

УДК 576.895.122

**ОСОБЕННОСТИ ПАЗАРИТО-ХОЗЯИНЫХ ОТНОШЕНИЙ  
НЕМАТОДЫ *HELIGMOSOMUM MIXTUM* (SCHULZ, 1952)  
И ЕВРОПЕЙСКОЙ РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ  
(*CLETHRIONOMYS GLAREOLUS* SCHREBER, 1780)**

© С. В. Бугмырин, Е. П. Иешко, В. С. Аниканова, Л. А. Беспятова

Рассмотрены некоторые эколого-популяционные аспекты паразито-хозяйинных отношений нематоды *Heligmosomum mixtum* и рыжей полевки: зависимость зараженности от пола, возраста и веса хозяина, сезонная и многолетняя динамика численности паразита. Установлено, что рыжая полевка является основным хозяином *H. mixtum*, и распределение численности нематод в популяции хозяина описывается моделью негативного биномиального распределения. Максимальная зараженность отмечена для половозрелых особей рыжей полевки, при этом самцы заражены сильнее, чем самки. Выявлена прямая связь между массой тела хозяина и его зараженностью. Сезонная динамика численности нематод описывается одновершинной кривой с максимумом в январе и минимумом в августе. Инвазированность сеголеток, отловленных с июня по октябрь, имеет 2 пика: один летом (июль), второй осенью (октябрь). Показано, что численность паразитов за многолетний период изменялась синхронно с численностью хозяина. Анализ типа распределения паразита в популяции хозяина и динамика его параметров позволяют заключить, что отношения в системе паразит—хозяин носят устойчивый характер, и при наблюдаемом уровне зараженности нематоды не способны оказать влияние на выживаемость хозяина.

Понимание процессов формирования и устойчивости природно-очаговых заболеваний невозможно без знания закономерностей распределения численности паразитов в популяции хозяев. Рассматривая отношения паразита и хозяина как систему взаимодействий двух популяций, мы выявляем важную особенность устойчивых паразито-хозяйинных отношений — ярко выраженную асимметрию значений численности паразитов, когда их большая часть обитает у небольшого числа хозяев. Подобная неравномерность распределения отмечается для многих видов паразитов (Pennycuik, 1971; Бреев, 1972; Naukialmi, 1986; Miklisova, Stanko, 1997, и др.). Исследованиями перечисленных выше авторов и нами (Иешко, Голицына, 1984; Иешко, 1988) было показано, что численность паразитов чаще всего моделируется негативно-биномиальным распределением (НБР). В его основе может быть как агрегированное распределение инвазионных стадий в природе, так и индивидуальная гетерогенность хозяев по восприимчивости к паразиту.

В данной работе нами делается попытка оценить динамику численности и параметры распределения паразита (*Heligmosomum mixtum*) в зависимости от сезона, условий года и состояния популяции хозяина (рыжей полевки).

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследований послужили сборы паразитов мышевидных грызунов, выполненные в 1994—2003 гг. в окрестностях Гомсельского научного стационара ИБ КарНЦ РАН (62°04' с. ш., 33°55' в. д.), расположенного в 60 км севернее г. Петрозаводска на границе Южного и Среднекарельского зоогеографического подрайонов. Район исследования типичен для южной Карелии и характеризуется как территория с трансформированным ландшафтом, представляющим мозаику лугов, вырубок, молодняков, островов спелых хвойных и вторичных лиственных лесов. Всего заложено 6 линий, 3 из которых во вторичных лесах и 3 на вырубках разного возраста (30, 15—20 и 10—12 лет).

Мышевидных грызунов отлавливали с помощью ловушко- и канавко-линий (Новиков, 1953; Карасева, Телицына, 1996). Основной объем материала собран с июня по октябрь, дополнительно отлов проводили в мае (2002, 2003 гг.) и январе (2002 г.). На протяжении всего периода линии закладывали с одинаковой экспозицией ловушек (50 шт. через 5 м в течение 3 сут).

В ходе исследования вскрыто 1098 особей рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*), 92 пашенной (*Microtus agrestis*) и 37 полевки-экономки (*M. oeconomus*).

Численность нематод оценивалась по экстенсивности инвазии (ЭИ, %), интенсивности (min-max), индексу обилия (ИО, экз.) и константе негативного биномиального распределения (k). При анализе частотного распределения паразитов в популяции хозяина эмпирические данные проверяли на соответствие законам Пуассона, Гамма и негативно-биномиального распределения (Бреев, 1972; Иешко, 1988).

Статистическую обработку всех данных проводили в программе Quantitative Parasitology 2.0 (Rozca et al., 2000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Жизненный цикл *Heligmosomum mixtum* не изучался, но по аналогии с представителями того же семейства можно предположить, что это геогельминт, развитие которого протекает без участия промежуточных хозяев. Доразвитие яиц, вылупление личинок и линька происходят во внешней среде во влажной почве или в лесной подстилке. Хозяин заражается перорально с пищей или водой (Скрябин и др., 1954). Вид является широко распространенным в Палеарктике паразитом лесных полевок (Определитель..., 1979; Генов, 1980).

В ходе исследования нематода *H. mixtum* отмечена у 3 видов мышевидных грызунов, относящихся к сем. Cricetidae: рыжей полевки, пашенной полевки и полевки-экономки (см. таблицу). Наибольшая зараженность выявлена у рыжей полевки — 27.3 % (1—56) 0.85; у пашенной полевки и полевки-экономки наблюдаются более низкие значения зараженности 17.4 % (1—9) 0.50 и 13.5 % (1—2) 0.22 соответственно. Распределение численности нематод в популяции хозяев носит агрегированный характер и лучше всего согласуется с моделью негативного биномиального распределения ( $p \geq 0.15$ ). Собранные данные позволяют говорить, что из обитающих на данной территории мышевидных грызунов именно рыжая полевка (76 % от общего количества отловленных мышевидных грызунов) — основной хозяин *H. mixtum*, определяющий ее распространение и численность. 2 других вида (па-

Параметры относительной численности нематоды *Heligmosomum mixtum*  
Parameters of the relative abundance of the nematode *Heligmosomum mixtum*

Хозяева	N	ЭИ, %	IЭИ	ИО, экз.	IИО	p	k
Разные хозяева							
Рыжая полевка	1098	27.3	24.7—30.1	0.85	0.71—1.05	*	0.18
Пашенная полевка	92	17.4	10.3—26.7	0.50	0.26—0.95	**	0.11
Полевка-экономка	37	13.5	4.5—28.8	0.22	0.05—0.49	—	—
Разные половозрастные группы рыжей полевки							
Ювенильные самцы	215	27.0	21.2—33.4	1.01	0.62—1.93	ns	0.14
Ювенильные самки	222	9.0	5.6—13.6	0.26	0.14—0.45	*	0.05
Зрелые самцы	104	68.3	58.4—77.1	2.45	1.88—3.52	**	0.70
Зрелые самки	76	57.9	46.0—69.1	1.21	0.89—1.80	*	1.03
Разные весовые группы рыжей полевки							
Самцы 12—15 г	112	14.3	8.4—22.2	0.38	0.20—0.80	*	0.09
16—20	288	26.4	21.4—31.9	0.80	0.53—1.53	ns	0.17
21—25	125	51.2	42.1—60.3	1.6	1.19—2.1	**	0.47
26—30	40	60.0	43.3—75.1	3.2	1.98—5.65	*	0.43
Самки 12—15 г	90	13.3	7.1—22.1	0.32	0.16—0.59	***	0.10
16—20	113	19.5	13.2—27.3	0.70	0.35—1.79	**	0.10
21—25	105	22.9	15.2—32.1	0.53	0.31—0.95	*	0.20
26—30	61	36.1	24.2—49.4	1.2	0.67—1.98	*	0.26
>31	31	51.6	33.1—69.8	1.0	0.58—1.42	***	1.5

Примечание. N — объем анализируемой выборки хозяев; ЭИ — экстенсивность инвазии; ИО — индекс обилия; I — доверительный интервал ( $p \leq 0.05$ ); p — уровень значимости НБ распределения (ns —  $p < 0.05$ ; \* —  $0.05 \leq p < 0.25$ ; \*\* —  $0.25 \leq p < 0.75$ ; \*\*\* —  $p \geq 0.75$ ); k — константа НБ распределения.

шенная полевка и полевка-экономка) немногочисленны и служат факультативными хозяевами *H. mixtum*.

Связь зараженности *Heligmosomum mixtum* с полом и зрелостью хозяина. Анализ зависимости численности нематоды от степени зрелости рыжей полевки показал, что наибольшая зараженность характерна для половозрелых особей (табл. 1). Эта тенденция в равной степени прослеживается как у самцов, так и у самок. Во всех случаях различия экстенсивности и индекса обилия значимы при  $p \leq 0.01$ . В свою очередь константа негативного бинома (k) у ювенильных особей ниже, чем у зрелых (табл. 1). Этот показатель характеризует меру агрегированности паразитов, и с ее увеличением абсолютное значение k убывает (Бреев, 1972). Следовательно, более низкие значения k у молодых полевок свидетельствуют о большей гетерогенности этой группы по индивидуальной восприимчивости к инвазии. Высокая встречаемость и индекс обилия нематод у зрелых полевок является результатом накопления паразитов с возрастом и высокой резистентности хозяев.

Выявлены достоверные половые различия в зараженности — самцы заражены сильнее, чем самки (табл. 1). При этом половозрелые особи имели достоверные различия ( $p \leq 0.05$ ) по индексу обилия, а ювенильные — по экстенсивности ( $p \leq 0.01$ ). Самые высокие значения инвазии отмечены для зрелых самцов (68 %; 2.45). Эта группа хозяев, видимо, играет ведущую роль в поддержании численности *H. mixtum*. Наименее заражены ювенильные самки (9.0 %; 0.26).

Высокую зараженность половозрелых самцов по сравнению с самками можно объяснить, с одной стороны, большей подвижностью и соответственно большим размером индивидуального участка (Европейская..., 1981; Грищенко, 2002), с другой — физиологическими особенностями, так как секрция андрогенов имеет иммуносупрессивное действие, способствующее подавлению иммунитета и обострению инфекционных и паразитарных заболеваний (Леутская, 1988; Лохмиллер, Мошкин, 1999). Экстенсивность заражения *H. mixtum* в первую очередь определяется территориальным поведением хозяина, а индекс обилия — устойчивостью к инвазии. Поскольку 4-я стадия цикла развития личинки *H. mixtum* протекает в слизистой оболочке кишечника рыжей полевки (Haukisalml et al., 1996), можно предположить, что успешность ее реализации во многом зависит от иммунореактивности хозяина.

Связь зараженности *Heligmosomum mixtum* с весом хозяина. Показано, что с увеличением массы тела рыжей полевки численность нематод возрастает (рис. 1). У самцов отличия в зараженности различных весовых групп более выражены, чем у самок. Так, встречаемость нематод увеличилась более чем в 4, а индекс обилия — в 10 раз. Самые существенные различия экстенсивности ( $p \leq 0.0001$ ) и индекса обилия ( $p \leq 0.05$ ) отмечены при сравнении 2-й и 3-й весовых групп самцов. По-видимому, в данном случае уже сравниваются половозрелые и неполовозрелые особи хозяина.

У самок тенденция увеличения встречаемости с массой тела сохраняется (рис. 1), однако значимых отличий между отдельными группами не выявлено, только у животных весом более 31 г экстенсивность инвазии существенно выше ( $p \leq 0.01$ ), чем у полевок весом менее 25 г. Сравнение самок разного веса по индексу обилия нематоды не выявило различий ( $p \leq 0.05$ ) ни для одной сравниваемой группы.

Половая дифференциация по зараженности нематодой *H. mixtum* наблюдается у полевок весом более 21 г (рис. 1): самцы заражены сильнее самок ( $p \leq 0.05$ ). У зверьков массой тела меньше 12 г (45 особей) нематода не обнаружена.

Сезонная и многолетняя динамика численности *Heligmosomum mixtum*. Сезонная динамика численности нематоды в популяции рыжей полевки описывается одновершинной кривой (рис. 2, а). Максимум встречаемости и

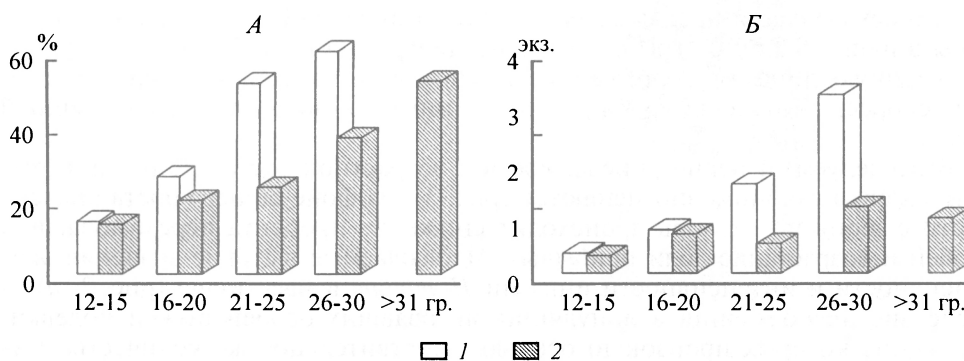


Рис. 1. Экстенсивность инвазии (А) и индекс обилия (Б) *Heligmosomum mixtum* у разных весовых групп рыжей полевки.

1 — самцы, 2 — самки.

Fig. 1. Prevalence (A) and abundance (B) of *Heligmosomum mixtum* in different weight groups of the bank vole.

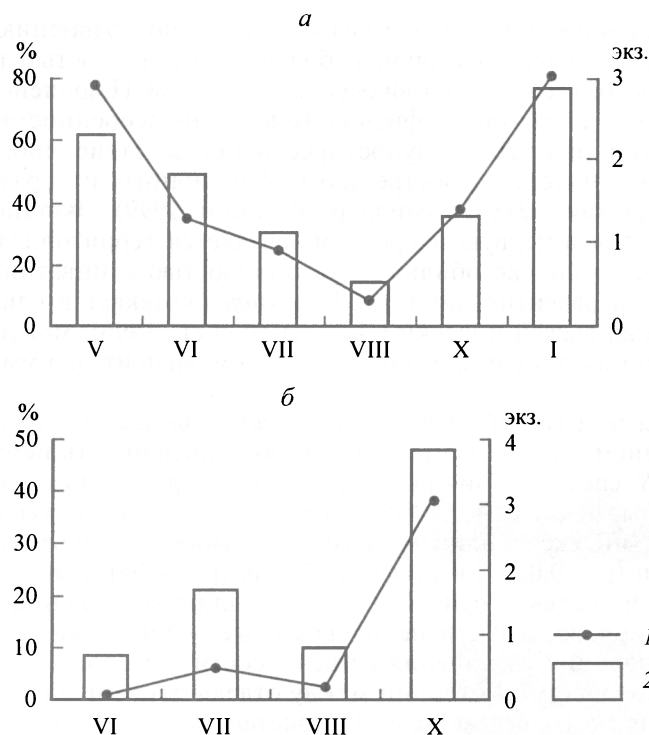


Рис. 2. Сезонная динамика экстенсивности инвазии (1) и индекса обилия (2) *Heligmosomum mixtum*.

а — обобщенные данные, б — данные по полевкам в возрасте 1 мес.

Fig. 2. Seasonal dynamics of the (1) prevalence and (2) abundance of *Heligmosomum mixtum*.

индекса обилия нематоды приходится на январь (75.9 %; 3.0), в течение сезона эти показатели постепенно снижаются и минимальные значения отмечены в августе (14.9 %; 0.30). Характер сезонных изменений несколько меняется, если мы будем рассматривать зараженность только однемесячных животных (рис. 2, б), которые отлавливались в период с июня по октябрь. В этом случае самая низкая встречаемость и индекс обилия *H. mixtum* отмечены в июне (8.7 %; 0.1). И если первая диаграмма в большей мере отражает сезонную динамику зараженности популяции рыжей полевки, то вторая, скорее, — изменение численности инвазионного начала во внешней среде.

В исследуемый период численность и возрастной состав популяции рыжей полевки закономерно меняются (рис. 3): на фоне общего роста численности с июня по октябрь происходит снижение процента перезимовавших особей и возрастание доли прибылых. Наблюдаемые высокие значения экстенсивности и интенсивности инвазии *H. mixtum* в мае—июне (рис. 2, а) — следствие преобладания в популяции зимовавших особей рыжей полевки, заражение которых произошло осенью, действительное же количество инвазионного начала в природе в этот период низкое, что подтверждают данные по молодым животным (рис. 2, б). В июле и августе элиминация из популяции зимовавших полевок приводит к снижению показателей численности *H. mixtum* (рис. 2, а). Однако количество инвазий во внешней среде последовательно увеличивается от июня к августу (рис. 2, б). Более низкие

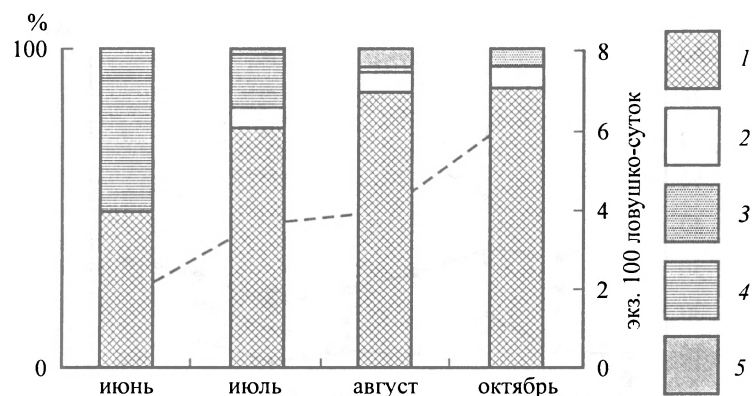


Рис. 3. Относительная численность (график) и возрастная структура (диаграмма) популяции рыжей полевки в разные сезоны года.

Возраст, мес.: 1 — 1–2, 2 — 3–4, 3 — 5–6, 4 — 9–10, 5 — 11–12.

Fig. 3. Relative abundance (graph) and age structure (diagram) of the bank vole population in different seasons.

показатели заражения хозяев *H. mixtum* в августе по сравнению с июлем (рис. 2, б) являются следствием интенсивного размножения рыжей полевки, в результате чего скорость роста численности популяции хозяина опережает скорость заражения нематодой. В октябре наблюдается резкое возрастание показателей заражения *H. mixtum* как среди молодых особей рыжей полевки (рис. 2, б), так и в целом в популяции (рис. 2, а).

Многолетние изменения численности *H. mixtum* менее выражены, чем сезонные (рис. 4). Экстенсивность инвазии варьировала в пределах 22–38 %, а индекс обилия — 0.6–1.4 экз., во всех случаях различия не были достоверно значимыми при  $p \leq 0.05$ . Исключение составляет 2000 г., наблюдаемая встречаемость нематод в этот год ниже ( $p = 0.04$ ), чем в предшествующие 1998 и 1999 гг.

Относительная стабильность показателей заражения нематодой наблюдалась на фоне существенного изменения численности рыжей полевки (рис. 4). Так, в 1996 г. она составила 0.3 экз. на 100 ловушко-суток, что более чем на порядок ниже, чем в период пика 1999 г. Общая численность паразитов в биоценозе (произведение индекса обилия на относительную численность рыжей полевки) за многолетний период изменялась синхронно с численностью хозяина (рис. 4). Во все годы распределение нематоды хорошо согласовывалось с моделью негативного биномиального распределения ( $p > 0.25$ ), что подтверждает устойчивый характер взаимоотношений паразита и хозяина.

Выявленный характер динамики численности и распределения нематод в данной системе паразит—хозяин возможен благодаря короткому жизненному циклу представителей сем. *Heligmosomatidae*, продолжительность которого в лабораторных условиях составляет 15 дней (Bryant, 1973). Паразит не способен оказать влияние на численность полевок. Косвенно об этом можно судить, отмечая низкий уровень заражения сеголеток по сравнению с представителями старших возрастов, поскольку для патогенных паразитов млекопитающих обычно наблюдается обратный характер встречаемости паразитов (Аниканова, 1994). Кроме того, последнее утверждение отчасти подтверждает наблюдаемая зависимость между средней и дисперсией чис-

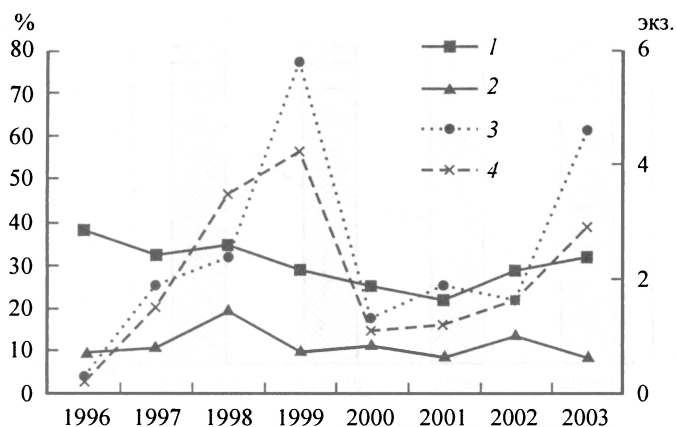


Рис. 4. Многолетняя динамика экстенсивности инвазии (1), индекса обилия (2) *Heligmosomum mixtum*, относительной численности рыжей полевки (на 100 ловушко-суток) (3) и относительной численности *Heligmosomum mixtum* (произведение индекса обилия и численности хозяина) (4).

Fig. 4. Multiannual dynamics of the prevalence (1), abundance (2) of *Heligmosomum mixtum*, bank vole relative abundance (per 100 trap-nights) (3), *Heligmosomum mixtum* relative abundance (2 × 3) (4).

ленности *H. mixtum* в популяции рыжей полевки за многолетний период (рис. 5). Взаимосвязь  $\log X$  и  $\log S$  не носит видоспецифичного характера. Угол наклона уравнения регрессии может значительно меняться, при этом значения близкие к 2 (рис. 5) свидетельствуют о низкой смертности хозяина, обусловленной паразитом (Иешко, 1988). Наблюдаемые несущественные межгодовые колебания численности паразита и отсутствие значимой связи с численностью полевок также свидетельствуют о сбалансированности отношений в системе паразит—хозяин. Характер агрегированного распределения нематод в популяции рыжей полевки, моделируемого нега-

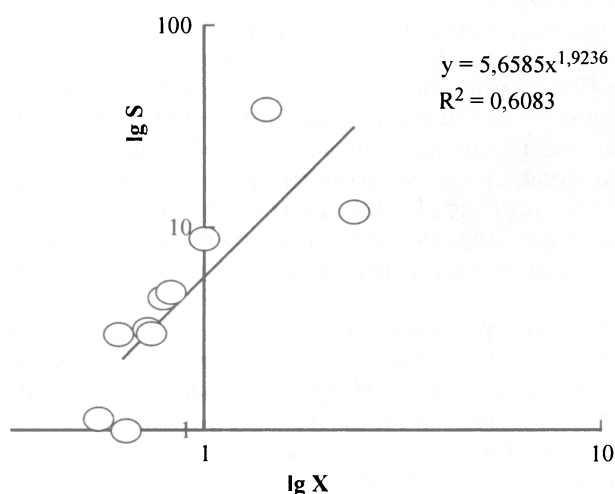


Рис. 5. Взаимосвязь средней и дисперсии численности *Heligmosomum mixtum* в популяции рыжей полевки за многолетний период.

Fig. 5. Relationship between *Heligmosomum mixtum* abundance variance and mean in the bank vole population over a long-term period.

тивно-биномиальным законом, может быть обусловлен высокой устойчивостью хозяев к заражению. Условия обитания, уровень численности и иммунный статус зверьков не способны обеспечить рост численности паразита и возникновения эпизоотии.

#### Список литературы

- Аниканова В. С. Кокцидии кроликов, норок и песцов клеточного разведения. Петрозаводск, 1994. 165 с.
- Бреев К. А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов // Методы паразитол. исслед. Л.: Наука, 1972. 70 с.
- Генов Т. Хелминты на насекомоядных бозайници и гризачите в България. София, 1984. 348 с.
- Грищенко А. Е. Особенности экологии рыжей полевки в Северо-Восточном Приладожье: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2002. 21 с.
- Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. 351 с.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Иешко Е. П., Голицина Н. Б. Анализ пространственной структуры популяции трематоды *Bunodera lucioregiae* из окуня *Perca fluviatilis* // Паразитология. 1984. Т. 18, вып. 3. С. 374–382.
- Карасева Е. В., Телицына А. Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: учеты численности и мечения. М.: Наука, 1996. 227 с.
- Леутская З. К. Роль стероидных гормонов во взаимоотношениях хозяина и гельминта // Тр. гельминтол. лаборатории. М.: Наука, 1988. Т. 36. С. 16–29.
- Лохмиллер Р. Л., Мошкин М. П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сибирский экологический журнал. 1999. № 1. С. 37–58.
- Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., 1953. 503 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы. М.: Наука, 1979. 272 с.
- Скрябин К. И., Шихобалова Н. П., Шульц Р. С. Основы нематологии. Т. 4: Диктиокаулиды, гелигмозоматиды и олуланиды животных. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 323 с.
- Bryant V. The life cycle of *Nematospiroides dubius*, Baylis, 1926 (Nematoda: Heligmosomidae) // Journ. Helminthol. 1973. Vol. 47, N 8. P. 263–268.
- Haukisalmi V. Frequency distributions of helminthes in microtine rodents in Finnish Lapland // Ann. Zool. Fennici. 1986. Vol. 23. P. 141–150.
- Haukisalmi V., Henttonen H., Vikman P. Variability of sex ration, mating, probability and egg production in an intestinal nematode in its fluctuating host population // Intern. Journ. Parasitol. 1996. Vol. 26. P. 755–764.
- Miklisova D., Stanko M. Negative binomial distribution as a model for fleas on small rodents // Biologia. 1997. Vol. 52. P. 647–652.
- Pennycuik L. Frequency distributions of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binominal distribution // Parasitology. 1971. Vol. 63. P. 389–406.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // Journ. Parasitol. 2000. Vol. 86. P. 228–232.

Институт биологии КарНЦ РАН,  
Петрозаводск

Поступила 24 XII 2004



PATTERNS OF HOST-PARASITE INTERACTIONS BETWEEN  
THE NEMATODE HELIGMOSOMUM MIXTUM (SCHULZ, 1952)  
AND THE BANK VOLE (CLETHRIONOMYS GLAREOLUS SCHREBER, 1780)

S. V. Bugmyrin, E. P. Ieshko, V. S. Anikanova, L. A. Bespyatova

*Key words:* *Heligmosomum mixtum*, small rodents, host age and sex, frequency distribution, seasonal, annual parasite abundance.

SUMMARY

Some aspects of the host-parasite interaction of the nematode *Heligmosomum mixtum* and the bank vole have been studied. The dependence of infestation on the host sex, age and weight, the seasonal and annual abundance dynamics are investigated. It has been found that the bank vole is the main host of *H. mixtum*; the distribution of *H. mixtum* abundances in the host population is described by a negative binomial distribution model. The greatest infestation is characteristic for mature bank voles; males are infected more heavily than females. Infestation with the nematode increases alongside with the host weight. Seasonal dynamics of the nematode abundance in a bank vole population appears as a curve with a maximum in January and a minimum in August; the infestation curve for 1-month-old animals captured from June through October has two peaks (in July and October), with a minimum in June. The number of parasites in the ecosystem over a long-term period changed synchronously with the host abundance. The synchronism in the host-parasite system dynamics is possible when the parasite has a short life span, and does not influence the host abundance.

---