

*На правах рукописи*



БУРАКОВА Анна Владимировна

**ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ  
ПОПУЛЯЦИЙ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ  
(*Rana arvalis* Nilsson, 1842) В ГРАДИЕНТЕ УРБАНИЗАЦИИ**

**03.02.08 – экология (биология)**

**Автореферат диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук**

**Пермь – 2012**

Работа выполнена в лаборатории функциональной экологии наземных животных ФГБУН «Институт экологии растений и животных УрО РАН»

Научный руководитель: доктор биологических наук, доцент  
**Вершинин Владимир Леонидович**

Официальные оппоненты: **Сивкова Татьяна Николаевна**  
доктор биологических наук, доцент,  
ФГБОУ ВПО «Пермская государственная  
сельскохозяйственная академия им. Д.Н.  
Прянишникова», доцент кафедры инфекционных  
болезней

**Данилова Мария Николаевна**  
кандидат биологических наук, доцент, ГОУ ВПО  
«Уральский государственный педагогический  
университет», доцент кафедры зоологии

Ведущая организация: ГОУ ВПО «Пермский государственный  
педагогический университет»

Защита диссертации состоится 5 апреля 2012 г. в 13 часов 30 минут на заседании диссертационного совета Д 212.189.02 при Пермском государственном национальном исследовательском университете по адресу: 614990, г. Пермь, ул. Букирева, д. 15, зал заседаний Учёного Совета.

Адрес сайта: <http://www.psu.ru>

E-mail: [novoselova@psu.ru](mailto:novoselova@psu.ru)

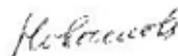
Тел.: 8(342)239-62-17

Факс: 8(342)237-16-11

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Пермского государственного национального исследовательского университета.

Автореферат разослан 27 февраля 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,  
доктор биологических наук



Новоселова Л.В.

## ВВЕДЕНИЕ

*Актуальность проблемы.* Современные, трансформированные человеком биогеоценозы, характеризуются упрощенной структурой, меньшей степенью замкнутости; стабильность подобных сообществ поддерживается «биологической пластичностью и популяционной внутривидовой разнородностью нескольких видов-убиквистов» [Шварц, 1976]. Биота урбанизированных территорий характеризуется наиболее мощным и глубоким преобразованием благодаря комплексной трансформации среды и различного рода загрязнениям [Вершинин, 2005].

Антропогенная фрагментация местообитаний на территории городских агломераций ведет к инсуляризации ареалов земноводных на мелкие изоляты, повышению уровня их гомозиготности, увеличению скорости преобразования генофонда за счет дрейфа генов и сопутствующего ему инбридинга [Макеева, 2003; Оценка состояния генофонда..., 2004; Hitchings, Beebee, 1997; Collins, Storfer, 2003; Andersen et al., 2004]. В основе любой изменчивости лежит генетическая компонента, оценку которой на уровне первичной структуры белков уже достаточно продолжительное время выполняют на основе электрофореза белков и ферментов [Межжерин, 1992; Harris et al., 1977]. Тем же методом определяют уровень гетерозиготности популяции, внутри- и межпопуляционную изменчивость [Алтухов, Салменкова, 2002; Алтухов и др., 2004].

Любые преобразования структуры зооценозов связаны с изменением соотношения таких важных групп беспозвоночных, как консументы первого порядка: паразиты и хищники [Крауклис, Бессолицына, 1980]. Поскольку паразитоценозы выполняют важную роль в функционировании и гомеостатировании биогеоценозов [Pugachev, 1999; Матвеева, 2009] изучение преобразования паразитарных систем под действием антропогенных факторов является актуальным. Амфибии и их личинки, представляя собой связующее звено пресноводных водоемов и наземных экосистем [Гаранин, 1977], являются промежуточными и факультативными хозяевами большого количества паразитов, а их гельминтофауна является составной частью водных экосистем [Быховский, 1935; Голикова, 1960; Итоги и перспективы..., 2004; Жигилева, Буракова, 2005; Матвеева, 2009]. Паразитофауна амфибий имеет также практическое значение, поскольку может служить источником эпизоотий, приносящих вред народному хозяйству и человеку [Мазурмович, 1951; О гельминтах обыкновенной..., 2008; Малышева, Жердева, 2008; Vojtkova, 1974; Романова и др., 2007; Тарасовская, 2009]. По этим причинам, особое значение приобретают исследования, связанные с преобразованием паразитарных систем в результате антропогенной

трансформации среды [Сонин и др., 1997; Беэр, 1997; Беэр, 1998; Матвеева, 2009]. Таким образом, амфибии и их паразитофауна представляют собой удобный и важный объект для эколого-популяционных исследований [Гаранин, 1981; Вершинин, 1982; Мисюра, Марченковская, 2003; Матвеева, 2009].

В силу эврипопности и широких адаптивных возможностей остромордая лягушка (*R. arvalis* Nilss.) представляет собой удобный объект для целей данного исследования на территории г. Тюмени и его окрестностей. Комплексный характер исследований, сочетающих паразитологический и эколого-генетический подходы важен [Жигилева, Буракова, 2005], поскольку даёт возможность установить ряд закономерностей поддержания функциональной устойчивости в условиях динамических изменений среды.

Целью нашей работы является комплексная эколого-паразитологическая и генетическая характеристика состояния популяций остромордой лягушки (*R. arvalis*), населяющей урбанизированные и естественные ландшафты (на примере г. Тюмени).

В задачи диссертационной работы входило:

1. Изучить показатели зараженности остромордой лягушки гельминтами в условиях антропогенно нарушенных и естественных ландшафтов.
2. Исследовать изменение гельминтофауны *R. arvalis* в градиенте урбанизации в различных размерно-возрастных группах.
3. Исследовать генетическую структуру популяций остромордой лягушки естественных и урбанизированных местообитаний.
4. Проанализировать зараженность *R. arvalis* в зависимости от генотипических особенностей и степени урбанизации.

Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

1. С ростом урбанизации происходит сокращение видового разнообразия гельминтов при сохранении прежних доминирующих видов.
2. Отмечается изменение экстенсивности, интенсивности инвазии и индекса обилия гельминтов в градиенте урбанизации.
3. Экстенсивность и интенсивность инвазии, а также индекс обилия увеличиваются от сеголеток к половозрелым животным, рост локальной плотности хозяина на селитебных территориях способствует увеличению освоенности гостального биотопа.
4. В градиенте урбанизации отмечается увеличение гомозиготности в популяциях *R. arvalis*.
5. Гетерозиготные особи остромордой лягушки характеризуются относительно высокими показателями паразитарной инвазии.

Научная новизна и теоретическая значимость результатов исследования.

Впервые изучены паразитологические и генетические особенности остромордой лягушки в градиенте урбанизированной среды. Получены новые данные об изменении структуры гельминтофауны *R. arvalis*, обитающей на урбанизированных территориях, а также данные о влиянии ряда экологических факторов на генетическое разнообразие остромордых лягушек. Установлены особенности изменения гельминтофауны в различных размерно-возрастных группах *R. arvalis* на урбанизированной территории. Получены новые данные о зараженности *R. arvalis* в зависимости от их генотипических особенностей и степени урбанизации.

Результаты настоящего исследования вносят вклад в развитие представлений о регуляции системы паразит-хозяин, а сообщества паразитов *R. arvalis* могут быть моделью для изучения закономерностей функционирования паразитарных систем в условиях урбанизации.

Практическая значимость. Результаты настоящего исследования, характеризующие антропогенное влияние на гельминтофауну лягушек, могут широко использоваться в целях мониторинга окружающей среды, а так же для оценки эпизоотического состояния естественных водоемов.

Материалы диссертационного исследования внедрены в учебный процесс двух кафедр Тюменского государственного университета: кафедры зоологии и ихтиологии, кафедры экологии и генетики, а также кафедры биологии и методики ее преподавания в Ишимском государственном педагогическом институте им. П.П. Ершова при проведении лекционных и практических занятий по курсам: «Зоология позвоночных», «Биоиндикация», «Герпетология и батрахология», «Частная паразитология», «Эколого-паразитологический мониторинг», «Методы биологических исследований», «Популяционная экология», «Экологическая генетика».

Апробация работы. Материалы работы докладывались: на IV паразитологическом съезде (С-Петербург, 2008), третьей международной научно-практической конференции «Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития» (Ишим, 2008), конференции молодых ученых «Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее» (Екатеринбург, 2008), IV международной научно-практической конференции «Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития» (Ишим, 2009), III Межрегиональной научной конференции паразитологов Сибири и Дальнего Востока, посвященной 80-летию проф. К.П. Федорова (Новосибирск, 2009), V международной научно-практической конференции «Урбоэкосистемы: Проблемы и перспективы развития» (Ишим, 2010), конференции молодых ученых «От Южных гор до Северных морей» (Екатеринбург, 2010), конференции «Проблемы экологии: чтения памяти проф.

М.М. Кожова» (Иркутск, 2010).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 15 работ, 3 из них – в журналах рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 133 страницах машинописного текста и состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Основной текст диссертации включает 46 рисунков и 10 таблиц. Список литературы включает 264 источника, из них 53 на иностранных языках, 3 ссылки на интернет ресурсы.

Благодарности. Автор выражает благодарность научному руководителю д.б.н. В.Л. Вершинину, а также д.б.н. И.В. Цой и к.б.н. О.Н. Жигилевой (ТюмГУ) и коллегам из ИЭРиЖ: к.б.н. С.Д. Вершининой, к.б.н. О.А. Госьковой, н.с. А.Л. Гаврилову, И.В. Братцевой, к.б.н. М.В. Модорову, к.б.н. И.А. Кшняеву.

## **ГЛАВА 1. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ АМФИБИЙ УРБАНИЗИРОВАННЫХ ЛАНДШАФТОВ**

Приводится обзор литературных данных по специфике ряда показателей амфибий урбанизированных территорий.

## **ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ**

В главе дана физико-географическая характеристика районов исследования [Гвоздецкий, 1973], рассмотрена экологическая обстановка города Тюмени, дано описание местообитаний. Для сравнительного анализа показателей в градиенте урбанизации использована разработанная ранее В.Л. Вершининым [1980, 1981] типизация городских ландшафтов. Основываясь на данной типизации, в пределах города было выделено 4 зоны, к которым приурочены места обитания амфибий: I зона – центральная часть города лишенная амфибий с плотной многоэтажной застройкой, массивными асфальтовыми покрытиями, водоемами с сильным промышленным загрязнением, малыми реками, забранными в трубы; зона многоэтажной застройки (зона II) – районы многоэтажной застройки с осваиваемыми территориями, пустырями, участками с открытыми почвами, малыми водоемами с высоким уровнем загрязненности; зона малоэтажной застройки (зона III) – в основном районы, занятые домами частного сектора, пустыри и лесопарковая зона города (зона IV) – местообитания которой находятся в основном под действием рекреационной нагрузки. В качестве контроля были взяты загородные территории (К), находящиеся на разном расстоянии от города.

Приемлемость типизации подтверждена гидрохимическими анализами нерестовых водоемов. Анализы выполнены в лаборатории ФГБОУ ВПО «Тюменский государственный университет» по следующим показателям: СГ,

SO<sub>4</sub><sup>2-</sup>, определено значение pH нерестовых водоемов. Показано, что с ростом урбанизации увеличивается концентрация хлорид и сульфат ионов; pH меняется от слабокислых значений на загородной территории до нейтральных и слабощелочных значений на урбанизированной территории.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Сбор материала выполнен в 2005-2007 и в 2011 годах на территории городской агломерации Тюмени, а также за ее пределами в загородных популяциях, использовавшихся в качестве контроля. Общий объем материала – 596 особей *R. arvalis* (в зоне многоэтажной застройки проанализировано 48, в зоне малоэтажной застройки – 214, в лесопарковой зоне – 147 и на загородной территории 187 особей).

Оценка принадлежности животных к определенной возрастной категории (сеголетки, неполовозрелые, половозрелые) проведена на основании внешних отличий: 1 – сеголеток от неполовозрелых животных отличали по следам резорбции хвоста, исчезающим после первой зимовки; 2 – неполовозрелых – по отсутствию вторичных половых признаков (у самцов) и зрелых гонад (у самок); 3 – половозрелых по наличию зрелых гонад (у самок) и брачных мозолей (у самцов). Таким образом, исследованные животные были условно разделены на 3 размерно-возрастные группы: сеголетки, неполовозрелые, половозрелые особи.

В ходе гельминтологического вскрытия желудочно-кишечного тракта и легких [Ивашкин и др., 1971] 596 особей *R. arvalis*, собрано 1727 экземпляров половозрелых форм гельминтов: нематод и трематод. Видовая принадлежность гельминтов устанавливалась по определителю К.М. Рыжикова с соавторами [Рыжиков и др., 1980]. Сборы этикетировались в соответствии с правилами [Ивашкин и др., 1971]. В качестве основных характеристик зараженности *R. arvalis* гельминтами использовались следующие показатели: экстенсивность и интенсивность инвазии, индекс обилия. Полученные величины индексов сравнивали с табличными значениями  $t$  – критерия Стьюдента [Ивантер, Коросов, 2003]. При исследовании структуры сообществ гельминтов нами применялись следующие показатели: индекс Бергера-Паркера, индекс Шеннона-Винера, индекс Маргалефа.

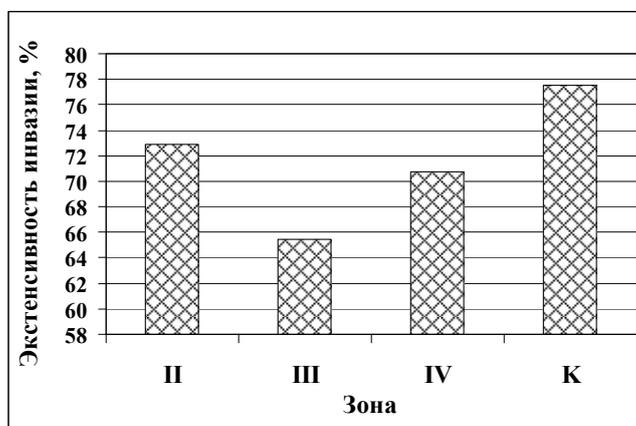
Эколого-генетический анализ проводили методом электрофоретического разделения белков в 7,5%-ом растворе полиакриламидного геля [Маурер, 1971; Жигилева и др., 2009]. Уровень генетического разнообразия популяций оценивали по следующим параметрам: по доле полиморфных локусов ( $P_{95\%}$ ), средней наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности ( $H_o$  и  $H_e$  соответственно), среднему и эффективному числу аллелей на локус ( $N_a$  и  $N_e$  соответственно). Оценка уровня

межпопуляционных различий была выполнена с использованием расчетов индекса Неи [Nei, 1972] – стандартного генетического расстояния ( $D$ ). Статистическую обработку данных проводили при помощи программ GenAlEx 6.1. и Statistica for Windows 6.0.

#### ГЛАВА 4. СТРУКТУРА ГЕЛЬМИНТОФАУНЫ *Rana arvalis* Nilss. В УСЛОВИЯХ УРБАНИЗАЦИИ И НА ЗАГОРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

У *R. arvalis* исследованных территорий обнаружено 6 видов гельминтов, относящихся к двум классам: Nematoda и Trematoda. В кишечнике паразитируют нематоды: *Oswaldocruzia filiformis* Goeze, 1782, *Cosmocerca ornata* Dujardin, 1845 и трематоды: *Dolichosaccus rastellus* Olsson, 1876, *Opisthioglyphe ranae* Froelich, 1791; в легких – трематоды *Haplometra cylindracea* Zeder, 1800 и нематоды *Rhabdias bufonis* Schrank, 1788.

Экстенсивность инвазии снижается от загородных популяций к зоне малоэтажной застройки, вновь возрастая у животных в зоне многоэтажной застройки. Данный показатель у животных загородной популяции составляет достоверно большее значение ( $t=1,99$ ,  $p<0,05$ ;  $t=3,84$ ,  $p<0,001$ ) по сравнению с урбанизированными территориями (рис. 1). Известно, что в зоне многоэтажной застройки отмечается высокая локальная плотность амфибий при низкой абсолютной численности [Вершинин, 1985; Лебединский, 1981] чем вероятно, и обусловлен высокий уровень экстенсивности инвазии животных в этой зоне.

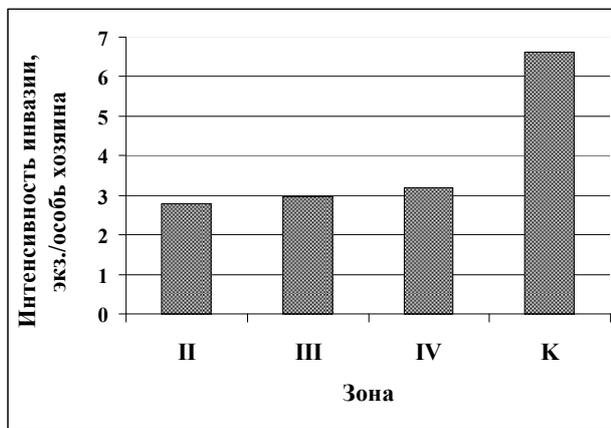


II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория

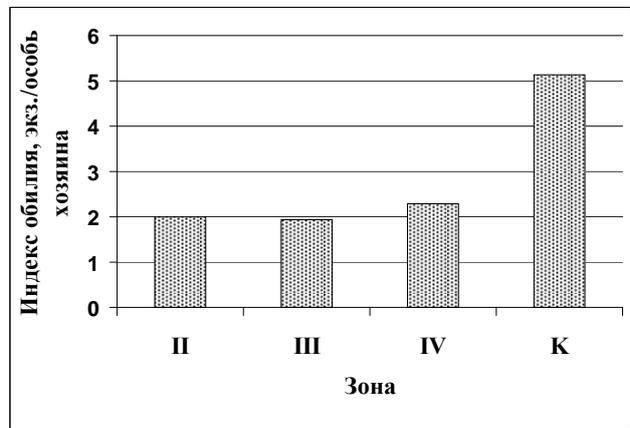
Рисунок 1 – Экстенсивность инвазии гельминтами в градиенте урбанизации

Интенсивность инвазии и индекс обилия значимо выше ( $t=5,5$ ,  $p<0,001$ ;  $t=5,13$ ,  $p<0,001$ ;  $t=5,86$ ,  $p<0,001$  и  $t=7,16$ ,  $p<0,001$ ;  $t=6,31$ ,  $p<0,001$ ;  $t=5,41$ ,  $p<0,001$  соответственно) у амфибий загородной территории, в сравнении с животными, обитающими на урбанизированной территории (рис. 2, 3).

В градиенте урбанизации отмечено изменение соотношения разных классов



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 2 – Интенсивность инвазии в градиенте урбанизации

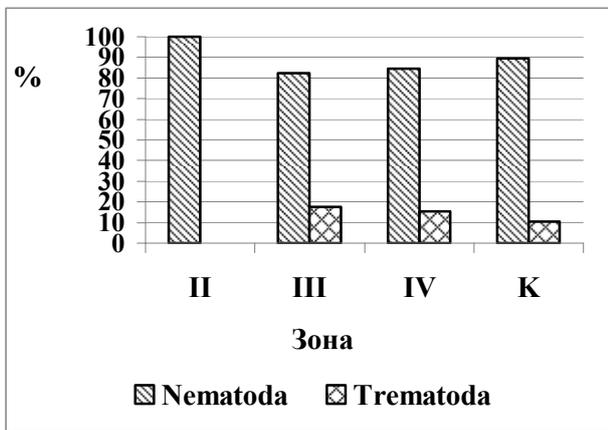


II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 3 – Индекс обилия гельминтов в градиенте урбанизации

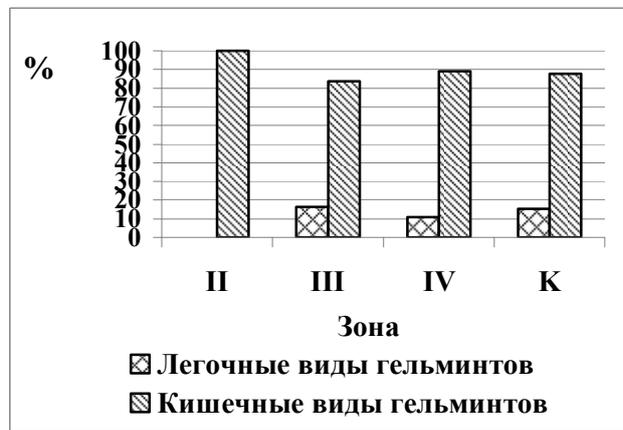
гельминтов: Trematoda и Nematoda. Паразитами, относящимися к классу нематод, оказались заражены животные во всех исследованных зонах. Доля особей, зараженных нематодами, снижается по мере усиления урбанизации, за исключением зоны многоэтажной застройки, где зафиксировано максимальное значение этого показателя. Доля животных, зараженных трематодами напротив, увеличивается по мере усиления антропогенной нагрузки. Максимальное значение этого показателя установлено для животных зоны малоэтажной застройки. В зоне многоэтажной застройки гельминты, принадлежащие к классу трематод, отсутствуют (рис. 4).

Никаких трендов в соотношении гельминтов с легочной и кишечной локализацией в градиенте урбанизации не выявлено (рис. 5), кроме отсутствия легочных форм в зоне многоэтажной застройки. При снижении видовой разнообразия, происходит упрощение структуры сообществ, ведущее к разрыву биоценологических связей необходимых для осуществления полного жизненного цикла гельминтов [Гельминтофауна амфибий..., 2008], с чем, вероятно, связано отсутствие легочных трематод в зоне многоэтажной застройки.

Показатели паразитарной инвазии разных классов гельминтов и паразитов с разной локализацией в организме хозяина меняются в градиенте урбанизации. Так, экстенсивность инвазии нематодами, превышает экстенсивность инвазии трематодами у животных загородной территории в 3,3 раза, интенсивность инвазии в 2,6 раза, а индекс обилия – в 9 раз. Экстенсивность инвазии кишечными видами гельминтов, по сравнению с таковым показателем легочными видами паразитов выше у животных на загородной территории, в 4 раза, интенсивность инвазии на 1,3 раза и индекс обилия больше в 5,5 раз.



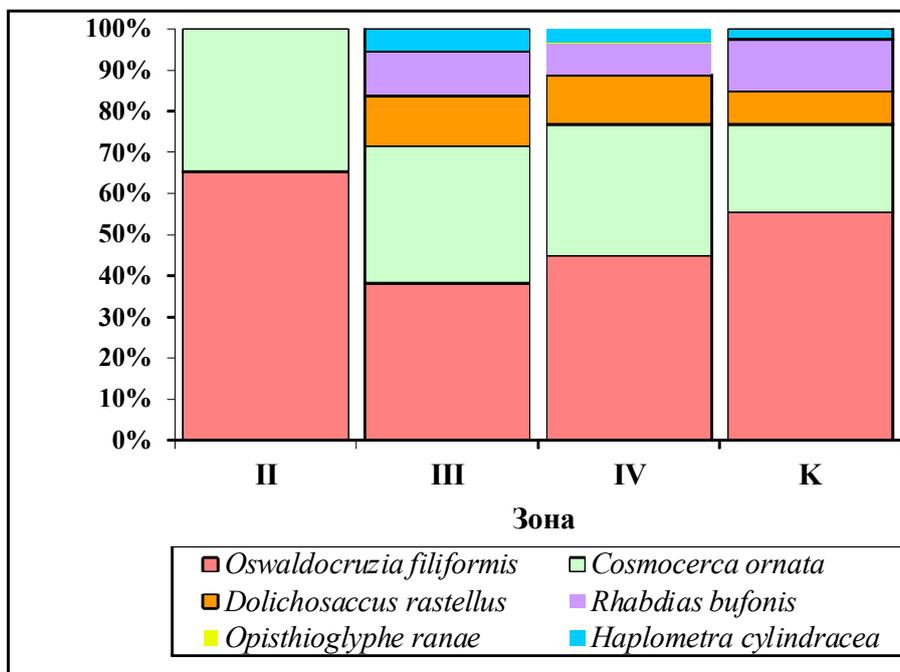
II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 4 – Соотношение гельминтов разных классов в градиенте урбанизации



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 5 – Соотношение гельминтов с разной локализацией в организме хозяина в градиенте урбанизации

Снижение показателей паразитарной инвазии разных классов гельминтов и паразитов с разной локализацией в организме хозяина у животных урбанизированных территорий в сравнении с таковыми на загородных, вероятно, связано с комплексным преобразованием экосистем урбанизированных территорий – упрощением их структуры, хронологической ограниченностью, геохимической спецификой, измененным температурным режимом.

Видовой состав и соотношения видов гельминтов меняются в градиенте урбанизации окружающей среды (рис. 6). Так, максимальное количество видов



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория

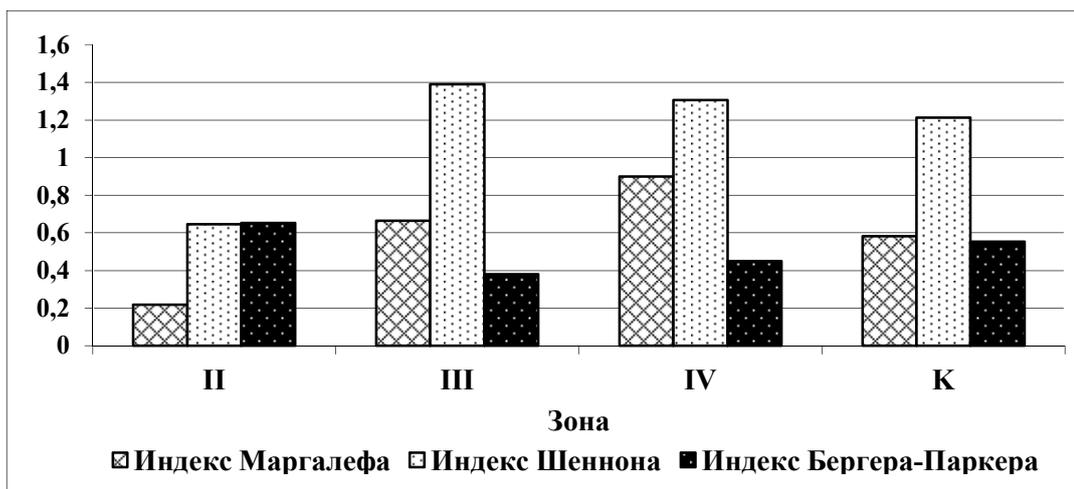
Рисунок 6 – Соотношение видов паразитов в популяциях *R.arvalis* из местообитаний с разным уровнем урбанизации

гельминтов отмечено в лесопарковой зоне (6), минимальное – в зоне многоэтажной застройки (2). При этом вне зависимости от степени урбанизации структура доминирования в гельминтоценозе не меняется – во всех зонах преобладают *O. filiformis* и *C. ornata*.

Значения большинства параметров, характеризующих состояние каждого из видов гельминтов, ниже на урбанизированных территориях в сравнении с загородными. Этому способствуют изменения абиотических компонентов (минерализация, температурный режим), пространственная разобщенность и территориальная ограниченность местообитаний, а также обеднение видового состава и упрощение структуры городских биоценозов, ведущие к разрыву прежних ранее установившихся биоценологических связей [Вернадский, 1965].

Относительное повышение ряда показателей на селитебных территориях обусловлено повышением локальной плотности популяций хозяина при фрагментации местообитаний и сокращении их наземной площади.

Для количественной оценки паразитарных сообществ был рассчитан ряд индексов биоразнообразия (рис. 7). Индекс Маргалефа, характеризующий видовое богатство, достигает максимального значения в лесопарковой зоне, благодаря наличию экотонного эффекта. Индекс видового разнообразия Шеннона-Винера, характеризующий выровненность видов по их относительному обилию [Одум, 1975, Песенко, 1982; Коробкин, Передельский, 2005], имеет близкие значения во всех зонах за исключением зоны многоэтажной застройки, где сохраняется только два вида гельминтов. Благодаря обеднению видового состава в зоне многоэтажной застройки гельминтоценозы этой зоны характеризуются максимальным значением индекса доминирования Бергера-Паркера (рис. 7).



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория

Рисунок 7 – Характеристики видового разнообразия паразитарных сообществ *R. arvalis* в градиенте урбанизации

Таким образом, преобразование гельминтоценозов в градиенте урбанизации

характеризуется сокращением видового разнообразия в зоне многоэтажной застройки и высокими значениями индекса доминирования. В пограничных участках между естественными и антропогенными территориями – в лесопарковой зоне отмечаются экотонные эффекты.

Анализ возрастных изменений зараженности животных в градиенте урбанизации показал, что при наличии общих черт возрастных изменений гельминтофауны, экстенсивность инвазии животных на урбанизированных территориях до загородных высока, начиная со стадии сеголетка. Изменения значений инвазированности от сеголеток к неполовозрелым животным минимальны на всех урбанизированных территориях. В целом, можно говорить о сглаженности возрастных различий показателей зараженности в условиях урбанизации, что может быть обусловлено повышением локальной плотности хозяина и сокращением в связи с этим времени его освоения гельминтами.

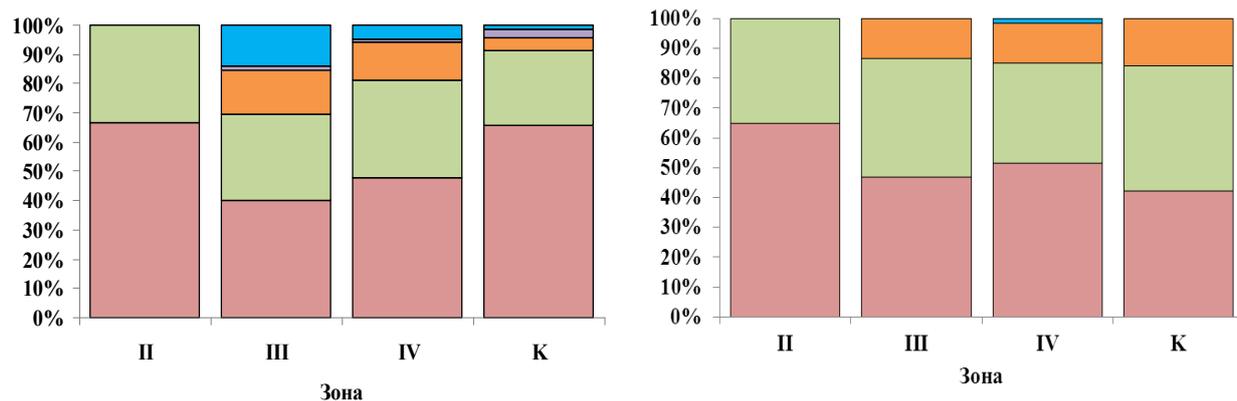
Изменения видового состава гельминтов в зависимости от размерно-возрастной группы амфибий в градиенте урбанизации наряду со сходством динамики, выявили специфику данного процесса в зоне многоэтажной застройки.

Вне зависимости от уровня урбанизации ядро гельминтофауны сеголеток во всех зонах составляют кишечные нематоды *O. filiformis* и *C. ornata* являющиеся доминантами. Субдоминантом в загородной популяции, лесопарковой зоне и зоне малоэтажной застройки выступает кишечная трематода *D. rastellus*, в лесопарковой зоне в качестве редкого вида для этой возрастной группы появляется легочная трематода *H. cylindracea* (рис. 8(1)).

У неполовозрелых животных при сходном преобладании кишечных нематод *O. filiformis* и *C. ornata* во всех зонах, только первый вид доминантен во всех зонах (рис. 8(2)). Нематода *C. ornata* является субдоминантом у данной возрастной группы на загородной территории и в зоне малоэтажной застройки, доминируя в лесопарковой зоне и зоне многоэтажной застройки. У неполовозрелых животных *D. rastellus* выступает субдоминантом в лесопарковой зоне и зоне малоэтажной застройки. Также субдоминантами в зоне малоэтажной застройки выступают *C. ornata* и *H. cylindracea*. В этот период появляются легочные виды паразитов – *H. cylindracea* и *Rh. bufonis* – выступающие в качестве обычных видов на загородной территории, в лесопарковой зоне и в зоне малоэтажной застройки.

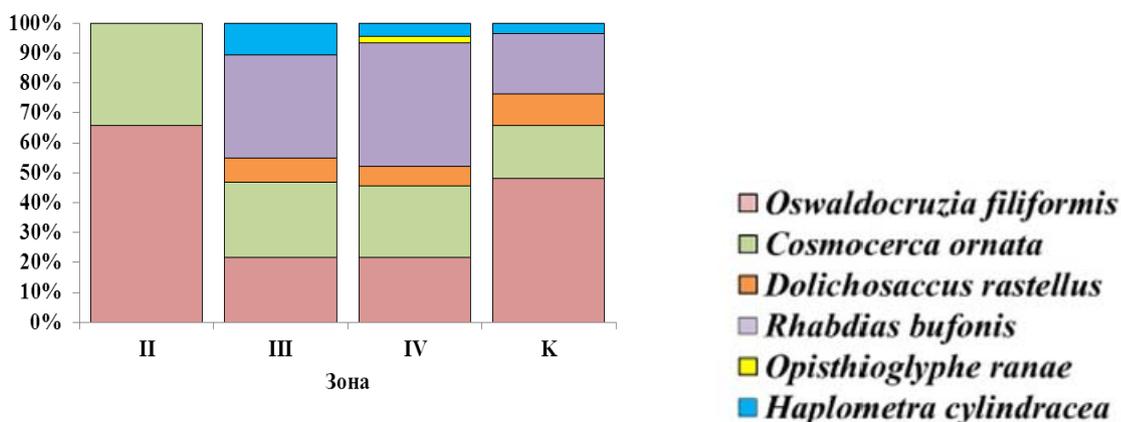
Гельминтоценоз, складывающийся у половозрелых животных отличается от неполовозрелых сменой структуры доминирования. Так, на загородной территории у половозрелых особей, доминирующим видом остается *O. filiformis*, а субдоминантами выступают *Rh. bufonis*, *C. ornata* и *D. rastellus*. Трематода *H. cylindracea* является обычным видом. В лесопарковой зоне у половозрелых животных доминантом выступает легочная нематода *Rh. bufonis*, субдоминантами

являются *C. ornata* и *O. filiformis*, а *D. rastellus* и *H. cylindracea* и появляющаяся только здесь трематода *O. ranae*, относятся к обычным видам (рис. 8(3)).



1.

2.



3.

1 – сеголетки; 2 – неполовозрелые амфибии; 3 – половозрелые амфибии; II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; К – загородная территория

Рисунок 8 – Соотношение видов паразитов в разных размерно-возрастных группах *R. arvalis* в градиенте урбанизации

В зоне малоэтажной застройки доминирующим видом также является *Rh. bufonis*. В качестве субдоминантов выступают *C. ornata*, *O. filiformis* и *H. cylindracea*. Кишечная трематода *D. rastellus* в данном случае является обычным видом. Неизменна фауна гельминтов в зоне малоэтажной застройки – *O. filiformis* и *C. ornata*, доля которой здесь заметно выше. С возрастом происходит смена структуры доминирования в сообществе гельминтов от сеголеток к половозрелым животным. Доминирующий вид у половозрелых животных с загородной территории меняется с *O. filiformis* на *Rh. bufonis* в лесопарковой зоне и зоне малоэтажной застройки. Видовой состав и структура доминирования у животных зоны многоэтажной застройки с возрастом не меняются и представлены *O. filiformis* и *C. ornata*.

Таким образом, в градиенте урбанизации у животных разных возрастных

групп происходит смена структуры доминирования от бидоминантной у сеголеток к полидоминантной у взрослых животных, что в случае пограничных территорий (зон III и IV) идет со сменой доминирующего вида. Одной из особенностей возрастной динамики гельминтофауны является изменение соотношения легочных и кишечных форм паразитов. В целом, у *R. arvalis* с возрастом расширяется таксономический спектр паразитов, а также показатели общей зараженности и зараженность отдельными видами, влияние урбанизации ведет к сглаживанию естественной этапности заселения амфибий гельминтами.

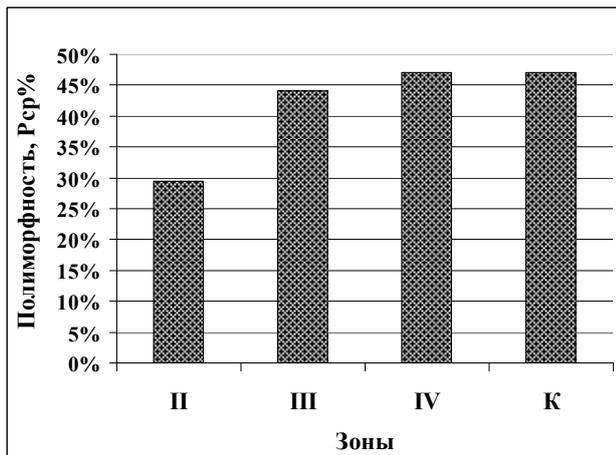
## **ГЛАВА 5. АЛЛОЗИМНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПОПУЛЯЦИЯХ *Rana arvalis* Nilss. ГОРОДСКИХ И ЗАГОРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЙ**

Сравнительная оценка генетического разнообразия городских и загородных популяций *R. arvalis* проведена на основе изучения полиморфизма 6 белковых систем скелетных мышц, в том числе 5 ферментов: эстеразы (К.Ф.3.1.1.1, 3.1.1.2), супероксиддисмутаза (К.Ф.1.15.1.1), лактатдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.27), аспаратаминотрансфераза (К.Ф.2.6.1.1.), малатдегидрогеназа (К.Ф.1.1.1.40) и миогенов. Идентифицировано 17 локусов: Est-1, Est-2, Est-3, Aat-1, Aat-2, Sod-1, Sod-2, My-1, My-2, My-3, My-4, My-5, My-6, Mdh-1, Mdh-2, Ldh-1, Ldh-2. Из них полиморфными оказались локусы: Est-1, Est-2, Est-3, Aat-1, My-1, My-2, My-4, My-5, Sod-1, Sod-2. Локусы: Est-1, My-1, Sod-1, Sod-2 в популяциях остромордой лягушки загородной территории и локусы Est-1, Est-3, My-1, My-4, Sod-1 в популяциях животных урбанизированной территории были инвариантными. Локусы Aat-2, My-3, My-6, Mdh-1, Mdh-2, Ldh-1 и Ldh-2 были мономорфны в популяциях амфибий городских и загородных территорий.

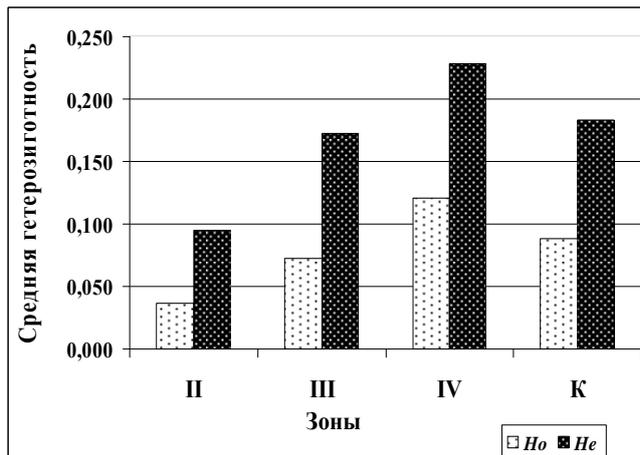
Расчет показателей генетической изменчивости исследованных популяций остромордой лягушки в градиенте урбанизации показал, что в лесопарковой зоне наблюдается сходный с популяциями загородных территорий уровень полиморфизма (47,06%), что в 1,6 раза выше ( $p < 0,05$ ), чем у амфибий из зоны многоэтажной застройки. На селитебных территориях доля полиморфных локусов ( $P_{95\%}$ ) в популяциях *R. arvalis* зоны многоэтажной застройки г. Тюмени в 1,5 раза меньше ( $p < 0,05$ ), чем в зоне малоэтажной застройки (рис. 9). Причиной сходной доли полиморфных локусов в популяциях лягушек лесопарковой зоны и загородной территории, вероятно, является территориальная близость и отсутствие изоляционных барьеров.

Сравнительный анализ гетерозиготности популяций *R. arvalis* выявил снижение средней наблюдаемой гетерозиготности на селитебных территориях в сравнении с лесопарковой зоной и загородной территорией (рис. 10). Уровень средней гетерозиготности на загородной территории значимо выше ( $p < 0,05$ ), чем в

зоне многоэтажной застройки. Средняя ожидаемая гетерозиготность, как и наблюдаемая, уменьшается ( $p < 0,05$ ) в 2,4 раза от лесопарковой зоны к зоне многоэтажной застройки (рис. 10).

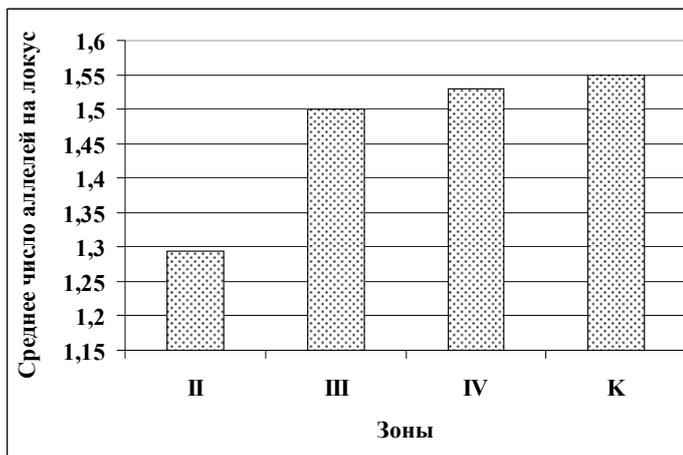


$P_{(95\%)}$  – процент полиморфных локусов по 95 %-ому критерию полиморфизма; II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 9 – Доля полиморфных локусов (среднее, %) у *R. arvalis* в градиенте урбанизации



Ho – средняя наблюдаемая гетерозиготность; He – средняя ожидаемая гетерозиготность; II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 10 – Средняя гетерозиготность у *R. arvalis* в градиенте урбанизации

В городских популяциях *R. arvalis* сокращается среднее число аллелей на локус по сравнению с загородными территориями, что ярко выражено в популяциях лягушек зоны многоэтажной застройки, где фрагментация местообитаний и степень изоляции максимальны (рис. 11).



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона; K – загородная территория  
Рисунок 11 – Изменение среднего числа аллелей по всем исследованным локусам у *R. arvalis* в градиенте урбанизации

Оценка влияния антропогенной фрагментации местообитаний городских территорий на изменение генетического разнообразия популяций *R. arvalis* на основании *F*-статистик Райта ( $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$ ) показала, что влияние урбанизации

выражается в повышении коэффициента инбридинга по двум локусам супероксиддисмутазы и по одному локусу эстераз (табл. 1).

Все значения F-статистик Райта ( $F_{IS}$ ,  $F_{IT}$ ,  $F_{ST}$ ) для городских популяций высоки, в сравнении с загородными (табл. 1). Это свидетельствует о значительном уровне генетической дифференциации популяций урбанизированной территории, что вероятно связано с фрагментацией местообитаний, когда формирование локальных изолированных группировок с низкой численностью способствует инбридингу.

Таблица 1 – Значения F-статистик аллельных частот по каждому локусу в популяциях *R. arvalis* урбанизированных и загородных территорий

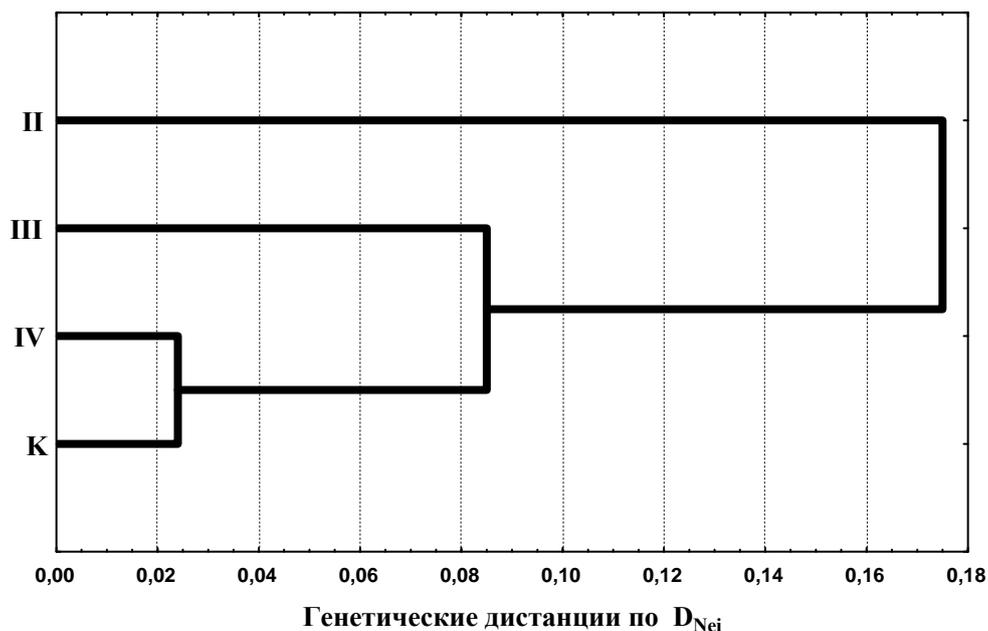
Локус	Городские популяции <i>R. arvalis</i>			Загородные популяции <i>R. arvalis</i>		
	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$	$F_{IS}$	$F_{IT}$	$F_{ST}$
Est-1	0,397	0,435	0,063	0,279	0,340	0,085
Est-2	0,425	0,498	0,129	0,596	0,606	0,026
Est-3	0,760	0,905	0,605	0,713	0,741	0,096
My-1	-	-	-	0,672	0,744	0,218
My-2	0,788	0,834	0,217	0,546	0,651	0,231
My-4	0,664	0,710	0,136	0,876	0,910	0,275
My-5	0,705	0,837	0,448	0,533	0,703	0,364
Aat-1	0,477	0,484	0,012	0,435	0,456	0,037
Sod-1	0,582	0,740	0,379	-0,052	0,539	0,562
Sod-2	0,421	0,777	0,615	-0,053	0,942	0,945
<b>Среднее</b>	<b>0,580*</b>	<b>0,691</b>	<b>0,289</b>	<b>0,454</b>	<b>0,663</b>	<b>0,284</b>

Примечание:  $F_{IS}$  – коэффициент инбридинга особи относительно популяции, к которой она принадлежит;  $F_{IT}$  – коэффициент инбридинга особи относительно всей изученной совокупности популяций (вида в целом);  $F_{ST}$  – индекс, отражающий степень подразделенности популяций; \* – достоверно выше по сравнению с загородными популяциями *R. arvalis* ( $p < 0,05$ ).

В популяциях амфибий, населяющих урбанизированные территории, растет доля гомозиготных особей, соответственно, повышается степень инбридинга в сравнении с загородными территориями.

Для оценки уровня межпопуляционных различий нами были использованы результаты расчетов индекса Неи – генетическое расстояние ( $D_{Nei}$ ) [Nei, 1972] (рис. 12). На основании расчетов индекса Неи ( $D_{Nei}$ ) рассматриваемые популяции дистанцированы в соответствии с их топографическим положением и степенью пространственной дифференцированности территорий. Наибольшее генетическое расстояние обнаружено между популяциями, сильно разобщенными пространственно. Таковыми являются зона многоэтажной застройки  $D_{Nei}=0,024$  и загородная территория  $D_{Nei}=0,175$ . Наименьшее генетическое расстояние между лесопарковой зоной  $D_{Nei}=0,149$  и загородной территорией  $D_{Nei}=0,175$  (рис. 12).

Это, вероятно, обусловлено отсутствием изоляции, а также их топографическим положением.



II – зона многоэтажной застройки; III – зона малоэтажной застройки; IV – лесопарковая зона;  
K – загородная территория

Рисунок 12 – Дендрограмма генетических расстояний между популяциями остромордой лягушки в градиенте урбанизации по Неи [Nei, 1972]

Генетическая дистанцированность популяций *R. arvalis* из зон с разным уровнем урбанизации отражает степень пространственной разобщенности, являющейся одним из следствий антропогенной трансформации среды. Пространственная изоляция территорий повышает уровень инбридинга. В условиях урбанизации, ведущей к фрагментации местообитаний и инсуляризации природных ареалов, основная тенденция в трансформации генетической структуры популяции проявляется в росте доли гомозигот как результата инбридинговой депрессии [Оценка состояния генофонда..., 2004; Simberloff, 1983; Flindt, 1985].

Таким образом, у животных, обитающих на урбанизированной территории, увеличивается доля особей с гомозиготными генотипами, что связано с фрагментацией местообитаний, способствующей инбридинговой депрессии.

## ГЛАВА 6. ЗАРАЖЕННОСТЬ *Rana arvalis* Nilss. ГЕЛЬМИНТАМИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ГЕНОТИПА НА УРБАНИЗИРОВАННЫХ И ЗАГОРОДНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ

Изучена связь зараженности *R. arvalis* гельминтами в зависимости от генотипа и степени урбанизации. Для анализа связи зараженности гельминтами с генотипом хозяина были использованы данные аллозимного анализа популяций населяющих зоны с разным уровнем урбанизации (см. главы 4, 5). Дисперсионный

анализ наших данных показал, что по локусам Est-2 у городской популяции *R. arvalis* и по локусам Est-1 и My-4 у загородной популяции этого же вида существуют значимые различия по интенсивности инвазии.

Анализ связи между генотипом хозяина и зараженностью отдельными видами гельминтов показал, что между особями, обитающими на городской и загородной территориях, существуют значимые различия по интенсивности инвазии по ряду локусов неспецифических эстераз, аспартатеминтрансфераз, супероксиддисмутаза и миогенов: Est-2, My-4, Aat-1, Sod-2 для урбанизированной территории и Est-3, My-1, My-4, My-5 и Sod-1 для загородной территории.

Вне зависимости от того, что для загородной территории все показатели паразитарной инвазии выше в популяциях *R. arvalis* как урбанизированных, так и загородных территорий выше зараженность особей-носителей гетерозиготных генотипов. Наибольшей зараженности на урбанизированной территории подвергаются особи, генотипы которых содержат разные сочетания А и В аллелей. Особи, генотипы которых содержат данные аллели, заражаются доминирующим видом паразита – *O. filiformis*, а также трематодами *O. ranae* и *H. cylindracea*, экстенсивность и интенсивность инвазии которых, значительно ниже.

В популяциях загородных территорий, в отличие от урбанизированных территорий, наряду с особями, генотипы которых содержат А и В аллели, наибольшей инвазивности подвергаются особи, генотипы которых содержат аллель С. Однако, животные-носители данных аллелей, заражаются не только видами доминантами (*O. filiformis*, *C. ornata*) и субдоминантом (*D. rastellus*), но также и легочными видами гельминтов – *H. cylindracea* и *Rh. bufonis*. Причем, трематоды чаще отмечены у особей гетерозиготных генотипов, тогда как нематоды, в равной степени встречались, у животных с гомо- и с гетерозиготными генотипами.

Таким образом, анализ зависимости уровня зараженности от генотипических особенностей хозяина на примере *R. arvalis* показал, что наибольшей инвазивности подвергаются особи с гетерозиготными генотипами, при высоких показателях инвазии, и носители редких генотипов при низкой зараженности особей гельминтами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено, что на территории городской агломерации существует определенный градиент урбанизации среды (наличие которого подтверждают гидрохимические характеристики нерестовых водоемов), оказывающий влияние на структуру гельминтоценозов амфибий.

Видовой состав и соотношение видов гельминтов остромордой лягушки

меняются в градиенте урбанизации окружающей среды. Наибольшее число видов гельминтов отмечено в лесопарковой зоне, что вероятно обусловлено экотонным эффектом, наименьшее – в зоне многоэтажной застройки, при сохранении исходной структуры доминирования (преобладают *O. filiformis* и *C. ornata*). Преобразование гельминтоценозов в градиенте урбанизации характеризуется сокращением видового разнообразия в зоне многоэтажной застройки и высокими значениями индекса доминирования. С ростом урбанизации сокращается доля и показатели паразитарной инвазии легочными гельминтами. Так, экстенсивность инвазии кишечными видами гельминтов, по сравнению с таковым показателем легочными видами паразитов ниже у животных на урбанизированной территории. В зоне многоэтажной застройки легочные гельминты отсутствуют.

Комплексное преобразование экосистем урбанизированных территорий: упрощение структуры, хорологическая ограниченность, геохимическая специфика и др. ведет к снижению показателей паразитарной инвазии разных классов гельминтов и паразитов с разной локализацией в организме хозяина. Это может быть связано с возникновением разного рода препятствий, связанных с трудностями в реализации жизненного цикла гельминтов: с отсутствием подходящих промежуточных хозяев (различных беспозвоночных) и качества воды нерестовых водоемов для их размножения [Зооиндикаторы..., 2006; Радченко, Шабун, 2008]. Так, вследствие разрыва биоценологических связей паразитов исчезают облигатные виды гельминтов. Вместе с тем, повышение локальной плотности популяций хозяина при фрагментации местообитаний и сокращении их наземной площади может способствовать относительному повышению ряда показателей на селитебных территориях.

Освоение *R. arvalis* гельминтами происходит поэтапно от сеголеток через неполовозрелых к половозрелым и характеризуется расширением спектра видов и ростом показателей паразитарной инвазии с возрастом хозяина. Кроме того, с возрастом происходит смена структуры доминирования в сообществе гельминтов от бидоминантной у сеголеток к монодоминантной у неполовозрелых и взрослых животных. Специфика возрастных изменений зараженности животных в градиенте урбанизации выражается в высокой экстенсивности инвазии, начиная со стадии сеголетка. В целом, отмечается сглаженность этапности возрастных изменений показателей зараженности в условиях урбанизации, что может быть обусловлено повышением локальной плотности хозяина и сокращением времени освоения его гельминтами.

Сравнительный анализ генетического разнообразия городских и загородных популяций *R. arvalis* выявил рост доли гомозигот, а также повышение коэффициента инбридинга по ряду аллозимных локусов, что, скорее всего, связано

с антропогенной фрагментацией местообитаний амфибий на урбанизированных территориях.

Анализ восприимчивости различных генотипов к паразитарной инвазии показал, наличие наибольшей инвазированности у особей гетерозиготных генотипов, при высоких показателях инвазии, и носителей редких генотипов в условиях низкой зараженности. Поскольку особи с гомозиготными генотипами заражаются реже, чем особи с гетерозиготными генотипами, возможно, это является одной из причин обуславливающих низкие показатели инвазированности *R. arvalis* паразитами на урбанизированной территории. Кроме того, можно полагать, что в сообществах со сбалансированными паразитоценозами, где, как показывают результаты исследований, все показатели паразитарной инвазии сравнительно высоки, гельминты ориентированы на заражение наиболее распространенных в популяции генотипических вариантов, т.е. гетерозигот. Изменение и обеднение сложившихся паразитарных систем, в ходе антропогенных преобразований ведет к их упрощению и смене преферендумов гельминтов в выборе генетической специфики хозяина. Влияние антропогенной трансформации среды на коадаптивную систему паразит-хозяин может приводить к преобразованию прежних сложившихся связей и появлению иных паразитарных сообществ.

## ВЫВОДЫ

1. Гельминтофауна остромордой лягушки урбанизированных и естественных местообитаний исследованных территорий представлена шестью видами гельминтов, относящихся к двум классам: Nematoda (*O. filiformis* Goeze, *C. ornata* Dujardin, *R. bufonis* Schrank) и Trematoda (*D. rastellus* Olsson, *O. ranae* Froelich, *H. cylindracea* Zeder.)

2. В популяциях *Rana arvalis* отмечается снижение интенсивности инвазии и индекса обилия с ростом урбанизации; рост экстенсивности инвазии в зоне многоэтажной застройки, вероятно, связан с повышением локальной плотности хозяина.

3. Видовое разнообразие гельминтов сокращается с увеличением степени урбанизации при сохранении доминирующих видов – *O. filiformis* и *C. ornata*. Исчезновение легочных гельминтов в зоне многоэтажной застройки, по-видимому, обусловлено изменением химизма среды и упрощением биоценотической структуры.

4. Изменение индексов видового разнообразия гельминтов отражает как обеднение сообществ с ростом урбанизации, так и наличие экотонного эффекта в переходных зонах.

5. Возрастные изменения показателей инвазированности выражаются в увеличении экстенсивности и интенсивности инвазии, а также индекса обилия от сеголеток к половозрелым животным. Повышение локальной плотности *R. arvalis* в популяциях селитебных территорий способствует высоким показателям инвазированности уже на стадии сеголетка.

6. В популяциях *R. arvalis* отмечается увеличение гомозиготности на селитебных территориях, что свидетельствует об инбридинговой депрессии и обусловлено фрагментацией местообитаний.

7. Гетерозиготные особи *R. arvalis* отличаются относительно большей инвазированностью в сравнении с гомозиготными.

8. Рост гомозиготности популяций *R. arvalis* в градиенте урбанизации, вероятно, является одной из причин, обуславливающих низкие показатели инвазированности.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи, опубликованные в журналах, рекомендованных ВАК РФ.

1. Жигилева О.Н., Буракова А.В. Показатели стабильности развития, паразитарной инвазии и генетической изменчивости популяций остромордой лягушки на урбанизированных и фоновых территориях // Вест. Тюмен. гос. ун-та. – 2005б. – № 5. – С. 178-184.

2. Буракова А.В. Особенности заражения гельминтами остромордой лягушки фоновых и урбанизированных территорий // Вестн. Оренбург. гос. ун-та. – 2008б. – № 81. – С. 111-116.

3. Буракова А.В. Экология и гельминтофауна остромордых лягушек (*Rana arvalis*) разного возраста // Российский паразитологический журнал. – 2011. – № 4. – С. 7-14.

### Публикации в других изданиях.

4. Жигилева О.Н., Буракова А.В. Показатели стабильности развития и генетической изменчивости остромордой лягушки на урбанизированных и фоновых территориях // Актуальные проблемы экологической физиологии, биохимии и генетики животных: тез. докл. междунар. науч. конф. – Саранск: Изд-во Морд. ун-та, 2005а. – С. 65-67.

5. Буракова А.В., Жигилева О.Н. Популяционно-генетическая характеристика лягушки *Rana arvalis* Nilss. на урбанизированных и фоновых территориях // Материалы 10 – ой Пущинской школы – конференции молодых ученых, посвященная 50-летию Пущинского научного центра РАН. – Пущино, 2006. – С. 260.

6. Зооиндикаторы в системе регионального экологического мониторинга

Тюменской области: методика использования / С.Н. Гашев, О.Н. Жигилева, Н.А. Сазонова, А.Г. Селюков, С.И. Шаповалов, О.А. Хританько, А.Ю. Косинцева, **А.В. Буракова**. – Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2006. – 132 с.

7. **Буракова А.В.** Гельминтофауна остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. урбанизированных и фоновых территорий // Студент и научно-технический прогресс: материалы XLV науч.-студ. конф., – Новосибирск, 2007. – С. 39-40.

8. **Буракова А.В.** Показатели паразитарной инвазии остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss. антропогенно нарушенных территорий // Паразитология в XXI веке: проблемы, методы, решения: материалы IV Всерос. Съезда Паразитол. о-ва при Рос. акад. наук., 20 – 25 окт. 2008 г. – СПб.: Лема, 2008а. – Т. 1. – С. 103-107.

9. **Буракова А.В.** Морфофизиологические особенности остромордой лягушки *R. arvalis* урбанизированных и фоновых территорий // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы III междунар. науч.-практ. конф. – Ишим, 2008в. – Вып. 3. – С. 167-169.

10. **Буракова А.В.** Особенности морфофизиологических индексов и показателей паразитарной инвазии *Rana arvalis* Nilss. в зонах с разным уровнем антропогенного воздействия // Биосфера Земли: прошлое, настоящее и будущее: материалы конф. молодых ученых, 21 – 25 апр. 2008 г. – Екатеринбург, 2008г. – С. 33-39.

11. **Буракова А.В.** Морфофизиологические особенности остромордой лягушки антропогенно нарушенных территорий // Экологические системы: фундаментальные и прикладные исследования: сб. материалов II Всерос. науч.-практ. конф., Нижний Тагил, 24 – 27 марта 2008 г. – Нижний Тагил, 2008д. – Ч. 1. – С. 43-47.

12. **Буракова А.В.** Сравнительный анализ показателей паразитарной инвазии *Rana arvalis* Nilss в зависимости от уровня трансформации среды // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: материалы III-ей межрегион. науч. конф. паразитологов Сибири и Дал. Востока, посвящ. 80 – летию проф. К. П. Федорова, 15 – 20 сент. 2009 г. – Новосибирск: Талер-Пресс, 2009а. – С. 43-45.

13. **Буракова А.В.** Генетическая структура остромордой лягушки *Rana arvalis* Nilss в зонах с разной степенью трансформации // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы IV междунар. науч.-практ. конф. – Тюмень: Тюмен. издат. дом, 2009б. – Вып. 4. – С. 259-261.

14. **Буракова А.В.** Структура паразитофауны популяций остромордой лягушки (*Rana arvalis* Nilss.) в условиях антропогенного воздействия // Урбоэкосистемы: проблемы и перспективы развития: материалы V междунар. науч.-практ. конф. – Ишим, 2010. – Вып. 5. – С. 135-138.

15. **Буракова А.В.** Анализ гельминтофауны бесхвостых амфибий (на примере *Rana arvalis* Nilss.) антропогенно трансформированных территорий // Проблемы экологии «чтения памяти профессора М.М. Кожова»: материалы международной научной конференции и Международной школы для молодых ученых (Иркутск, 20-25 сентября 2010) – Иркутск, 2010. – С. 128.

Подписано в печать 20.02.2012 г.  
Формат 60x84 1/16. Усл.п.л. 1,0 Тираж 120 экз. Заказ № 25

Отпечатано в типографии Института экономики УрО РАН  
620144, г. Екатеринбург, ул. Московская, 29  
Тел.: 8(343) 371-16-12