

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ ПРИ ИССЛЕДОВАНИИ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛОВ БЕСХВОСТЫХ ЗЕМНОВОДНЫХ (ANURA, AMPHIBIA) ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА

И.В. Чихляев, А.И. Файзулин

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
alexandr-faizulin@yandex.ru*

По данным последних исследований, на территории Волжского бассейна и сопредельных регионов наблюдаются определенные изменения ареалов амфибий. Так, за последнее столетие в Центральном Черноземье, Среднем Поволжье и Оренбургской области сместились к северу ареалы видов, приуроченных к лесным массивам – серой жабы и травяной лягушки (Лада, 1993; Файзулин, 2009); в Центральном Черноземье исчезла обыкновенная квакша (Лада, 1993; Лада, Соколов, 1995). Напротив, озерная лягушка, обладая высоким биоинвазионным потенциалом, активно распространяется в результате саморасселения и интродукции в восточной части ареала, проникнув в Зауралье – Обский бассейн (Кузьмин, 1999; Вершинин, 2007) и восток Казахстана (Дуйсебаева и др., 2005).

Изменение ареалов приводит к трансформациям структурно-функциональных связей в экосистеме. Быстрое расширение ареалов при саморасселении (интервенция), случайная или преднамеренная интродукция видов в настоящее время рассматриваются как случаи «биологической инвазии» (Дгебуадзе, 2000), которые могут привести к возрастанию конкуренции за пищевые ресурсы, появлению новых видов хищников и паразитов. Сокращение ареала, вызванное исчезновением популяции, также будет способствовать изменению трофических связей и нарушению циркуляции паразитов в биоценозе.

Паразитофауна одного вида животного различается в разных районах его ареала обитания, и, наоборот, многие паразиты имеют прерывистое, зональное или очаговое распространение (Догель, 1962). Чаще всего это явление имеет характер более или менее выраженного викариата (замещения) промежуточных или окончательных хозяев одного вида паразитов, либо, напротив, викариата нескольких видов паразитов одного хозяина (Шевченко, 1965). Несомненно, эту проблему необходимо учитывать при выяснении жизненных циклов, схем и их вариаций у патогенных видов паразитов в разных областях их ареалов распространения.

Факты викариата четко иллюстрируют то важное значение, которое приобретают паразитологические данные для решения ряда зоогеографических и филогенетических вопросов, например, при реконструкции фауногенеза рыб и млекопитающих (Догель, 1962; Пугачёв, 1984; Евланов, 1993; Юшков, 2005). Паразитические животные в этом отношении представляют собой объект порой даже более удобный и ценный. Так, М. Меткалф (Metcalf, 1923, 1929, 1940), проанализировав систематические данные и географическое распространение простейших Opalinida и их хозяев-амфибий мировой фауны, установил место и время возникновения нескольких семейств лягушек и жаб, а также пути заселения ими современного ареала.

Большинство гельминтов амфибий (трематоды, скребни, отдельные виды нематод и цестод) циркулируют по трофическим связям, а следовательно, маркируют как пищевые объекты (водные насекомые, моллюски, ракообразные, пауки, головастики и сеголетки земноводных) – промежуточных и дополнительных хозяев, так и хищников (взрослые амфибии, ужи, совы и врановые птицы, псовые и куньи млекопитающие) – их окончательных хозяев. С другой стороны, видовой состав гельминтофауны отражает

биотопическую приуроченность амфибий, так как, например, заражение аллогенными биогельминтами (мета- и мезоцеркарии трематод) происходит исключительно в воде, а многими автогенными геогельминтами (нематодами) – на суше. Таким образом, анализ гельминтофауны помогает оценивать состояние и изменение биоценологических связей популяций земноводных и использовать их для изучения формирования и динамики ареалов батрахофауны.

Цель нашего сообщения – проанализировать проявления викариата отдельных видов гельминтов амфибий как фактора, маркирующего изменения ареала обитания хозяина.

Факты викариата подтверждаются многочисленными исследованиями на примере разных групп паразитов и их хозяев, но наиболее отчетливо выражены у гельминтов амфибий (Дубинина, 1950; Шевченко, 1963, 1965; Смирнова, 1968, 1969). Рассмотрим в качестве примера географические вариации жизненных схем моногенеи *Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798) и цестоды *Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782).

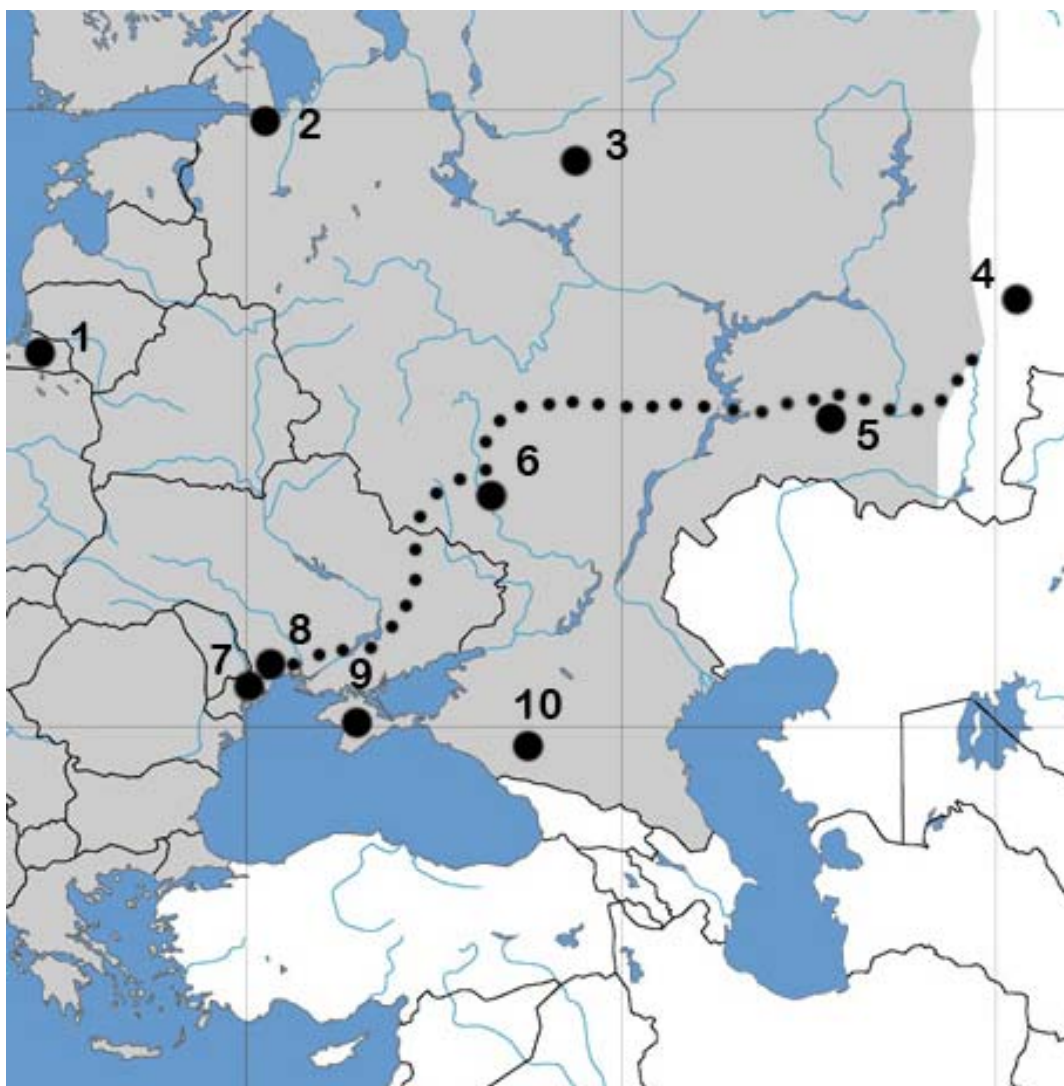


Рис. 1. Расширение границы ареала моногенеи *Polystoma integerrimum*:

1 – Калининград, 2 – окр. Санкт-Петербурга, 3 – Костромская область, 4 – Челябинская область, 5 – Самарская область, 6 – окр. Харькова, 7 – Одесса, 8 – дельта р. Дунай, 9 – Крым, 10 – Кавказ; пунктир – граница ареала травяной лягушки

***Polystoma integerrimum* (Fröhlich, 1798)**

Моногенея *P. integerrimum* паразитирует в мочевом пузыре бесхвостых амфибий, являющихся ее окончательными хозяевами. Заражение этим паразитом происходит

только один раз в жизни земноводных – на личиночной стадии. Вылупившиеся из яиц личинки моногенеи поселяются на жабрах молодых головастика и превращаются в гиродактилоидную или «жаберную» форму, продуцирующую яйца. Выходящие из них неотенические личинки, в связи с зарастанием жаберной щели у головастика старшего возраста, мигрируют через клоаку к месту локализации, где и завершают метаморфоз (Быховский, 1957).

Географическое распространение моногенеи *P. integerrimum* обуславливается ее специфической приуроченностью к определенным видам хозяев. Наиболее часто этот паразит встречается в лесной природной зоне у травяной лягушки *Rana temporaria* (Марков, Рогоза, 1955; Голикова, 1960; Радченко, Будалова, 1980), реже – у остромордой *R. arvalis*, причем лишь в зоне симпатрии – перекрывания ареалов. Тем не менее, *P. integerrimum* была обнаружена также на юге – у зеленой жабы *Bufo viridis* – в Украине (Пастухова, 1950; Волгарь-Пастухова, 1959), Карпатах (Мазурмович, 1951, 1965), Крыму (Исайчиков, 1926), на Кавказе (Мустафаев, Фарзалиев, 1974; Мурванидзе и др., 2009).

Данное обстоятельство дает возможность предположить, что этот вид моногеней может выноситься далеко за пределы ареала специфичного хозяина (травяной лягушки) – неспецифичным дополнительным (зеленой жабой) (Дубинина, 1950). Согласно мнению Н.Н. Шевченко (1965), частая встречаемость *P. integerrimum* у зеленой жабы на юге позволяет считать данный вид амфибий наравне с травяной лягушкой основными викарирующими хозяевами паразита. При этом в границах ареала основных хозяев этот гельминт способен заражать также и второстепенных. Для травяной лягушки таковыми являются озерная *R. ridibunda* и остромордая *R. arvalis* лягушки; в ареале зеленой жабы известны – обыкновенная квакша *Hyla arborea* (Пастухова, 1950; Волгарь-Пастухова, 1959) и малоазиатская лягушка *R. macrocnemis* (Динник, 1926; Калабеков, 1973).

На территории Среднего Поволжья известны находки *P. integerrimum* от травяной лягушки из Нижегородской области (6,8%) (Носова, 1983), Башкирии (0,33%) (Баянов, 1992; Юмагулова, 2000) и зеленой жабы (12,5%) в Самарской области (Чихляев, 2004). Имеются сведения о регистрации этого вида моногеней у озерной лягушки на Южном Урале – в Челябинской области (Юмагулова, 2000). По нашему мнению, замещение хозяев обусловлено резким сокращением численности и исчезновением популяции травяной лягушки на южной границе ареала. Еще в XIX в., судя по коллекционному экземпляру из Зоомузея Казанского госуниверситета, данный вид земноводных обитал в «Бугульминском уезде Самарской губернии» (Garanin, 2000). Однако за последние 25 лет достоверные находки вида на востоке Самарской, западе Оренбургской областей, юге Республики Башкортостан отсутствуют (Чибилев, 1995; наши данные).

Несмотря на этот факт, происходит расширение ареала паразита, но уже за счет иных видов амфибий (зеленой жабы), приуроченных к совершенно другим экологическим условиям – «открытым» биотопам. Таким образом, имеет место вынесение моногенеи *P. integerrimum* ее неспецифичным дополнительным хозяином далее на юг, за пределы ареала основного хозяина.

В некоторых работах обнаружение специфичного паразита у других видов хозяев связывают с сокращением ареала основного хозяина, как, например, у рыб (Пугачёв, 1984) или численности, как у рептилий (Хабибулин, 2001). По нашему мнению, случаи викариата у земноводных связаны с изменениями их видового состава и границ ареалов в результате сдвига растительных зон к северу и явлением «смены стаций», при котором виды хозяев в разных географических зонах могут обитать в нетипичных для себя биотопах. В итоге формируют своеобразные ассамблеи видов, обитающих в одних «открытых» или «закрытых» биотопах, например, травяная лягушка и зеленая жаба. Происходящее далее при синтопическом обитании изменение особенностей экологии амфибий приводит со временем к возможности перехода гельминтов с одного вида хозяев

на другой. В дальнейшем не толерантные к изменившимся условиям виды хозяев выпадают из ассамблеи.

***Nematotaenia dispar* (Goeze, 1782)**

Цестода *N. dispar* – паразит кишечника бесхвостых земноводных, которые служат для нее окончательными хозяевами (Рыжиков и др., 1980). Жизненный цикл гельминта к настоящему времени неизвестен.

Данный вид цестод обычен для амфибий Восточной Европы, Кавказа (Рыжиков и др., 1980), Балкан (Buchvarov, 1963), Передней (Yildirimhan, 1999; Al-Sorkhy, Amr, 2003; Al-Mohammed, 2009) и Средней (Mokhtar-Maamouri, Chakroun, 1984; Vashetko, Siddikov, 1999; Saeed et al., 2007) Азии. В числе хозяев указываются: озерная *Rana ridibunda* и прудовая *R. lessonae* лягушки, зеленая жаба *Bufo viridis*, обыкновенные чесночница *Pelobates fuscus* и квакша *Hyla arborea savignyi*, краснобрюхая жерлянка *Bombina bombina*, а также кавказская саламандра *Mertensiella caucasica* (Yildirimhan et al., 2005) и серый варан *Varanus griseus* (Al-Mohammed, 2009).

Основным хозяином цестоды является зеленая жаба, однако в большей части ее европейского ареала, где в настоящее время выделена криптическая форма в ранге подвида – *B. v. viridis*, – этот вид гельминтов не встречается. Напротив, в восточной части ареала зеленой жабы, занимаемой, главным образом, криптическим подвидом *B. v. variabilis* (= *B. v. turanensis*) (Литвинчук и др., 2006), данный вид распространен на востоке и юге Самарской области (12,5%) (Чихляев, 2004), востоке и юго-востоке Республики Башкортостан (Юмагулова, 2000).

Итак, при изучении гельминтофауны амфибий Волжского бассейна с таковой в других географических районах нами выявлены случаи вариаций жизненных схем отдельных видов гельминтов. С одной стороны, это проявляется в виде викариата (замещения) хозяев-амфибий в разных частях ареала того или иного вида гельминтов, что помогает уточнить ареалы основного и дополнительных хозяев и проследить их временные изменения. С другой стороны, наблюдается неодинаковая степень участия отдельных подвидов земноводных в циркуляции паразитов, которая как биологический индикатор маркирует границы ареала обитания хозяина. Большое количество широко специфичных паразитов и крайне малое число узко специфичных видов, свойственное земноводным Волжского бассейна, затрудняют использование гельминтологических данных для анализа формирования батрахофауны региона. В отдельных случаях гельминты амфибий могут быть использованы для уточнения таксономического статуса криптических форм, районов их распространения, а также экологических особенностей – трофической и биотопической приуроченности.

Таким образом, возможно ограниченное применение анализа гельминтофауны земноводных в зоогеографических и филогенетических исследованиях.

ЛИТЕРАТУРА

Баянов М.Г. Гельминты земноводных Башкирии // Вопросы экологии животных Южного Урала. Вып. 5. Уфа: Изд-во Башк. ун-та, 1992. С. 2-10.

Быховский Б.Е. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 509 с.

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

Волгарь-Пастухова Л.Г. Паразитофауна бесхвостых земноводных дельты Дуная // Экологическая паразитология. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1959. С. 59-95.

Голикова М.Н. Эколого-паразитологическое изучение некоторых озер Калининградской области. Сообщение 1. Паразитофауна бесхвостых земноводных // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 7. С. 984-994.

Дгебуадзе Ю.Ю. Экология инвазий и популяционных контактов животных: общие подходы // Виды-вселенцы в европейских морях России. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2000. С. 35-50.

- Динник Ю.А.** Гельминтопаразиты *Rana macrocnemis* Berg. окрестностей Гвилетского пункта Северо-Кавказской гидробиологической станции // Раб. Сев.-Кавказ. гидробиол. ст. 1926. Т. 1, вып. 2. С. 46-53.
- Догель В.А.** Общая паразитология. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1962. 464 с.
- Дубинина М.Н.** Экологическое исследование паразитофауны озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.) дельты Волги // Паразитологический сборник. 1950. Т. 12. С. 300-350.
- Дуйсебаева Т.Н., Березовиков Н.Н., Брушко З.К., Кубыкин Р.А., Хромов В.А.** Озерная лягушка (*Rana ridibunda* Pallas, 1771) в Казахстане: изменение ареала в XX столетии и современное распространение вида // Современная герпетология. 2005. Т. 3/4. С. 29-59.
- Евланов И.А.** Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 1993. 41 с.
- Исайчиков И.М.** К познанию гельминтофауны амфибий России. Часть 1. Паразитические черви *Bufo viridis* Laug. Крыма // Тр. Сиб. ветеринар. ин-та. 1926. Т. 7, вып. 1. С. 61-159.
- Калабеков А.Л.** Фауна гельминтов малоазиатской лягушки (*Rana macrocnemis* Boul.) на северных склонах Центрального Кавказа // Вопросы экологии и биологии животных северных склонов Центрального Кавказа. Орджоникидзе, 1973. С. 19-33.
- Кузьмин С.Л.** Земноводные бывшего СССР. М.: Т-во науч. изд. КМК, 1999. 298 с.
- Лада Г.А.** Эколого-фаунистический анализ амфибий Центрального Черноземья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1993. 20 с.
- Лада Г.А., Соколов А.С.** Редкие земноводные Центрального Черноземья // Проблемы сохранения разнообразия природы степных и лесостепных районов. М., 1995. С. 231-232.
- Литвинчук С.Н., Розанов Ю.М., Усманова Н.М. и др.** Изменчивость микросателлитов VM 224 и Vca17 в популяциях зеленых жаб (*Bufo viridis* complex), различающихся по размеру генома и пloidности // Цитология. 2006. № 4. С. 306-319.
- Мазурмович Б.Н.** Паразитические черви амфибий. Их взаимоотношения с хозяевами и внешней средой. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1951. 97 с.
- Мазурмович Б.Н.** Паразитические черви амфибий Советских Карпат и прилегающих районов // Паразиты и паразитозы человека и животных. Киев: Наук. думка, 1965. С. 180-191.
- Марков Г.С., Рогоза М.Л.** Годовые различия паразитофауны травяной лягушки (*Rana temporaria*) // Зоол. журн. 1955. Т. 34., вып. 6. С. 1203-1209.
- Мурванидзе Л.П., Гогешвили И.В., Николаишвили К.Г. и др.** Паразитофауна амфибий и рептилий побережья Тбилисского водохранилища // XIV Конференція Українського наукового товариства паразитологів. Київ, 2009. С. 74.
- Мустафаев Ю.Ш., Фарзалиев А.М.** Гельминтофауна некоторых амфибий и рептилий Нахичеванской АССР // Уч. зап. Азерб. ун-та. 1974. Вып. 3. С. 55-60.
- Носова К.Ф.** Гельминты бесхвостых амфибий зеленой зоны города Горького // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1983. С. 44-50.
- Пастухова Л.Г.** Экологический анализ паразитофауны земноводных дельты Дуная: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1950. 27 с.
- Пугачёв О.Н.** Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Л.: Наука, 1984. 155 с.
- Радченко Н.М., Будалова Т.М.** Гельминты амфибий в Костромской области // IX конф. Украинского паразитол. о-ва. Ч. 3. Киев: Наук. думка, 1980. С. 179-181.
- Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н.** Гельминты амфибий фауны СССР. М.: Наука, 1980. 279 с.
- Смирнова М.И.** К гельминтофауне амфибий побережья Куйбышевского водохранилища // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Вып. 2. Казань, 1968. С. 180-189.
- Смирнова М.И.** Изучение биоценологических связей гельминтов некоторых позвоночных животных побережья Куйбышевского водохранилища // Вопросы формирования прибрежных биогеоценозов водохранилищ. М.: Наука, 1969. С. 153-164.
- Файзулин А.И.** Формирование, состояние и прогноз изменения фаунистического разнообразия батрахофауны Среднего Поволжья // Вестн. Оренбург. ун-та. 2009. № 6. С. 379-381.
- Хабибуллин В.Ф.** Опыт использования гельминтологических данных при изучении распространения пресмыкающихся // Вопросы герпетологии. М., 2001. С. 307-308.
- Чибилев А.А.** Земноводные и пресмыкающиеся Оренбургской области и их охрана: Материалы для Красной книги Оренбургской области. Екатеринбург: УрО РАН, 1995. 46 с.

- Чихляев И.В.** Гельминты земноводных (Amphibia) Среднего Поволжья (фауна, экология): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 19 с.
- Шевченко Н.Н.** О вариациях жизненных циклов некоторых видов гельминтов амфибий // *Helminthologia*. 1963. № 4. P. 1-4.
- Шевченко Н.Н.** Гельминтофауна биоценоза Северского Донца и пути ее циркуляции в среднем течении реки: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Харьков, 1965. 45 с.
- Юмагулова Г.Р.** Гельминты амфибий Южного Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 24 с.
- Юшков В.** Основные черты истории формирования гельминтофауны млекопитающих Европейского северо-востока России // *Вестн. ИБ Коми НЦ УрО РАН*. 2005. № 2 (88). С. 2-8.
- Al-Mohammed H.I.** Description of *Nematotaenia dispar* from gray monitor (*Varanus griseus*) a new record in Saudi Arabia // *J. of the Egyptian Soc. of Parasitol.* 2009. V. 39, № 1. P. 317-320.
- Al-Sorkhy M.K., Amr Z.** Platyhelminth parasites of some amphibians in Jordan // *Turk. J. of Zool.* 2003. V. 27. P. 89-93.
- Buchvarov G.K.** A helminth new to frogs in Bulgaria – *Nematotaenia dispar* (Cestoidea Rud., 1808) // *Izvestiia. Bull.* 1963. V. 8. P. 143-144.
- Garanin V.I.** The distribution of amphibians in the Volga-Kama region // *Advances in Amphibian Research in the Former Soviet Union*. 2000. V. 5. P. 79-132.
- Mokhtar-Maamouri F., Chakroun H.** Cestodes *Nematotaeniidae* de Bufonidae (Amphibiens) de Tunisie. Description de *Nematotaenia viride* n. sp. // *Sys. Parasitol.* 1984. V. 6. P. 47-55.
- Metcalf M.** The Opalinid Ciliate Infusorians // *Smith's Inst. U.S. Nat. Mus. Bull.* 1923. V. 120. P. 1-484.
- Metcalf M.** Parasites and the aid they give in problems of taxonomy, geographical distribution and paleogeography // *Smyth. Miss. Coll.* 1929. V. 81. P. 1-36.
- Metcalf M.** Further studies on the Opalinid Ciliate Infusorians and their hosts // *Proc. U.S. Nat. Mus.* 1940. V. 87 (3077). P. 465-634.
- Saeed I., Al-Barwari Sh.E., Al-Harmni K.I.** A metazoan parasitological research of some Iraqi amphibians // *Türkiye Parazitol. Dergisi*. 2007. V. 31, № 4. P. 337-345.
- Vashetko E.V., Siddikov B.H.** The effect of the ecology of toads on the distribution of helminthes // *Tr. J. of Zool.* 1999. V. 23. P. 107-110.
- Yildirimhan H.S.** Research on parasitic helminths of *Bufo viridis* Laurenti, 1768 (Anura: Amphibia) // *Tr. J. of Zool.* 1999. V. 23. P. 177-196.
- Yildirimhan H.S., Bursey C.R., Goldberg S.R.** Helminth parasites of the Caucasian salamander, *Mertensiella caucasica*, from Turkey // *Comp. Parasitol.* 2005. V. 72. P. 75-87.