**Наталия Тарасовская**

**(Павлодар, Казахстан)**

**ИЗУЧЕНИЕ МЕЖВИДОВЫХ ОТНОШЕНИЙ ПАРАЗИТОВ ОРГАНОВ ДЫХАНИЯ У ОСТРОМОРДОЙ ЛЯГУШКИ**

Взаимоотношения гельминтов с одинаковой локализацией позволяют выявить механизмы и факторы пространственной и трофической конкуренции паразитов 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 Rhabdiasbufonis и трематода Haplometracylindracea в легких, нематода Oswaldocruziafiliformis и трематода Opisthioglypheranae– 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.

**Материал и методика.** В бесснежный период (с конца апреля до начала октября) 2015 г. в пойме р. Усолка (протоки р. Иртыш в окрестностях г. Павлодара) были сделаны сборы остромордой лягушки общей численностью 224 экз.Лягушек подвергали полному гельминтологическому вскрытию по общепринятым методикам [1]. Для оценки межвидовых отношений гельминтов мы брали за основу методики Г.С.Маркова[2] и В.Г.Ваккера[3], сопоставляя численность червей при совместной и раздельной встречаемости. При определении зависимости численности червей от присутствия другого вида паразитов применяли критерий Пирсона "χ2" (хи-квадрат), исходя из нулевой гипотезы о равномерном распределении червей в различных сочетаниях [4].

Знак и степень отклонения теоретического обилия от фактически наблюдаемого определяли при помощи показателя степени приуроченности относительного обилия Ю.А.ПесенкоFij [5].

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 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 и их обсуждение.** Применение всех вышеперечисленных методик оценки взаимодействия легочных нематоды и трематоды показали, что между R.bufonis и H.cylindracea в 2015 г. складывались обоюдно негативные отношения (таблица). 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 «χ2», особенно H.cylindracea (у которой интенсивность инвазии в присутствии рабдиасов ниже почти вдвое).

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

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
|  | Моноинвазия | Бинарное сочетание | Бинарное сочетание | Моноинвазия |
| Сочетание гельминтов | Rhabdias bufonis – Haplometracylindracea | | | |
| 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 |
| Сумма квадратов | 6650 | 1463 | 478 | 14752 |
| 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 «χ2» | 1,48 | 3,555 | 23,11 | 2,63 |
| Сумма «χ2» | 5,035\* | | 25,74\* | |
| Показатель приуроченности Fij | +0,125 | -0,125 | -0,31 | +0,31 |
| Доля червей в данном 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 | 10,20±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[6]. 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 эксцистированныхметацеркариев), в августе-сентябре – молодые половозрелые экземпляры. Вероятнее всего, головастики и лягушата играли роль как дополнительных, 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 Plagiorchidae [6, 7].

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 (которая, 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 и наши морфометрические данные: R.bufonis статистически достоверно уменьшали 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 филяриевидных 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 головастиков и лягушат с последующим формированием в их организме метацеркариев, а затем зрелых марит.

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

7) Определенную роль может сыграть опосредование отношений одних видов другими. Так, по нашим данным за 2015 год оба вида нематод остромордой лягушки (легочная R.bufonis и гастроинтестинальная Oswaldocruziafiliformis) отличались взаимным синергизмом (как по результатам морфометрических исследований, так и при сопоставлении численности в разных сочетаниях). В кишечнике нематода O.filiformis заметно «избегала» трематодыOpisthioglypheranae, 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.bufonis и O.ranae имели индифферентные отношения. Легочная трематода H.cylindracea тяготела к кишечной трематоде O.ranae (при индифферентности последней) и нематоде 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 гаплометры к кишечным нематоде и трематоде (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 освальдокруций), который мы обнаружили по результатам морфометрического анализа, мог быть обусловлен компенсаторными реакциями хозяина в ответ на питание паразитов разными субстратами. Легочные гельминты, вызывая кровопотерю, 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 нематоде R.bufonis добавляется еще один легочной гематофагH.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.

**Список использованных источников:**

1.Котельников Г.А. Гельминтологические исследования животных и окружающей среды. – М.: Колос, 1983. – 208 с.

2. Марков Г.С. О межвидовых отношениях в паразитоценозе травяной лягушки //Доклады АН СССР, нов.серия, 1955. Т. 100, вып. 6. - С. 1203-1205.

3. Ваккер В.Г. К установлению межвидовых связей гельминтов //Фауна и экология беспозвоночных. Межвузовский сборник научных трудов. - Горький, 1989. - С. 8-14.

4. Лакин Г.Ф. Биометрия [Учеб.пособие для биол. спец. вузов]. - М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.

5. Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. - М.: Наука, 1982. – 287 с.

6. Рыжиков К.М., Шарпило В.П., Шевченко Н.Н. Гельминты амфибий фауны СССР. – М.: Наука, 1980. – 279 с.

7. Добровольский А.А. Некоторые новые данные о жизненном цикле сосальщика OpisthioglypheranaeFrölich, 1791 (Plagiorchidae). – Helminthologia, 1965, VI, 3. – С. 205-221.