

Тарасовская Н.Е.

Павлодарский государственный педагогический институт, Казахстан, г. Павлодар

Влияние межвидовых отношений на численность гельминтов остромордой лягушки

По результатам сопоставления численности паразитов органов дыхания у остромордой лягушки в 2015 году – нематоды *Rhabdias bufonis* и трематоды *Haplometra cylindracea* – выявлена негативная приуроченность обилия гельминтов друг к другу. Среди причин снижения числа гельминтов в сочетании друг с другом можно назвать непосредственную трофическую и пространственную конкуренцию, негативное влияние друг на друга через реакции организма хозяина, опосредование отношений другими видами паразитов, разные пути и сроки инвазии лягушек нематодой и трематодой, зараженность разными видами червей различных возрастных групп, преимущество паразита, первым попавшего в организм хозяина.

В желудочно-кишечном тракте трематода *Opisthioglyphe ranae* индифферентна к присутствию нематоды *Oswaldocruzia filiformis*, которая достоверно снижала свою численность в присутствии *O.ranae*. Численность *H.cylindracea* имела статистически достоверную приуроченность к *O.ranae*, которая оставалась нейтральной к присутствию легочной трематоды. Кишечная нематода *O.filiformis* избегала легочной трематоды *H.cylindracea*, тогда как последняя имела достоверную приуроченность к данному сочетанию. Отношения легочной нематоды *R.bufonis* и кишечной трематоды *O.ranae* были практически нейтральными.

Ключевые слова: остромордая лягушка, нематоды, трематоды, межвидовые отношения гельминтов, локализация, легкие, кишечник, гематофагия.

Tarassovskaya N.E.

Pavlodar state pedagogical institute, Kazakhstan, Pavlodar

The influence of interspecific relationships to the helminthes' quantity in moor frog

On the results of comparison between the parasites of respiratory organs in moor frog in 2015 – nematode *Rhabdias bufonis* and trematode *Haplometra cylindracea* – the negative arrange of parasites abundance each to other was revealed. Among the reasons for the decreasing of number of each helminthes species in joint composition we can state direct space and trophy competition, negative influence each to other worms through the host's organism, mediation helminthes' interaction by other parasites species, different ways and time of the hosts' infection by nematodes and trematodes, infection by different worms' species of different age groups, advantage of the first-infected parasite in the host's organism. Trematode *H.cylindracea* cases vasodilatation, easy penetration of migratory larvae of *R.bufonis* to frogs' lung, growth of lung tissue. But helminthes casing the lung hyperemia can provocative the local leucocyte immune reactions destructed in the first time the trematodes; whereas nematodes are defended by impenetrable cuticle in more degree. In the result lung helminthes interaction which may be positive or negative in different years often turns out in favour of nematodes.

In digestive tract trematode *Opisthioglyphe ranae* is indifferent to the presence of nematode *Oswaldocruzia filiformis* which reliability decreases it's quantity together with *O.ranae*. The number of *H.cylindracea* had statistically authentic arranging to *O.ranae*, which was neutral to the presence of lung trematode. Intestinal nematode *O.filiformis* avoids lung trematode *H.cylindracea* whereas the last species had authentic arranging to this composition. Interaction between lung nematode *R.bufonis* and intestine trematode *O.ranae* was almost neutral.

Key words: moor frog, nematodes, trematodes, helminthes interspecific interaction, location, intestine, lung, blood feeding.

Тарасовская Н.Е.

Павлодар мемлекеттік педагогикалық институты, Қазақстан, Павлодар қ.

Тұраралық қатынастың үшкіртұмсықты бақаның гельминт санына әсері

Үшкіртұмсықты бақаның тыныс мүшелеріндегі тоғышар санын салыстыру нәтижесінде 2015 жылы *Rhabdias bufonis* және *Haplometra cylindracea* трематодтарында гельминттердің көптігінің бір-біріне теріс ұштасуы анықталған. Гельминттер санының азаю себептерінің арасында бір-бірімен сәйкестігін тікелей трофикалық және кеңістікті бәсекелестік деп айтуға болады, иесінің ағзасына реакция арқылы бір-біріне теріс әсері, тоғышарлардың басқа түрлерімен қарым-қатынасы, бақаның нематод және трематод инвазиясының әртүрлі тәсілі мен мерзімі, әртүрлі құрттардың түрлі жас топтарының залдануы, тоғышарлардың ағза иесіне бірінші болып түсу артықшылығы. Сол себептен өкпе нематодаларының қатынасы әр түрлі жылдары оң және теріс болып, жиі нематода жағына қарай ұтымды болған. Ас-қорыту жүйеде трематода *Opisthioglyphe ranae* нематода *Oswaldocruzia filiformis* болуына индифферентті болады, бұл нақты *O.ranae* қатысуымен санын төмендетеді. *H.cylindracea* саны статистикалық жағынан нақты *O.ranae* байланысты болған, ал өкпе трематодасына нейтральді болып қалған.

Ішек нематодасы *O.filiformis* өкпе трематодасынан *H.cylindracea* ашақ болып, ал соңғысы сол үйлестіруге тән болған. Өкпе нематодасы *R.bufonis* және ішек нематодасы *O.ranae* қарым-қатынасы нейтральді болған.

Түйін сөздер: үшкіртұмсық бақа, нематодалар, трематодалар, гельминттердің тұраралық қатынасы, орналасуы, өкпе, ішек, гематофагия.

ВЛИЯНИЕ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ГЕЛЬМИНТОВ ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ

Взаимоотношения гельминтов с одинаковой и разной локализацией позволяют выявить механизмы и факторы пространственной и трофической конкуренции паразитов (непосредственной или опосредованной) как на экспериментальных, так и на полевых моделях. Гельминты остромордой лягушки дают возможность провести полевые исследования – благодаря многочисленности хозяина, возможности получения большого количества материала, а также наличию двух пар сколецид с одинаковой локализацией: нематода *Rhabdias bufonis* и трематода *Haplometra cylindracea* в легких, нематода *Oswaldocruzia filiformis* и трематода *Opisthioglyphe ranae* – в тонком кишечнике. Паразиты легких питаются кровью, а значит, являются наиболее энергетически накладными для организма хозяина. И в этом плане они наиболее интересны как модель взаимодействия тканевых паразитов между собой и с организмом хозяина.

Паразиты разных видов в организме хозяина, образуя сообщество (паразитоценоз), вступают друг с другом в определенные отношения, независимо от локализации, таксономической принадлежности, субстрата питания. Посредником в этих отношениях является сам организм хозяина, а его ресурсы и механизмы специфической и неспецифической резистентности – лимитирующими факторами для паразитов, во многом определяющими их взаимодействия.

Желудочно-кишечный тракт является наиболее заселенным паразитами органом у большинства видов животных. И по причине значительного видового разнообразия паразитов и симбионтов пищеварительной трубки выявить отношения между конкретными видами как на полевых, так и на экспериментальных данных бывает затруднительно. В тонком кишечнике остромордой лягушки в Среднем Прииртышье зарегистрированы два вида гельминтов – нематода *O. filiformis* и трематода *O. ranae*. При таком ограниченном числе гастроинтестинальных паразитов можно получить достоверные сведения об их взаимодействиях на полевых данных – при большом количестве исследованных экземпляров хозяев.

Базовые подходы к изучению межвидовых взаимодействий гельминтов на полевых данных, основанные на сопоставлении

численности паразитов в присутствии и отсутствии предполагаемого вида-конкурента были предложены Г.С. Марковым и апробированы в отношении гельминтов амфибий и мелких воробьиных птиц [1, 2]. По этим же методикам В.Г. Ваккером [3] были изучены межвидовые отношения гельминтов остромордой лягушки в Среднем Прииртышье.

Эти подходы – успешно апробированные в отношении различных систем паразит-хозяин, корректные и позволяющие получить сведения если не о способах, то о непосредственных результатах взаимодействий паразитов, были взяты нами за основу комплексной методики оценки взаимодействий паразитов на полевых данных (с использованием также ряда других количественных показателей).

Данные, полученные В.Г. Ваккером в 80-е гг. по взаимодействиям гельминтов остромордой лягушки в Павлодарском Прииртышье, являются надежной базой для сопоставительного анализа динамики межвидовых отношений паразитов на разных временных отрезках, в том числе в связи с различными природными и техногенными событиями, затрагивающими популяцию хозяина. Результаты гельминтологических исследований остромордой лягушки за последние годы в тех же припойменных биотопах реки Иртыш, в том числе в периоды техногенных нарушений режима реки, позволили оценить действие ряда экологических факторов на взаимодействия гельминтов. 2015 год отличался достаточно высоким уровнем воды в реке, обусловленным техногенными попусками, что повлияло как на динамику популяции хозяина, так и на численность отдельных видов гельминтов.

Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы было исследование межвидовых отношений гельминтов остромордой лягушки с разной локализацией по данным за бесснежный период 2015 года – с обсуждением влияния внешних факторов на численность гельминтов и состояние паразитоценоза хозяина в целом.

Материалы и методы исследования

В бесснежный период (с конца апреля до начала октября) 2015 г. в пойме р. Усолка (небольшой правобережной протоки р. Иртыш в окрестностях г. Павлодара) были сделаны сборы остромордой лягушки общей численностью 224 экз. Лягушек подвергали полному гельминто-

гическому вскрытию по общепринятым методикам [4].

Для оценки межвидовых отношений гельминтов мы брали за основу методики Г.С. Маркова [1, 2] и В.Г. Ваккера [3], сопоставляя численность червей в бинарном сочетании и при отсутствии другого вида гельминтов.

При определении зависимости численности червей от присутствия другого вида паразитов применяли критерий Пирсона « χ^2 » (хи-квадрат). При этом теоретическую численность гельминта в присутствии или отсутствии вида-конкурента определяли, исходя из нулевой гипотезы о равномерном распределении обилия сколецид по формуле:

$$n_i = \frac{n}{N} * N_j,$$

где n – общее количество гельминтов; N – общее число хозяев; N_j – число хозяев в j -ой выборке.

Теоретическую и фактическую численность сравнивали при помощи критерия Пирсона « χ^2 » (хи-квадрат) по формуле:

$$\chi^2 = \frac{(n_f - n_t)^2}{n_t},$$

где n_f – фактическое, n_t – теоретическое обилие данного вида гельминтов в соответствующей группировке.

Число степеней свободы определяется по формуле:

$$v = k - 1,$$

где k – число сравниваемых групп (выборок) хозяина. Например, при сравнении количества гельминтов у самцов и самок имеются две выборки животных, и число степеней свободы равно 1.

Если сумма « χ^2 », полученная при сравнении фактического и теоретического обилия гельминтов, превышает стандартное значение при $P = 0.05$ и данном числе степеней свободы, то делается вывод о неравномерном распределении паразита по группировкам хозяина, и нулевая гипотеза отвергается. Если же « χ^2 » меньше стандартного значения, отклонение в распределении гельминтов является случайным (Лакин [5]).

Знак и степень отклонения теоретического обилия от фактически наблюдаемого определяли при помощи показателя степени приуроченности относительного обилия Ю.А.Песенко F_{ij} (Песенко [6]) по формуле:

$$F_{ij} = \frac{\frac{n_i}{Nj} - \frac{n - n_i}{N - Nj}}{\frac{n_i}{Nj} + \frac{n - n_i}{N - Nj}},$$

где n_i – фактическое обилие вида в i -ой выборке гельминтов из Nj хозяев; n – общее число гельминтов из всех N особей хозяев. При $F_{ij} = -1$ выборка хозяина полностью “отвергается” гельминтом, при $F_{ij} = +1$ – полностью “предпочитается”; при показателе приуроченности, близком к нулю, паразит индифферентен к данной группе хозяев.

Кроме того, мы рассчитывали и другие показатели численности гельминтов при совместном и раздельном паразитировании: интенсивность инвазии (среднее число гельминтов на одну особь хозяина в данном сочетании) и долю червей в данном сочетании – от общего количества гельминтов в исследованной годовой выборке.

Для сравнения фактической и ожидаемой совместной встречаемости гельминтов мы сравнивали долю хозяев, зараженных данным сочетанием, и теоретическую долю совместной встречаемости легочных гельминтов. Последнюю рассчитывали путем перемножения долей зараженности хозяев каждым гельминтом (в долях единицы) – исходя из того, что вероятность одновременного события равна произведению вероятностей.

Кроме того, мы подсчитывали долю червей в каждом сочетании, а также долю сочетаний гельминтов (бинарное сочетание, моноинвазия данным видом) среди зараженных хозяев. Эти показатели в определенной мере отражают тенденцию совместной или раздельной встречаемости двух видов гельминтов – независимо от их причин (среди которых может быть как межвидовой антагонизм, так и приуроченность к разным биотопам, половозрастным группам лягушек и т.д.).

Результаты исследований и их обсуждение

Взаимодействия легочных гельминтов.

Применение всех вышеперечисленных методик оценки взаимодействия легочных нематоды и трематоды показали, что между *R.bufo* и *H.cylindracea* в 2015 г. складывались обоюдные негативные отношения (таблица 1). Так, фактическая доля сочетаний этих паразитов почти вдвое меньше теоретической. Основная масса того и другого вида гельминтов встречаются вне сочетаний друг с другом. Фактическая численность обоих видов червей имеет значительную отрицательную приуроченность друг к другу и достоверно отклоняется от теоретически рассчитанной по критерию Пирсона « χ^2 », особенно *H.cylindracea* (у которой интенсивность инвазии в присутствии рабдиасов ниже почти вдвое).

Таблица 1 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность легочных гельминтов остромордой лягушки в припойменных биотопах

| | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
|--|--|--------------------|--------------------|-------------|
| Сочетание гельминтов | <i>Rhabdias bufo</i> – <i>Haplometra cylindracea</i> | | | |
| Число зараженных хозяев | 36 | 15 | | 132 |
| Доля зараженных хозяев (%) | 16,07±2,45 | 6,70±1,67 | | 58,93±3,29 |
| Теоретическая доля сочетаний (%) | 0,2277 * 0,65625 = 0,14943 или 14,94% | | | |
| Число гельминтов | 324 | 105 | 64 | 1070 |
| Интенсивность инвазии в сочетании (экз.) | 9,0±1,72 | 7,0±1,86 | 4,27±0,99 | 8,11±0,59 |
| Теоретическое число червей | 302,82 | 126,18 | 115,71 | 1018,29 |
| Критерий Пирсона « χ^2 » | 1,48 | 3,555 | 23,11 | 2,63 |
| Сумма « χ^2 » | 5,035* | | 25,74* | |
| Показатель приуроченности F_{ij} | +0,125 | -0,125 | -0,31 | +0,31 |
| Доля червей в сочетании (%) | 75,52±2,08 | 24,48±2,08 | 5,64±0,685 | 94,36±0,685 |
| Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%) | 70,59±6,38 | 29,41±6,38 | 10,204±4,30 | 89,796±4,30 |

Выявленные нами факты взаимной негативной приуроченности двух видов легочных гельминтов в 2015 г. могли быть обусловлены не только и не столько непосредственной трофической и пространственной конкуренцией паразитов с одинаковой локализацией, сколько особенностями экологии самих гельминтов, а также некоторыми техногенными факторами, повлиявшими на паразитов и хозяев.

Так, высокая зараженность лягушек рабдиасами, особенно в первой половине лета, обусловлены потреблением дождевых червей, найденных при вскрытии во всех желудках. А оно, в свою очередь, вызвано высоким уровнем воды в реке в связи с периодическими техногенными попусками воды в течение лета. Высокая влажность почвы заставляла червей выходить на поверхность и делала их доступными для питания лягушек. В литературе имеются сведения, что дождевые черви могут быть резервуарными хозяевами *R. bufonis* [7]. Косвенными доказательствами этой гипотезы можно считать высокую интенсивность инвазии как легочными экземплярами (до 49 в одной лягушке), так и обнаружение многих десятков «заблудившихся» недоразвитых нематод в полости тела.

Интенсивное заражение лягушек трематодой *H. cylindracea* отмечено во второй половине лета и могло быть обусловлено обилием пресноводных брюхоногих моллюсков – потенциальных промежуточных хозяев. Зараженность лягушек рабдиасами в это время существенно упала. В легких лягушек (особенно молодых – сеголеток и годовиков) в июне-июле обнаруживались незрелые трематоды (вплоть до недавно эксцистированных метацеркариев), в августе-сентябре – молодые половозрелые экземпляры. Вероятнее всего, головастики и лягушата играли роль как вторых промежуточных, так и дефинитивных хозяев *H. cylindracea*: в них формируются метацеркарии, которые затем мигрируют в легкие и превращаются в зрелых марит. Такой сокращенный цикл развития известен для многих трематод семейства *Plagiorchiidae*, в том числе кишечной трематоды амфибий *O. ranae* [7, 8, 9].

В связи с вышеизложенными фактами и соображениями можно назвать несколько причин негативной приуроченности друг к другу легочной нематоды и трематоды у остромордой лягушки в нашем материале по 2015 году, не противоречащих одна другой.

1) Непосредственная пространственная и трофическая конкуренция в отдельных особях хозяев при высоких уровнях заражения (кото-

рая, возможно, приводит к отмиранию некоторой доли гельминтов – ради сохранения жизни хозяина, а значит, источника ресурсов для всех остальных). В пользу конкуренции при высокой энергетической нагрузке на организм хозяина свидетельствуют также наши морфометрические данные: *R. bufonis* существенно и статистически достоверно уменьшали абсолютные размеры тела в присутствии *H. cylindracea*. И это также можно рассматривать как адаптивную стратегию – снижение пластических и энергетических потребностей отдельных особей гельминтов для безопасного существования хозяина и паразитоценоза в целом (данные в печати).

2) Разные пути попадания нематоды и трематоды в организм хозяина. Нематодами *R. bufonis* лягушки заражаются исключительно на суше (проникновение в кожу инвазионных филляриевидных личинок или же попадание с дождевыми червями как резервуарными хозяевами через желудочно-кишечный тракт с последующим выходом в кровяное русло). Трематоды заражают амфибий при контакте с водой – питании пресноводными брюхоногими моллюсками или же проникновении церкарий в головастики и лягушата с последующим формированием в их организме метацеркариев, а затем зрелых марит.

3) Разные сроки инвазии лягушек в бесснежный период 2015 года: нематодами амфибии были заражены преимущественно в первой половине лета, трематодами – во второй. Возможно, это было связано с численностью соответственно резервуарных и промежуточных хозяев в разные летние месяцы.

4) Нематодами и трематодами (как по данным за 2015 год, так и за ряд предыдущих лет) заражены разные возрастные группы хозяев – в связи с их экологическими особенностями: первыми – взрослые лягушки, вторыми – сеголетки и годовики (которые, как уже отмечалось, поочередно играют роль дополнительных и дефинитивных хозяев).

5) Преимущества вида гельминта, который первым заразил хозяина: если нематодами заражаются в основном лягушки старше 2-3 лет, то в организм сеголеток и годовиков трематоды попадают раньше нематод.

6) Нельзя исключать и негативное влияние *R. bufonis* и *H. cylindracea* друг на друга через физиологические реакции организма хозяина. Трематода, по нашим наблюдениям, вызывает расширение сосудов, что может облегчать проникновение мигрирующих личинок *R. bufonis* в легкие лягушек. *H. cylindracea* также вызывает

разрастание тканей легкого, расширяя пространство и сосудистую сеть для питания гельминтов своего и чужого вида. В то же время легочные гельминты, вызывая прилив крови к легким, провоцируют местные лейкоцитарные реакции, за счет которых гибнут в первую очередь трематоды (нами неоднократно наблюдалась деструкция покровов и лизис *H.cylindracea*); нематоды же в большей мере защищены полунепроницаемой кутикулой. Кстати, по нашим данным за 2015 год, трематода в большей степени «избегает» присутствия нематоды. В предыдущие годы при обоюдной или односторонней позитивной приуроченности гельминтов их сочетание в большей мере благоприятствовало рабдиасу, нежели гаплотетре.

7) Определенную роль может сыграть опосредование отношений одних видов другими. Так, по нашим данным за 2015 год оба вида нематод остромордой лягушки (легочная *R.bufo* и гастроинтестинальная *Oswaldocruzia filiformis*) отличались взаимным синергизмом (как по результатам морфометрических исследований, так и при сопоставлении численности в разных сочетаниях). В кишечнике нематоды *O.filiformis* заметно «избегала» трематоды *O.ranae*, тогда как последняя была индифферентна к присутствию нематоды с той же локализацией (возможно, сыграл роль порядок инвазии: трематоды в большинстве случаев заражали лягушек раньше нематод). *R.bufo* и *O.ranae* имели индифферентные отношения. Легочная трематода *H.cylindracea* тяготеет к кишечной трематоды *O.ranae* (при индифферентности последней) и нематоды *O.filiformis* (а последняя «избегала» сочетаний с легочной трематодой). И не исключено, что именно освальдокруция, многочисленная и широко распространенная летом 2015 года, стала посредником в отношениях других гельминтов, в том числе легочных. Синергизм с рабдиасами и «избегание» кишечной и легочной трематод у освальдокруции, приуроченность гаплотетры к кишечным нематоды и трематоды (при индифферентности *O.ranae* в большинстве сочетаний) свидетельствуют об опосредующей роли этой многочисленной нематоды во взаимоотношениях легочных гельминтов.

Синергизм кишечной и легочной нематод (в большей мере все же складывающийся в пользу освальдокруции), который мы обнаружили по результатам морфометрического анализа, мог быть обусловлен компенсаторными реакциями хозяина в ответ на питание паразитов разными субстратами. Легочные гельминты, вызывая кро-

вопотерю, приводят к усиленному потреблению пищи, чем создают благоприятные условия для питания гастроинтестинальных паразитов. Но последние могут оказать лимитирующее влияние на паразитов органов дыхания – за счет потребления определенной доли пищевых субстанций, тормозя восстановительные процессы в тканях после питания гематофагов. А если к нематоды *R.bufo* добавляется еще один легочной гематофаг *H.cylindracea*, который по времени приходит в паразитоценоз позже рабдиасов и освальдокруций, то это увеличивало энергетическую нагрузку на организм хозяина, перестраивало сложившиеся взаимоотношения гельминтов и определяло негативный характер взаимодействия.

Взаимодействия гастроинтестинальных гельминтов. Как видно из таблицы 2, фактическая доля хозяев, зараженных одновременно *O.filiformis* и *O.ranae*, совпадает с теоретически рассчитанной. Но при этом значительная часть трематод находится в сочетаниях с нематодами, тогда как последние, наоборот, чаще встречаются без *O.ranae*.

Сопоставление фактического и теоретического числа гельминтов в различных сочетаниях показало, что трематода индифферентна к присутствию нематоды. *O.filiformis* достоверно снижала свою численность в присутствии *O.ranae* и демонстрировала отрицательную приуроченность к сочетаниям с трематодой.

И хотя нематодами лягушки заражаются исключительно на суше, а трематодами – в воде, фактическая и рассчитанная (вероятностная) доля совместной встречаемости двух гельминтов разных классов совпала. Это, вероятно, связано с образом жизни остромордой лягушки, одинаково хорошо адаптированной к жизни в воде и на суше (тем более – при постоянном контакте с водой в 2015 г., при значительном уровне воды в пойменных водоемах в связи с техногенными пусками). В числе факторов одностороннего угнетения кишечной нематоды (при индифферентности трематоды) мы можем предположительно назвать следующие.

1) Разный порядок инвазии гельминтами. В 2015 г. молодые трематоды в значительном количестве были обнаружены у молодых лягушек (сеголеток и годовиков) во второй половине лета, и обычно заражали хозяев раньше нематод или почти одновременно. Вероятнее всего, головастики и лягушата играли роль как вторых промежуточных, так и дефинитивных хозяев *O.ranae*: в них формируются метацеркарии, которые за-

тем мигрируют в кишечник и превращаются в зрелых марит. Такой сокращенный цикл развития известен для многих трематод семейства *Plagiorchiidae*, в том числе и *O.ranae*, ставшей объектом экспериментальных и полевых иссле-

дований амфиксии [7, 8, 9]. Гельминт, заразивший хозяина первым, меняет среду в органе локализации в свою пользу, и эти изменения могут оказаться неблагоприятными для других паразитов и симбионтов, заселившихся позже.

Таблица 2 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность гастроинтестинальных гельминтов остромордой лягушки в припойменных биотопах

| | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
|--|---------------------------------------|--------------------|-----------------------------|-------------|
| Сочетание гельминтов | <i>Oswaldocruzia filiformis</i> | | <i>Opisthioglyphe ranae</i> | |
| Число зараженных хозяев | 93 | 38 | | 21 |
| Доля зараженных хозяев (%) | 41,52±3,29 | 16,96±2,51 | | 9,375±1,95 |
| Теоретическая доля сочетаний (%) | 0,5848 * 0,2634 = 0,15404 или 15,404% | | | |
| Число гельминтов | 474 | 133 | 136 | 78 |
| Интенсивность инвазии в сочетании (экз.) | 5,10±0,52 | 3,5±0,44 | 3,58±0,35 | 3,71±0,52 |
| Теоретическое число червей | 430,92 | 176,08 | 137,83 | 76,17 |
| Критерий Пирсона « χ^2 » | 4,31 | 10,54 | 0,024 | 0,044 |
| Сумма « χ^2 » | 14,85* | | 0,048 | |
| Показатель приуроченности F_{ij} | +0,186 | -0,186 | -0,018 | +0,018 |
| Доля червей в сочетании (%) | 78,09±1,68 | 21,91±1,68 | 63,55±3,29 | 36,45±3,29 |
| Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%) | 70,99±3,96 | 29,01±3,96 | 64,41±6,23 | 35,59±6,23 |

2) Возможность осмотического питания трематод, которая была доказана работами на микроморфологическом уровне [10], дает гастроинтестинальным гельминтам этого класса дополнительную возможность усваивать питательные субстанции в кишечнике хозяина, а значит, определенное преимущество перед нематодами при любом порядке инвазии и локализации в кишечной трубке.

3) Нельзя исключать и опосредующее влияние легочных гельминтов на взаимодействие обитателей кишечника. В 2015 году оба вида нематод остромордой лягушки (легочная *R. bufonis* и гастроинтестинальная *O. filiformis*) отличались взаимным синергизмом (как по результатам морфометрических исследований, так и при сопоставлении численности в разных сочетаниях). *R. bufonis* и *O. ranae* имели индифферентные отношения. Легочная трематода *H. cylindracea* тяготела к кишечной трематоды *O. ranae* (при индифферентности последней) и нематоды *O. filiformis* (а последняя «избегала» сочетаний с легочной трематодой). И, таким образом, взаимный синергизм двух видов нематод с односторонний – у двух видов трематод с разной локализацией при антагонизме легочной трематоды и кишечной

нематоды, то есть «вклинивание» одних видов червей во взаимоотношения других мог оказать влияние на общие результаты взаимодействия, выразившиеся во влиянии на численность. Легочные гельминты, вызывая потерю крови, могли стимулировать питание лягушек (для компенсации потерь), а значит, создавать оптимальные условия для питания кишечных паразитов. Но два вида обитателей каждого органа могли вызывать пространственную и трофическую конкуренцию, а также угрожающий расход общих ресурсов организма хозяина. И поэтому негативные опосредующие влияния гельминтов друг на друга (взаимные или односторонние) ограничивают численность паразитов и способствуют сохранению жизни хозяина (как залог выживания всех).

4) Более многочисленная по сравнению с трематодой нематода *O. filiformis* образует различные сочетания с другими видами гельминтов, среди которых могут быть более благоприятные для нее комбинации, чем совместное обитание с гастроинтестинальной трематодой. Среди таких благоприятных сочетаний (причем с обоюдным синергизмом) в 2015 г. нами отмечены комбинации с легочной нематодой *R. bufonis*, особенно в

бинарном сочетании, и этот синергизм мы объяснили стимулированием питания лягушек при кровопотере от питания рабдиасов.

5) Основная масса освальдокруций паразитирует у крупных лягушек старших возрастов, у которых объем кишечника и количество потребляемой пищи позволяют паразитировать большому количеству нематод. Молодые лягушки, и особенно недавно превратившиеся сеголетки, в большей мере связаны с водой, а значит, имеют более высокую вероятность инвазии трематодами, чем нематодами.

Взаимодействия трематод с разной локализацией. Как видно из таблицы 3, фактическая доля хозяев, зараженных обоими видами трематод, ока-

залась выше теоретически рассчитанной (исходя из доли лягушек, зараженных каждым видом). Основная масса кишечной трематоды *O.ranae*, уступавшей по численности *H.cylindracea*, находилась в сочетаниях с легочной трематодой. Последняя, более многочисленная, наоборот, чаще встречалась без *O.ranae*. Однако численность гаплетометры имела статистически достоверную приуроченность к опистхоглифе, и интенсивность инвазии легочной трематодой в присутствии кишечной была почти вдвое выше, чем без нее. *O.ranae*, при слабом и статистически недостоверном «избегании» сочетаний с *H.cylindracea*, со статистических позиций остается нейтральной к присутствию легочной трематоды.

Таблица 3 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность двух трематод с разной локализацией у остромордой лягушки в припойменных биотопах

| | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
|--|--|--------------------|--------------------|-------------|
| Сочетание гельминтов | <i>Opisthoglyphe ranae</i> – <i>Haplometra cylindracea</i> | | | |
| Число зараженных хозяев | 6 | 53 | | 94 |
| Доля зараженных хозяев (%) | 2,68±1,08 | 23,66±2,84 | | 41,96±3,30 |
| Теоретическая доля сочетаний (%) | 0,2634 * 0,65625 = 0,17286 или 17,29% | | | |
| Число гельминтов | 24 | 190 | 560 | 574 |
| Интенсивность инвазии в сочетании (экз.) | 4,0±1,24 | 3,58±0,29 | 10,57±1,09 | 6,11±0,54 |
| Теоретическое число червей | 21,76 | 192,24 | 408,86 | 725,14 |
| Критерий Пирсона « χ^2 » | 0,23 | 0,026 | 55,87 | 31,502 |
| Сумма « χ^2 » | 0,256 | | 87,372* | |
| Показатель приуроченности Fij | +0,055 | -0,055 | +0,27 | -0,27 |
| Доля червей в данном сочетании (%) | 11,21±2,16 | 88,79±2,16 | 49,38±1,48 | 50,62±1,48 |
| Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%) | 10,17±3,935 | 89,93±3,935 | 36,05±3,96 | 63,95±3,96 |

Сложившаяся картина взаимодействия двух видов трематод с разной локализацией может быть обусловлена несколькими не исключаящими друг друга причинами.

Во-первых, высокая совместная встречаемость и приуроченность численности легочной нематоды к присутствию кишечной может быть обусловлена чисто экологическими причинами – конгруэнтностью всех звеньев жизненного цикла обоих видов трематод. Но в то же время неизбежен и межвидовой антагонизм в промежуточных хозяевах (пресноводных брюхоногих моллюсках семейства *Lymnaeidae*), и в выигрыше оказывается более многочисленная трематода. К тому же использование головастика и лягушат в каче-

стве дополнительных, а затем и дефинитивных хозяев также порождает конкуренцию трематод на личиночных стадиях. Здесь преимущество может получить вид гельминтов, который заразил молодых амфибий первым; по нашим данным за 2015 г., у ранних сеголеток первой начала регистрироваться *H.cylindracea*.

Во-вторых, наряду с экологическими, не исключены физиологические факторы регуляции взаимоотношений – угнетение паразитами друг друга за счет реципрокных или нереципрокных иммунных реакций, сходных у гельминтов одного класса. И с этих позиций преимущество может получить легочная трематода, которая в 2015 г. заражала головастика и лягушат первой.

В-третьих, при паразитировании у лягушки четырех распространенных видов половозрелых гельминтов (пятый из отмеченных видов – трематода *Pleurogenes intermedius* из мочевого пузыря – встречалась не ежегодно) возможны опосредующие влияния одних паразитов на взаимоотношения других, независимо от таксономической принадлежности и локализации. К такому выводу пришел В.Г.Ваккер, исследовавший в 80-е гг. отношения гельминтов остромордой лягушки в тех же биотопах Среднего Прииртышья. По данным этого автора [4] за 1984-1988 гг., легочная трематода ограничивает свою численность в присутствии кишечных нематоды и трематоды, тогда как *O.ranae* нейтральна к присутствию легочных трематод. Рабдиас индифферентен к присутствию обоих видов гастроинтестинальных гельминтов и сам не оказывает на них существенного влияния. В связи с полученными результатами В.Г.Ваккер предположил, что виды с разной локализацией оказывают если не прямое, то косвенное и опосредованное воздействие друг на друга: если *O.filiformis* оказывает негативное влияние на *O.ranae*, последняя влияет на легочных трематод, численность которых, в свою очередь, зависит от кишечной нематоды.

По результатам наших исследований за 2015 год мы также можем отметить опосредующее влияние других паразитов на взаимоотношения трематод. В частности, кишечная нематода *O.filiformis* имеет взаимную позитивную приуроченность численности с легочной

нематодой *R.bufo* и одностороннюю негативную – с легочной трематодой *H.cylindracea* (при тяготении гаплометры к присутствию освальдокруций). Оба вида нематод остромордой лягушки (легочная *R.bufo* и гастроинтестинальная *O.filiformis*) отличались взаимным синергизмом (как по результатам морфометрических исследований, так и при сопоставлении численности в разных сочетаниях). В кишечнике нематоды *O.filiformis* заметно «избегала» трематоды *O.ranae*, тогда как последняя была индифферентна к присутствию нематоды с той же локализацией. И, таким образом, наиболее многочисленная в 2015 году кишечная нематода *O.filiformis*, которая по-разному реагировала на присутствие легочных гельминтов и «избегала» обоих видов трематод могла стать основным посредником во взаимоотношениях двух трематод с разной локализацией.

Взаимодействия гельминтов разных классов с разной локализацией. Взаимоотношения кишечной нематоды *O.filiformis* и легочной трематоды *H.cylindracea* складывались асимметрично: первый вид «избегал» данного сочетания, а второй, наоборот, имел значительную статистически достоверную приуроченность к данному сочетанию. Теоретическая доля сочетания (расчитанная, исходя из доли зараженности каждым видом) существенно не отличалась от фактической. У каждого вида гельминтов в данном сочетании находилось чуть больше половины особей (таблица 4).

Таблица 4 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность легочной трематоды и гастроинтестинальной нематоды у остромордой лягушки в припойменных биотопах

| | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
|--|---|--------------------|--------------------|-------------|
| Сочетание гельминтов | <i>Oswaldocruzia filiformis</i> – <i>Haplometra cylindracea</i> | | | |
| Число зараженных хозяев | 51 | 80 | | 67 |
| Доля зараженных хозяев (%) | 22,77±2,80 | 35,71±3,20 | | 29,91±3,06 |
| Теоретическая доля сочетаний (%) | 0,5848 * 0,65625 = 0,3838 или 38,38% | | | |
| Число гельминтов | 298 | 309 | 713 | 421 |
| Интенсивность инвазии в сочетании (экз.) | 5,84±0,83 | 3,86±0,36 | 8,91±0,81 | 6,28±0,68 |
| Теоретическое число червей | 236,31 | 370,69 | 617,14 | 516,86 |
| Критерий Пирсона « χ^2 » | 16,104 | 10,266 | 14,8899 | 17,7788 |
| Сумма « χ^2 » | 26,37* | | 32,6687* | |
| Показатель приуроченности Fij | +0,204 | -0,204 | +0,17 | -0,17 |
| Доля червей в сочетании (%) | 49,09±2,03 | 50,91±2,03 | 62,87±1,43 | 37,13±1,43 |
| Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%) | 38,93±4,26 | 61,07±4,26 | 54,42±4,11 | 45,58±4,11 |

Отношения легочной нематоды *R.bufo* и кишечной трематоды *O.ranae*, судя по данным таблицы 5, были практически нейтральными: численность гельминтов каждого вида в данном сочетании и вне его не имела статистически достоверных различий. Фактическая доля сочетаний была меньше теоретической, но при низкой доле данного сочетания в популяции лягушек в 2015 г. статистической достоверности в этих раз-

личиях нет. Основная масса каждого вида гельминтов находится вне данного сочетания.

Таким образом, сравнительно невысокая численность кишечной трематоды *O.ranae* и зараженность ею лягушек преимущественно во второй половине лета, когда снизилась численность легочной нематоды *R.bufo*, сделала отношения между этими видами практически нейтральными.

Таблица 5 – Влияние межвидовых взаимодействий на численность легочной нематоды и гастроинтестинальной трематоды у остромордой лягушки в припойменных биотопах в 2015 г.

| | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
|--|--------------------------------------|--------------------|-----------------------------|-------------|
| Сочетание гельминтов | <i>Rhabdias bufo</i> | | <i>Opisthioglyphe ranae</i> | |
| Число зараженных хозяев | 45 | 6 | | 53 |
| Доля зараженных хозяев (%) | 20,09±2,68 | 2,68±1,08 | | 23,66±2,84 |
| Теоретическая доля сочетаний (%) | 0,2277 * 0,2634 = 0,05998 или 5,998% | | | |
| Число гельминтов | 376 | 53 | 18 | 196 |
| Интенсивность инвазии в сочетании (экз.) | 8,36±1,44 | 8,83±3,72 | 3,0±0,52 | 3,70±0,32 |
| Теоретическое число червей | 378,53 | 50,47 | 21,76 | 192,24 |
| Критерий Пирсона « χ^2 » | 0,017 | 0,127 | 0,65 | 0,0735 |
| Сумма « χ^2 » | 0,144 | | 0,7235 | |
| Показатель приуроченности Fij | -0,027 | +0,027 | -0,104 | +0,104 |
| Доля червей в сочетании (%) | 87,65±1,59 | 12,35±1,59 | 8,41±1,90 | 91,59±1,90 |
| Доля сочетаний среди зараженных хозяев (%) | 88,235±4,51 | 11,765±4,51 | 10,17±3,935 | 89,93±3,935 |

Негативное влияние легочной трематоды *H.cylindracea* на кишечную нематоду *O.filiformis* может быть обусловлено порядком инвазии хозяина: трематоды, по данным вскрытий, начали регистрироваться у сеголеток и годовиков раньше нематод. В легких молодых лягушек с июня-июля мы находили многочисленных молодых трематод, начиная с эксцистированных метацеркариев, численность которых постепенно достигла 10-15 и более экземпляров в хозяине. Вероятно, гаплогонимы, как и другие плагиорхиды, использовала головастики и лягушат в качестве сначала дополнительных, а затем дефинитивных хозяев, развиваясь по сокращенному циклу [7, 8, 9].

Позитивная приуроченность легочной трематоды *H.cylindracea* к сочетаниям с *O.filiformis* может быть обусловлена опосредующим влиянием других видов, в первую очередь легочной нематоды *R.bufo*, которая имела взаимную положительную приуроченность к освальдокруциям и негативную – к легочным трематодам.

Нельзя также исключать взаимное влияние кишечных и легочных гельминтов друг на друга через энергетический баланс организма хозяина. Как гастроинтестинальные, так и легочные паразиты вызывают компенсаторное усиленное питание хозяина, сохраняя его жизнь и улучшая приток питательных субстанций для паразитов своего и чужого вида. Такие взаимно позитивные отношения сложились у *O.filiformis* с легочной нематодой *R.bufo*. Однако интенсивное заражение лягушек во второй половине лета легочной трематодой могло вызвать повышенную энергетическую нагрузку на организм хозяина, что привело к конкурентным отношениям *H.cylindracea* с легочной нематодой, и угнетению легочной трематодой кишечной нематоды *O.filiformis*.

Поскольку нематодами лягушки заражаются исключительно на суше, а трематодами – в воде, совместная встречаемость в каждой паре «нематода – трематода» оказалась невысокой, даже у самых многочисленных в 2015 году *H.cylindracea* и *O.filiformis*.

Литература

- 1 Марков Г.С. О межвидовых отношениях в паразитоценозе травяной лягушки // Доклады АН СССР, нов. серия, 1955. – Т. 100, вып. 6. – С. 1203-1205.
- 2 Марков Г.С., Чернобай В.Ф. О раздельной встречаемости некоторых видов трематод и цестод у воробьиных птиц // Экологическая и экспериментальная паразитология.- 1975.- Вып. 1. – С. 11-14.
- 3 Ваккер В.Г. К установлению межвидовых связей гельминтов // Фауна и экология беспозвоночных. Межвузовский сборник научных трудов. – Горький, 1989. – С. 8-14.
- 4 Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: Колос. -1983. -208 с.
- 5 Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа. 1980. – 293 с.
- 6 Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. – М.: Наука. 1982. – 287 с.
- 7 Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука. – 1980. – 279 с.
- 8 Добровольский А.А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика *Opisthioglyphe ranae* Frölich, 1791 (Plagiorchiidae) // *Helminthologia*.- 1965. VI, 3. – С. 205-221.
- 9 Grabda-Kazubska B. Studies of abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O.rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae) // *Acta Parasitol. Pol.*, - 1968-1969, 16. – P. 20-27.
- 10 Ахметов К.К. Функциональное значение структур тегумента трематод //Материалы Межд. научно-практ. конф., посвященной 10-летию Независимости Республики Казахстан. – Кокшетау 2001. – Т. 5. – С. 86-90.

References

- 1 Markov GS (1955) About interspecific interaction in parasites community in the grass frog [O mezhvidovykh otnoshenijakh v parazitotsenozе travjanoy l'jagushki. Doklady Akademii Nauk SSSR, novaja seria] 100:6:1203-1205. (In Russian)
- 2 Markov GS, Chernobay VF (1975) About the separate meeting of several trematodes and cestodes species in sparrow's birds, Ecologic and experimental parasitology [O razdel'noy vstrechaemosti nekotorych vidov trematod i cestod u vorob'inykh ptits] 1:11-14 p. (In Russian)
- 3 Vakker VG (1989) To the establishment of interspecific relationship between helminthes, Fauna and ecology of invertebrates [K ustanovleniju mezhvidovykh svyazey gelmintov. Gorky, Russia] 8-14. (In Russian)
- 4 Kotelnikov GA (1983) Helminthological research of animals and environment [Gelmintologicheskije issledovanija zhiivotnykh i okruzhajushcey sredy [Gelmintologicheskije issledovanija zhiivotnykh i okruzhajushcey sredy. – Moskva: Kolos, 1983]. Kolos, Moscow, Russia, pp.208. (In Russian)
- 5 Lakin GF (1980) Biometry [Biometrija]. Vysshaja shkola, Moscow, Russia, pp. 293. (In Russian)
- 6 Pesenko JA (1982) Principles and methods of quantitative analysis in fauna explorations [Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh]. Nauka, Moscow, Russia, pp. 287. (In Russian)
- 7 Ryzhykov KM, Sharpilo VP, Shevchenko NN (1980) Helminthes of amphibian of USSR fauna [Gel'minty amfibiy fauny SSSR]. Nauka, Moscow, Russia, pp. 279 (In Russian)
- 8 Dobrovolsky AA (1965) Several new data about the life cycle of trematode *Opisthioglyphe ranae* Frölich, 1791 (Plagiorchiidae), *Helminthologia* [Nekotoryje novyje dannyje o zhiznennom cykle sosalsshika *Opisthioglyphe ranae* Frölich, 1791 (Plagiorchiidae)] VI:3:205-221. (In Russian)
- 9 Grabda-Kazubska B. (1968-1969) Studies of abbreviation of the life-cycle in *Opisthioglyphe ranae* (Frölich, 1791) and *O.rastellus* (Olsson, 1876) (Trematoda: Plagiorchiidae), *Acta Parasitol.* 16:20-27.
- 10 Akhmetov KK. (2001) Functional importance of trematodes tegument structures, Proceeding of International Scientific-Practice Conference dedicated to 10 anniversary of Kazakhstan Republic Independence, Kokshetau [Funksional'noje znachenije struktur tegumenta trematod. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii posvjasshennoy 10-letiju nezavisimosti Respubliki Kazakhstan. Kokshetau] 5: 86-90. (In Russian)