экстенсивности инвазии отмечено в 2007 г., в сравнении с 2006 г., только у *P. variegatus*, по индексу обилия достоверных изменений в этой группе гельминтов не выявлено. У *R. esculenta* ХГЗ в течение ряда лет статистически достоверных изменений экстенсивности инвазии и индекса обилия в этой группе гельминтов не выявлено.

3) Субдоминантные и доминантные паразиты, регистрируемые ежегодно с высокой экстенсивностью инвазии. Это самая малочисленная группа паразитов *R. ridibunda* под

Тамбовом. Она представлена двумя видами трематод, передающимися через пищу: *D. subclavatus* и *P. claviger*. Высокая численность промежуточных хозяев в биоценозе, связанная с благоприятными условиями среды, обеспечивает постоянное присутствие этих гельминтов у лягушек. В этой группе достоверно снижение экстенсивности инвазии в течение трех лет видом *D. subclavatus*, в 2006 и 2008 гг. – *P. claviger*. Достоверно выше индекс обилия в 2006 г. по сравнению с 2007 и 2008 гг. у *D. subclavatus*.

ГЛАВА 10. СООБЩЕСТВА ГЕЛЬМИНТОВ ЗЕЛЕННЫХ ЛЯГУШЕК

В разделе приведена характеристика инфрасообществ и компонентных сообществ гельминтов каждого вида зеленых лягушек, гибридной *R. esculenta* из разных водоемов и регионов, сообществ гельминтов лягушек разных возрастных групп, самцов и самок, сезонных и годовых изменений сообществ гельминтов.

На каждом уровне сообществ гельминтов лягушек ХГЗ и Тамбова значительную часть составляют автогенные виды. В сообществах гельминтов обоих уровней лягушек Тамбова и ХГЗ наиболее высоки значения числа видов, особей паразитов, автогенных видов, числа и доли широко специфичных видов у *R. ridibunda* ХГЗ и Тамбова. В сообществах гельминтов *R. esculenta* соседних водоемах имеются определенные различия, связанные с варьированием видового состава паразитов. У *R. esculenta* из разных регионов наибольшее видовое разнообразие характерно для компонентного сообщества гельминтов Харьковской области.

С возрастом в сообществах гельминтов лягушек увеличивается видовое разнообразие, число видов, автогенных и широко специфичных гельминтов. Личинкам и сеголеткам амфибий свойственно наименьшее видовое разнообразие, аллогенные виды составляют значительную часть сообществ паразитов. На уровне инфрасообществ большее видовое разнообразие характерно для сообществ гельминтов самцов *R. ridibunda* Тамбова, в ХГЗ оно сходно у самцов и самок как *R. ridibunda*, так и *R. lessonae*. В компонентных сообществах гельминтов *R. ridibunda* из разных популяций, а также *R. ridibunda* и *R. lessonae* из одной популяционной системы видовое разнообразие несколько выше у самцов.

У лягушек ХГЗ прослеживается сходная динамика сезонных изменений. В инфрасообществах численность паразитов наиболее высока у *R. ridibunda* и *R. lessonae* в начале лета, в то время как у *R. esculenta* – в июле. На уровне компонентного сообщества численность гельминтов наиболее высока в начале лета у родительских видов, у *R. esculenta* сезонные изменения менее выражены. У всех видов лягушек ХГЗ видовое разнообразие в сообществах гельминтов выше в начале лета. У *R. ridibunda* Тамбова численность гельминтов в сообществах обоих уровней выше весной.

Лягушки из одной популяционной системы имеют сходные тенденции многолетних изменений сообществ гельминтов. На уровне инфрасообществ число видов паразитов в течение трех лет меняется незначительно, а численность особей почти двукратно снижается у всех видов лягушек. Численность автогенных видов меняется незначительно, а численность аллогенных, широко и узко специфичных видов подвержена колебаниям из года в год. Для компонентных сообществ характерны относительное постоянство видового состава и численности гельминтов, особенно автогенных широко специфичных видов. Сообщества гельминтов *R. ridibunda* из разных популяций отличаются друг от друга тенденциями многолетних изменений. В инфрасообществе *R. ridibunda* Тамбова снижение численности гельминтов более выражено по сравнению с таковым в ХГЗ. В видовом отношении сообщество гельминтов *R. ridibunda* Тамбова более разнообразно. Для компонентных сообществ гельминтов *R. ridibunda* из разных популяций характерны относительное постоянство видового состава и численности гельминтов, особенно автогенных широко специфичных видов.

ВЫВОДЫ

1. У зеленых лягушек востока Центрального Черноземья выявлено 32 вида гельминтов (Trematoda – 24, Nematoda – 8) и Nematoda gen. sp., из них 11 видов были представлены личиночными формами (Trematoda – 9, Nematoda – 2).

2. Наибольшее видовое разнообразие гельминтофауны характерно для *R. ridibunda*. В тамбовской популяции этого вида отмечена наивысшая экстенсивность инвазии трематодами, в хоперской – нематодами. Наименьшим видовым разнообразием характеризуется гельминтофауна *R. esculenta*. Гельминтофауна *R. lessonae* в качественном и количественном отношении занимает промежуточное положение.

3. Гельминтофауны разных популяций одного вида амфибий (озерной лягушки) обладают меньшим сходством, чем гельминтофауны двух разных видов (прудовой и съедобной лягушек) из одной популяционной системы, что, по всей видимости, свидетельствует против наличия видоспецифических особенностей фаун паразитов зеленых лягушек и в пользу определяющего влияния местных экологических факторов.

4. Сходство между гельминтофаунами триплоидов и диплоидов Северского Донца, живущих в одних и тех же водоемах, триплоидов Северского Донца и диплоидов Хоперского заповедника одинаково: $I_j = 0,47$ при наличии 7 общих видов гельминтов. В гельминтофауне диплоидой *R. esculenta* Хоперского заповедника и Северского Донца насчитывается 9 общих видов ($I_j = 0,43$).

5. С возрастом происходит увеличение видового состава гельминтов у всех трех видов зеленых лягушек. Расширение спектра паразитов происходит за счет гельмин-

тов со сложным жизненным циклом и личиночных форм. Личинки имеют специфических паразитов, которые в дальнейшем выпадают из состава гельминтофауны.

6. Самцы *R. ridibunda* характеризуются бóльшим видовым разнообразием гельминтофауны и в большинстве случаев более высокими показателями инвазии, чем самки. Самцы и самки *R. lessonae* близки по видовому составу гельминтов и уровню инвазии большинством из них, самцы заражены сильнее некоторыми видами. Самцы и самки лягушек обитают в одинаковых биотопах, занимают сходную трофическую нишу, поэтому меньшая зараженность самок, по-видимому, обусловлена гормональными факторами.

7. Выявлены сезонные изменения видового состава и численности гельминтов лягушек. Наиболее высоки эти показатели у взрослых форм трематод весной и в начале лета, в середине лета и осенью они значительно ниже. Инвазия геогельминтами также снижается от весны к осени.

8. В течение трех лет исследования качественный состав гельминтов лягушек остается примерно одинаковым, его изменения происходят за счет появления или выпадения видов с низкой экстенсивностью инвазии. В то же время выявлены колебания численности целого ряда видов гельминтов.

9. Наивысшие показатели численности и видового разнообразия гельминтов среди видов зеленых лягушек присущи инфрасообществам и компонентным сообществам *R. ridibunda*. Выявлены заметные возрастные, половые, сезонные и многолетние изменения видового состава и численности гельминтов в сообществах обоих уровней.

Список работ, опубликованных по теме диссертации:

* Звездочкой отмечены публикации в изданиях из Перечня ВАК.

1. **Резванцева М.В.**, Чихляев И.В. О гельминтах зеленых лягушек в Тамбовской области // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. тр. Вып. 8. Тольятти, 2005. С. 164-168.
2. Кулакова Е.Ю., Лада Г.А., **Резванцева М.В.** Материалы по питанию зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) в Хоперском заповеднике // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Мат. междунар. науч. конф. Ч. 2. Пенза, 2008. С. 207-209.
3. * **Резванцева М.В.** Материалы по гельминтофауне озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. Т. 13. Вып. 5. Тамбов. 2008. С. 330–332.
4. **Резванцева М.В.**, Лада Г.А., Чихляев И.В., Кулакова Е.Ю. Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (комплекс *Rana esculenta*) на востоке Центрального Черноземья // Эколого-фаунистич. исслед. в Центр. Черноземье и сопред. территориях: Мат. III регион. конф. Липецк, 2008. С. 114-119.
5. * Кулакова Е.Ю., Лада Г.А., **Резванцева М.В.** Таксономический состав пищевых компонентов в рационе зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) Хоперского государственного заповедника (Новохоперский район Воронежской области) // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. Тамбов, 2009. Т. 14. Вып. 3. С. 549-554.

6. **Резванцева М.В.** О роли зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в циркуляции гельминтов в природных экосистемах // Биоразнообразие: результаты и перспективы исслед.: Мат. заоч. науч. конф. Тамбов, 2009а. С. 207-213.
7. * **Резванцева М.В.** Сезонная и многолетняя динамика численности гельминтов озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в окрестностях Тамбова // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. Тамбов, 2009б. Т. 14. Вып. 2. С. 389-393.
8. Лада Г.А., Кулакова Е.Ю., **Резванцева М.В.**, Аксенов Д.С., Гончаров А.Г., Моднов А.С., Зеленская М.П. К фауне земноводных и пресмыкающихся Хоперского государственного природного заповедника // Проблемы мониторинга природ. процессов на особо охран. природ. территориях: Мат. междунар. науч.-техн. конф. Воронеж, 2010. С. 59-63.
9. * **Резванцева М.В.**, Лада Г.А., Кулакова Е.Ю. Возрастные и половые особенности гельминтофауны зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) на востоке Центрального Черноземья // Вестник Тамбов. ун-та. Сер.: Естеств. и техн. науки. 2010. Т. 15. Вып. 2. С. 646-659.
10. **Резванцева М.В.**, Лада Г.А., Аксенов Д.С., Шабанов Д.А., Коршунов А.В., Чихляев И.В., Боркин Л.Я., Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М. Материалы по гельминтофауне зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в Харьковской области // Теоретич. и практич. проблемы паразитологии: Мат. междунар. науч. конф. М., 2010. С. 308–312.
11. Кулакова Е.Ю., Лада Г.А., **Резванцева М.В.** Питание зеленых лягушек (*Rana esculenta* complex) в смешанной популяционной системе *REL*-типа в Хоперском заповеднике (Воронежская область) // Вопросы герпетологии: Мат. IV съезда Герпетол. о-ва им. А.М. Никольского. СПб., 2011. С. 124-128.
12. * **Rezvantseva M.V.**, Lada G.A., Chikhlyaev I.V., Kulakova E.Y. Helminth faunas of green frogs (*Rana esculenta* complex) in the Central Chernozem territory of Russia // Russ. J. Herpetol. 2011. V. 18. № 1. P. 1-6.