

УДК 591.531.213:599.742.12

## ВЛИЯНИЕ ГЕЛЬМИНТОЗОВ НА ДЕМОГРАФИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА (НА ПРИМЕРЕ ОБЫКНОВЕННОЙ ЛИСИЦЫ)

© 2012 г. Н. С. Корьгин

Институт экологии растений и животных УрО РАН,

620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: nikkor@olympus.ru

Поступила в редакцию 10.10.2011 г.

Изучены экстенсивность и интенсивность заражения разных структурных групп популяции обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) плоскими (Cestoda) и круглыми (Nematoda) гельминтами желудочно-кишечного тракта. Показаны принципиальные различия инвазии круглыми гельминтами самцов и самок по мере увеличения возраста. Заражение круглыми гельминтами приводит к слабому снижению доли участвующих в размножении самок и уменьшению среднего числа пятен беременности, незначительному уменьшению удельной выживаемости животных. Инвазия плоскими гельминтами и одновременное заражение обоими типами приводит к существенному снижению плодовитости и выживаемости лисиц, в результате может происходить достаточно сильное ограничение численности хозяина.

Взаимоотношения в системе “паразит–хозяин” весьма сложны. Сложность определяется одновременным заражением хозяина разными по патогенности видами паразитов, наличием промежуточных хозяев и сверхпаразитов, численность которых может зависеть от факторов, не оказывающих влияния на основного хозяина или паразита; одновременным, но разным по степени воздействием среды обитания как на хозяина, так и на паразита или отдельные стадии его развития. Различается характер влияния разных видов паразитов: от незначительного снижения жизнеспособности до смерти хозяина. В целом паразиту “выгодно” длительное существование в теле хозяина без нанесения серьезного ущерба его здоровью. Поэтому на популяционном уровне паразиты, казалось бы, не должны нести какую-то существенную регуляторную функцию численности хозяина. Однако известные факты говорят о другом. Заражение паразитами может снижать как рождаемость, так и выживаемость в популяции хозяина (Наумов, 1963; Vogan, 1969; Рыковский, 1970; Шиляева, 1970; Монахов, 1983; Potts *et al.*, 1984; Туманов, 2003), соответственно, паразиты могут играть роль фактора снижения численности хозяина.

Среди хищных млекопитающих, обитающих на территории России, лисица обладает едва ли не самым разнообразным паразитоценозом. Одних эндопаразитов у лисицы обнаружено более 20 видов, а у разводимых в неволе — до 60 (Гептнер и др., 1967).

Популяции лисицы, так же, как и других видов хищных млекопитающих, как правило, заражены сразу несколькими видами паразитов, что весьма

усложняет задачу оценки влияния конкретного вида паразита на популяционные параметры хозяина. Число видов паразитов, экстенсивность и интенсивность заражения в разных местностях могут различаться очень существенно. Число видов эндопаразитов увеличивается с севера на юг (Слудский и др., 1981; Шималов В.В., Шималов В.Т., 1999; Буслаев и др., 2002; Туманов, 2003). В зоне тундры и северной тайги оно колеблется в пределах 7–14 видов, а в степной зоне, по последним данным (Итин, Кравченко, 2010), может достигать 29 видов. Число паразитирующих в желудочно-кишечном тракте видов цестод, как правило, ниже числа паразитирующих нематод.

Число видов паразитов у одной особи хозяина возрастает по мере увеличения возраста (Догель, 1947), т.е. можно полагать, что заражение происходит случайно, и вероятность заражения пропорциональна возрасту хозяина. Соответственно, можно предположить, что как интенсивность заражения, так и экстенсивность должны расти по мере увеличения возраста животных.

Цель работы — описание зараженности разных возрастных и половых групп популяции обыкновенной лисицы (*Vulpes vulpes* L.) некоторыми паразитами желудочно-кишечного тракта, оценка воздействия круглых (Nematodes) и плоских (Cestodes) гельминтов на такие популяционные параметры хозяина, как плодовитость и выживаемость, оценка основных показателей инвазии при разном уровне плотности населения лисицы.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В анализе использованы предоставленные нам сведения о 1400 тушках лисицы, собранных С.А. Кориным и Н.Н. Соломиным за 20 сезонов в южно-таежной зоне (Кировская обл.) с 1966 г. по 1985 г., у которых был определен пол, точный возраст, вес, число плацентарных пятен, упитанность, присутствие плоских и круглых гельминтов и число круглых гельминтов в желудочно-кишечном тракте.

Возраст животных был определен по регистрирующим структурам в цементе клыка (Клевезаль, Клейненберг, 1967). Упитанность определяли двумя способами: при помощи визуальной оценки общей упитанности в баллах по пятибалльной шкале и путем взвешивания веса жира вокруг почки. Оценка популяционных параметров проделана с использованием стандартных демографических методов (Seber, 1973; Коли, 1979; Рикер, 1979). Расчет удельной выживаемости производили по фактическому соотношению животных в возрастных группах, зараженных одним типом гельминтов. При этом использовали приемы когортного анализа.

Численность популяции определена с помощью метода суммирующих таблиц Смирнова (1964, 1967). В смысловом отношении этот метод сходен с методом виртуальной популяции (Fry, 1949). Численность рассчитана для первых 9 сезонов сбора материала.

Определение систематической принадлежности гельминтов было проделано с точностью до класса (Cestoda, Platyhelminthes) или типа (Nematoda). Задачи точного определения видовой принадлежности паразитов перед нами не стояло. В первую очередь интересовало токсическое воздействие паразита на хозяина, вернее на его демографические параметры, а оно среди паразитов желудочно-кишечного тракта в основном различается именно на уровне крупных таксонов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

*Экстенсивность заражения (индекс встречаемости).* Средняя суммарная экстенсивность заражения лисицы плоскими и круглыми гельминтами в желудочно-кишечном тракте составила 62.2% (табл. 1). Зараженность круглыми гельминтами значительно выше, чем плоскими. Только круглыми гельминтами заражено 38.1% всех лисиц, круглыми и плоскими – 16.2% животных. Соответственно, общая зараженность круглыми гельминтами составляет 54.3%. Плоскими гельминтами заражено 7.9% популяции, в сочетании с круглыми – 16.2%. Общая зараженность плоскими гельминтами составляет 24.1% (табл. 1).

Экстенсивность заражения самцов по большинству комбинаций выше таковой самок (табл. 2).

**Таблица 1.** Экстенсивность заражения популяции лисицы разными комбинациями видов гельминтов желудочно-кишечного тракта

Комбинация инвазии	Обозначение комбинации инвазии	Экстенсивность (индекс встречаемости)
Только плоскими гельминтами	1	0.079
Только круглыми гельминтами	2	0.381
Вместе плоскими и круглыми	3	0.162
Все плоские	3 + 1	0.241*
Все круглые	3 + 2	0.543**
Все зараженные	1 + 2 + 3	0.622***
Здоровые		0.378

Примечание. Сумма значений экстенсивности в строках: \*1 и 3, \*\*2 и 3, \*\*\*1, 2 и 3.

**Таблица 2.** Экстенсивность (индекс встречаемости) заражения самцов и самок лисиц

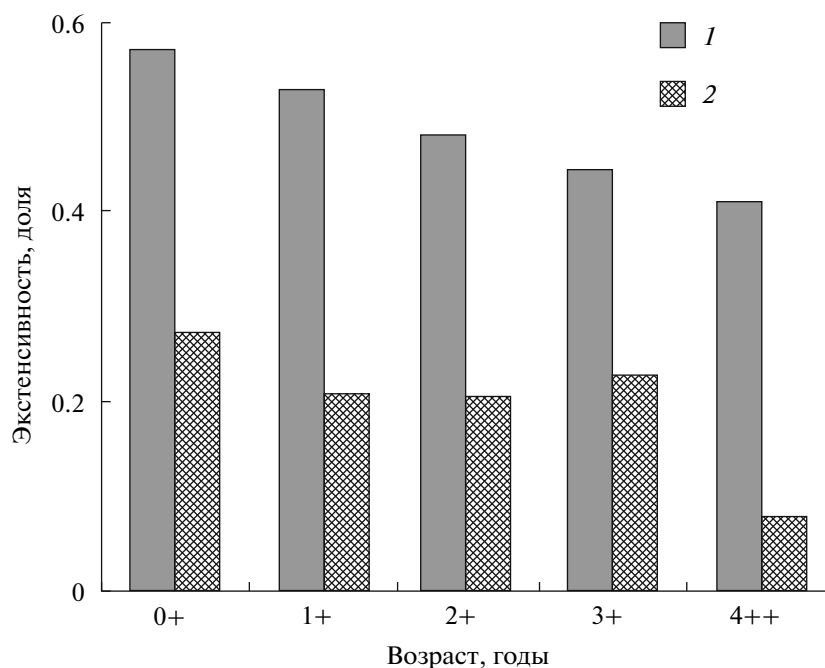
Комбинация	Самцы		Самки	
	Доля	<i>n</i>	Доля	<i>n</i>
Плоские гельминты (1)	0.075	59	0.084	50
Круглые гельминты (2)	0.411	322	0.341	202
Плоские и круглые (3)	0.199	156	0.113	67
Все плоские (3 + 1)	0.274	215	0.197	117
Все круглые (3 + 2)	0.61	478	0.454	269
Все зараженные (1 + 2 + 3)	0.685*	537	0.538	319

\*Различия в доле зараженных между самцами и самками, согласно критерию  $\chi^2$ , значимы на уровне  $p < 0.0001$ .

Индекс встречаемости во всей популяции в целом снижается по мере увеличения возраста животных (рис. 1).

В случае инвазии круглыми гельминтами мы наблюдаем отчетливый тренд снижения доли зараженных животных по мере увеличения возраста. В случае с плоскими гельминтами тренд выражен не столь ярко, тем не менее, доля инвазированных среди сеголетков (27%) существенно выше, чем среди взрослых возраста 4++ (7%). Снижение экстенсивности инвазии круглыми гельминтами происходит только за счет снижения доли зараженных среди самок, которая изменяется от 49.9% в возрасте 0+ до 25.7% в возрасте 4++. Экстенсивность заражения круглыми гельминтами самцов с возрастом практически не меняется, оставаясь на среднем уровне в 61%.

*Интенсивность заражения (индекс обилия).* Интенсивность заражения круглыми гельминта-



**Рис. 1.** Экстенсивность заражения лисиц разного возраста: 1 – круглыми гельминтами (комбинация 3 + 2), 2 – плоскими гельминтами (комбинация 3 + 1).

ми в среднем у самцов также несколько выше, чем у самок. В четырех из пяти рассмотренных возрастных интервалов интенсивность заражения круглыми гельминтами у самцов была выше, чем у самок (табл. 3).

По мере увеличения возраста животных интенсивность инвазии самцов достоверно возрастает. В то время как у самок мы наблюдаем обратный процесс – интенсивность заражения с возрастом снижается (табл. 3).

Таким образом, общая картина инвазии круглыми гельминтами имеет принципиальные отличия у полов. У самцов экстенсивность заражения с возрастом остается на постоянном уровне, а интенсивность заражения по мере увеличения воз-

раста растет, что не противоречит или почти не противоречит выбранной нами нуль-гипотезе о случайном процессе инвазирования. У самок оба показателя с возрастом снижаются, что говорит о том, что в процесс вмешивается другой или другие факторы.

**Упитанность больных и здоровых животных.** Заражение круглыми гельминтами практически не сказывается на упитанности животных. Различия в упитанности не достигают 95%-ного уровня значимости при определении обоими способами. Существенные различия в упитанности животных обнаружены между здоровыми и зараженными плоскими гельминтами (комбинация 1; обозначения комбинаций см. табл. 1) как по визуальной оценке упитанности ( $p < 0.05$ ), так и по весу жира вокруг почки ( $p < 0.01$ ).

**Плодовитость.** Изменения среднего числа плацентарных пятен показаны в табл. 4. Среднее число плацентарных пятен у здоровых животных равно 5.71. Разница средних значений между здоровыми и зараженными круглыми гельминтами лисицами недостоверна. Значимые различия в среднем числе плацентарных пятен обнаружены между здоровыми и зараженными в комбинациях 1 (плоские гельминты) и 3 (плоские и круглые). Наиболее существенное снижение плодовитости характерно для случая, когда самки одновременно заражены и плоскими, и круглыми гельминтами (табл. 4).

Изменение доли неразмножающихся животных происходит аналогично изменению среднего

**Таблица 3.** Интенсивность (индекс обилия) заражения круглыми гельминтами самцов и самок лисиц

Возраст	Самцы		Самки	
	среднее	ошибка	среднее	ошибка
0+	7.98**	0.44	6.25	0.42
1+	7.94	1.04	8.82	0.9
2+	10	2.9	6.89	1.13
3+	10*	1.84	5.67	0.63
4++	12.43**	2.29	3.44	0.63
В среднем	8.27**	0.41	6.77	0.35

Примечание. Различия между самцами и самками значимы по  $t$ -критерию Стьюдента на уровне: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ .

числа плацентарных пятен (табл. 5). Самая большая доля яловых отмечена при заражении в комбинации 3, т.е. при одновременной инвазии круглыми и плоскими гельминтами. Доля неразмножающихся у этих животных вдвое выше, чем у здоровых особей.

Если заражение комбинацией 2 (круглыми гельминтами) никак не влияет на среднее число плацентарных пятен, то доля неразмножающихся в этом случае все-таки выше, чем у здоровых животных (табл. 5).

**Выживаемость.** Удельная выживаемость групп животных, зараженных в разных комбинациях, ниже удельной выживаемости здоровых лисиц. Выживаемость животных, зараженных только круглыми гельминтами, незначительно меньше, чем здоровых животных (табл. 6). Удельная выживаемость животных, зараженных плоскими гельминтами в различных комбинациях, оказалась существенно ниже, чем здоровых лисиц. Среди зараженных плоскими гельминтами до возраста трех лет и старше доживает не более 5–6% лисиц.

**Гельминтозы и численность популяции.** Прямое сравнение колебаний численности и зараженности популяции лисицы гельминтами показало связь только с интенсивностью заражения круглыми гельминтами (рис. 2). Интенсивность заражения находится в прямой зависимости от численности популяции ( $r = 0.82$ ;  $p < 0.01$ ). Экстенсивность инвазии круглыми гельминтами колеблется независимо от численности популяции на среднем уровне в 41%.

Связь численности лисицы с экстенсивностью заражения плоскими гельминтами оказалась незначимой, но тенденция изменений носит обратно пропорциональный характер (рис. 3), при высокой численности хозяина доля инвазированных лисиц невысока, а по мере снижения численности она возрастает.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Увеличение экстенсивности и интенсивности инвазии по мере увеличения возраста животных можно считать явлением закономерным в случае отсутствия дополнительных искажающих процессов. В нашем случае мы наблюдаем рост интенсивности инвазии с возрастом у самцов лисиц при заражении круглыми гельминтами и относительно стабильное состояние экстенсивности при заражении этим же типом гельминтов. У самок наблюдается снижение как интенсивности, так и экстенсивности инвазии в старших возрастных классах. Экстенсивность инвазии плоскими гельминтами у обоих полов с возрастом снижается, т.е. можно полагать, что тривиальный процесс случайного заражения без воздействия каких-то дополнительных факторов мы наблюдаем только

**Таблица 4.** Среднее число плацентарных пятен у лисиц, зараженных разными комбинациями видов гельминтов

Комбинация	Среднее	Ошибка
Заражение только плоскими гельминтами (1)	5.09*	0.21
Заражение только круглыми гельминтами (2)	5.9	0.35
Заражение одновременно плоскими и круглыми гельминтами (3)	4.83*	0.58
Все зараженные самки (1 + 2 + 3)	5.59	0.27
Здоровые	5.71	0.21

\* Различия между здоровыми и больными животными значимы по  $t$ -критерию на уровне  $p < 0.05$ .

**Таблица 5.** Доля неразмножающихся самок лисиц, зараженных разными комбинациями видов гельминтов

Комбинация	Среднее	$n$
Заражение только плоскими гельминтами (1)	0.46	13
Заражение только круглыми гельминтами (2)	0.4	63
Заражение одновременно плоскими и круглыми гельминтами (3)	0.5	20
Все зараженные самки (1 + 2 + 3)	0.4	102
Здоровые	0.24	136

**Таблица 6.** Удельная выживаемость лисиц при заражении разными комбинациями видов гельминтов

Комбинация	Удельная выживаемость, $p$
Плоские гельминты (1)	0.33
Круглые гельминты (2)	0.451
Плоские и круглые (3)	0.354
Все плоские (3 + 1)	0.335
Все круглые (3 + 2)	0.425
Все зараженные (1 + 2 + 3)	0.416
Здоровые	0.512

у самцов в случае инвазии нематодами. На характер протекания инвазии у самок воздействуют какие-то дополнительные процессы. При заражении плоскими гельминтами оба пола испытывают воздействие факторов, снижающих уровень инвазии в старших возрастных классах.

Отметим, что у других видов хищных млекопитающих, в частности у кунных, при заражении нематодами, паразитирующими в других органах (филяриоз и скрябингилез), связанные с полом экстенсивность и интенсивность инвазии изменяются разнонаправлено (Туманов, 2003). Так, в случае заражения филяриозом у самцов шести

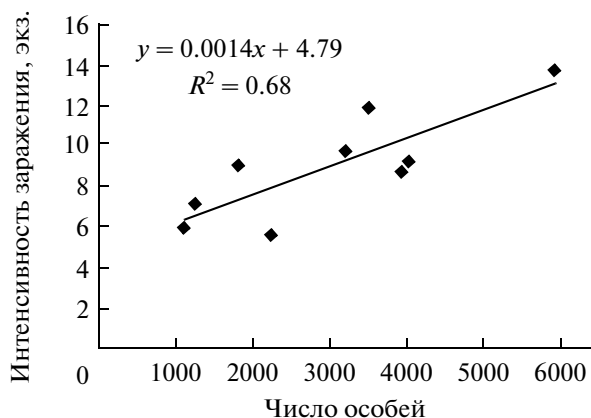


Рис. 2. Зависимость интенсивности заражения лисицы круглыми гельминтами от численности популяции.

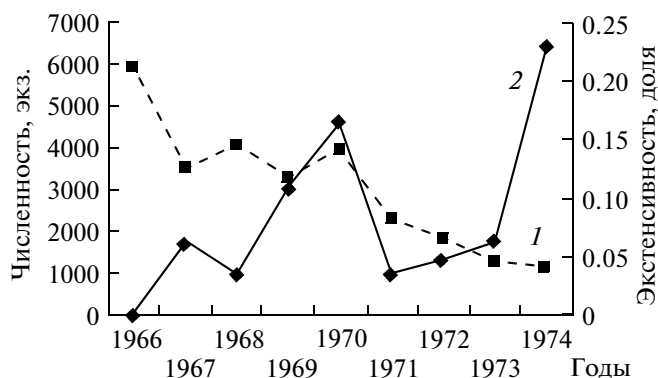


Рис. 3. Изменение численности лисиц (1) и экстенсивности их заражения плоскими гельминтами (2).

проанализированных Тумановым (2003) видов как экстенсивность, так и интенсивность с возрастом, как правило, снижаются, а у самок во многих случаях растут. При заражении скрябингилезом показатели инвазированности достаточно часто растут с возрастом как у самцов, так и у самок. Экстенсивность инвазии филяроидозом у соболя выше у самцов, а по мере увеличения возраста она понижается у обоих полов (Монахов, 1983).

Рассмотрим, каковы могут быть причины снижения показателей инвазии в старших возрастных классах. Скорее всего, их только две: способность хозяев освобождаться от паразитов и повышенная смертность инвазированных животных.

Оба процесса могут происходить как отдельно, так и одновременно. Последнее более вероятно, поэтому выявить степень воздействия того или иного фактора весьма затруднительно. Можно предположить, что освобождение от прикрепленных к стенке кишечника нематод более вероятно, чем освобождение от цестод. В случае если

освобождение от любых форм гельминтов достаточно обычное явление, этот процесс может исказить полученные нами оценки выживаемости.

Однако оценка совокупного воздействия гельминтов на проанализированные признаки и параметры позволяет утверждать, что снижение показателей инвазии в возрастных классах при заражении плоскими гельминтами происходит преимущественно в результате повышенной смертности инвазированных животных. Сопоставление показателей упитанности и параметров плодовитости показало, что наиболее сильно они снижаются у животных, зараженных плоскими или комбинацией плоских и круглых гельминтов. Так, среднее число плацентарных пятен убывает в ряду комбинаций 2, 1, 3 (табл. 4). Доля участвующих в размножении убывает также в ряду 2, 1, 3 (табл. 5). Визуальная оценка упитанности, как и жир вокруг почки убывают в аналогичном ряду 2, 1, 3, т.е. минимальное снижение (по сравнению со здоровыми) двух параметров плодовитости и двух показателей упитанности свойственно животным, зараженным только круглыми гельминтами, максимальное — при одновременном заражении обоими типами гельминтов. По аналогии можно полагать, что полученная нами максимальная оценка смертности лисиц при заражении плоскими гельминтами отражает именно уровень смертности, а не является результатом каких-то других процессов.

Таким образом, воздействие гельминтозов, вызываемых разными типами гельминтов, на популяцию обыкновенной лисицы существенно различается. Зараженность нематодами снижает долю участвующих в размножении самок и несколько снижает удельную выживаемость животных. Общее токсическое воздействие на хозяина можно охарактеризовать как слабое. Соответственно, и роль круглых гельминтов в популяционной динамике хозяина невелика. Вероятно, лисицы (самки в большей степени, чем самцы) способны освобождаться от инвазии нематодами, что может происходить при голодании или поедании глистогонных растений. Интенсивность инвазии нематодами находится в прямой зависимости от численности популяции лисицы, т.е. не оказывает сколько-нибудь существенного воздействия на популяцию хозяина. Аналогичный результат получен Тумановым (2003) при сравнении параметров инвазии скрябингилюсами и филяроидесами с изменениями численности у шести видов кунных — норок европейской и американской, горноста, ласки, куницы и лесного хоря.

Инвазия цестодами снижает среднее число эмбрионов (плацентарных пятен), существенно снижает долю размножающихся животных и очень сильно — удельную выживаемость больных животных. Общую токсичность можно охарактере-

ризовать как сильную. Высокий уровень смертности является причиной относительно слабого распространения этого заболевания в популяциях лисицы. Экстенсивность инвазии находится в обратной зависимости от численности хозяина, т.е. инвазия цестодами способна ограничивать численность популяции лисицы. Иными словами, инвазия плоскими гельминтами может выполнять роль биогенного регулятора численности хозяина. Численность лисицы высока при незначительном распространении инвазии в популяции хозяина и снижается по мере увеличения доли зараженных животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буслаев С.В., Антонов М.К., Абалихин Б.Г. и др. Гельминтофауна некоторых кунных и собачьих в Ивановской области // Матер. междунар. науч.-практ. конф. "Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства". Киров, 2002. С. 546–547.
- Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. Млекопитающие Советского Союза. Т. 2. // Морские коты и хищные. М.: Высш. шк., 1967. 1003 с.
- Догель В.А. Курс общей паразитологии. Л.: Учпедгиз, 1947. 372 с.
- Итин Г.С., Кравченко В.М. Эколого-фаунистическая характеристика гельминтов лисицы обыкновенной на территории Краснодарского края // Ветеринария Кубани. 2010. № 3. С. 17–19.
- Клевезаль Г.А., Клейнберг С.Е. Определение возраста млекопитающих по слоистым структурам зубов и кости. М.: Наука, 1967. 144 с.
- Коли Г. Анализ популяций позвоночных. М.: Мир, 1979. 362 с.
- Монахов В.Г. Заболеваемость филяроидозом соболей разного пола и возраста // Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1983. Т. 88. Вып. 4. С. 67–69.
- Наумов Н.П. Экология животных. М.: Высш. шк., 1963. 618 с.
- Рикер У.Е. Методы оценки и интерпретация биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 1979. 407 с.
- Рыковский А.С. К вопросу о месте и роли гельминтов в динамике биоценозов // Тр. IX междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 592–597.
- Слудский А.А., Бадашшин Б.И., Бекенов А. и др. Млекопитающие Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1981. Т. 3. Ч. 1. 240 с.
- Смирнов В.С. Методы учета численности млекопитающих. Свердловск: Средне-Уральское кн. изд-во, 1964. 88 с.
- Смирнов В.С. Анализ динамики численности песца на Ямале и пути интенсификации его промысла // Проблемы Севера. Вып. 11. М.: Наука, 1967. С. 70–90.
- Туманов И.Л. Биологические особенности хищных млекопитающих России. СПб.: Наука, 2003. 448 с.
- Шиляева Л.М. Гельминты как фактор динамики численности песца Европейского Севера // Тр. IX междунар. конгр. биологов-охотоведов. М., 1970. С. 616–620.
- Шималов В.В., Шималов В.Т. Хищные млекопитающие семейства Canidae и Mustelidae (Mammalia, Carnivora) Белорусского Полесья – хозяева гельминтов, паразитирующих у человека // Вестн. Брэсц. ун-та. 1999. № 2. С. 77–80.
- Boray J.C. Experimental fascioliasis in Australia // Adv. Parasitol. 1969. V. 7. P. 95–210.
- Fry F.E.J. Statistics of a lake trout fishery // Biometrics. 1949. № 5. P. 27–67.
- Potts G.R., Tapper S.C., Hudson P.J. Population fluctuations in red grouse: Analysis of bag records and a simulation model // J. An. Ecol. 1984. V. 53. P. 21–36.
- Seber G.A. The estimation of animal abundance and related parameters. L.: Griffin, 1973. 506 p.

## Influence of Helminthiases on the Demographic Parameters of a Host Population (Example of the Common Fox)

N. S. Korytin

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences,  
ul. 8 Marta 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

*e-mail: nikkor@olympus.ru*

Received October 10, 2011

The extensity and intensity of infection of different structural groups of the common fox (*Vulpes vulpes* L.) population by flat (Cestoda) and round (Nematoda) helminthes of the gastrointestinal tract were studied. Fundamental differences in invasion of males and females by round helminthes with an increase in age were demonstrated. Infection by round helminthes results in a weak decrease in the portion of females that participate in reproduction and in a decrease in the average amount of pregnancy spots, as well as in a small decrease in the specific survival rate of animals. Invasion by flat helminthes and simultaneous infection by both types results in a considerable decrease in the fox fertility and survival rate; as a result, quite strong limitation of the amount of hosts can occur.