

## ВЗАИМОСВЯЗЬ АЛЛОЗИМНОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ ТРЕХ ВИДОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ (*MYODES RUTILUS*, *MYODES GLAREOLUS*, *SOREX ARANEUS*) С ЗАРАЖЕННОСТЬЮ ГЕЛЬМИНТАМИ

О.Н. Жигилева

ГОУ ВПО Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия, e-mail: zhigileva@mail.ru

Изучено соответствие между генетической изменчивостью полевков (*Myodes rutilus*, *M. glareolus*), бурозубок (*Sorex araneus*) и параметрами зараженности их популяций гельминтами. Средняя гетерозиготность популяций мелких млекопитающих положительно коррелирует со степенью их зараженности гельминтами и отрицательно – с показателем видового разнообразия паразитов. Обсуждаются возможные механизмы взаимосвязи паразитологических и генетических параметров популяций.

**Ключевые слова:** млекопитающие, *Myodes*, *Sorex*, гельминты, гетерозиготность, аллозимные локусы, система «паразит–хозяин».

### Введение

О наличии популяционно-генетических механизмов саморегуляции паразитарных систем пишут многие авторы, но есть лишь небольшое количество работ, описывающих эти механизмы в конкретных ассоциациях «паразит–хозяин» (Контримавичус, 1982; Евланов, Колокольникова, 1990; Евланов и др., 1992; Goater, Holmes, 1994; Hufbauer, Via, 1998; Бахвалов и др., 2005). Паразитарные заболевания являются фактором естественного отбора, способным влиять на генетическую структуру популяции хозяина (Hudson, Greenman, 1998; Carius *et al.*, 2001). Это влияние осуществляется при условии наличия генотипической изменчивости хозяев, связанной с устойчивостью к паразитам (Goater, Holmes, 1994). Кроме того, регулирующее влияние паразитов зависит от плотности популяции хозяина и усиливается в стрессовых для хозяина условиях (Грант, 1991; Kristan, Hammond, 2000). Нередко наблюдаются дифференциальная восприимчивость хозяев с разными генотипами к заражению паразитами и генетически обусловленные различия в вирулентности паразитов, причем эта неоднородность в популяциях паразитов и хозяев носит согласованный харак-

тер (Андронов и др., 1999; Сафьянова, 2001; Иешко и др., 2003; Симчук, 2008). По мнению ряда авторов (Little, Ebert, 1999), обнаруженные связи между зараженностью и генотипом хозяев могут быть следствием генетической изменчивости на устойчивость животных к паразитам или различий пространственного распределения генотипов хозяев и степеней зараженности. Изменения частот генов и генотипов, происходящие в популяции хозяина под действием паразитов, позволяют последнему регулировать паразитарную нагрузку (Беляков и др., 1987; Астафьев, Петров, 1992).

Данная работа посвящена анализу взаимосвязи между паразитологическими и генетическими показателями популяций мелких млекопитающих.

### Материалы и методы

Материалом для работы послужили три наиболее массовых на юге Западной Сибири вида мелких млекопитающих: красная полевка *Myodes rutilus* Pallas, 1779 (439 особей), рыжая полевка *M. glareolus* Schreber, 1780 (129 особей), обыкновенная бурозубка *Sorex araneus* L., 1758 (372 особи). Животные были отловлены в пе-

риод 1997–2007 гг. в 9 географических пунктах Тюменской области (рис. 1). Данные о выборках представлены в табл. 1. Отлов млекопитающих производился ловчими канавками, живоловушками и капканами Геро. Гельминтологические исследования проводили стандартным методом (Ивашкин и др., 1971), определение гельминтов – по определителям (Определитель гельминтов..., 1978; 1979; Генов, 1984). Рассчитывали показатели зараженности: экстенсивность инвазии (ЭИ) – процент зараженных особей от числа обследованных, интенсивность инвазии (ИИ) – среднее число гельминтов на одну зараженную особь хозяина, индекс обилия (ИО) – среднее число гельминтов на одну исследованную особь хозяина, индекс видового разнообразия микросообществ паразитов Шеннона-Винера (H) (Пугачев, 2000).

Для оценки генетической изменчивости применяли метод вертикального электрофореза белков в 7,5 %-м полиакриламидном геле (Маурер, 1971). Гистохимическое выявление ферментов, миогенов и белков крови проводили по стандартной методике (Корочкин и др., 1977). Всего изучено 10 белковых систем мышц и крови (табл. 2). Рассчитывали частоты аллелей и генотипов, долю полиморфных локусов ( $P_{95\%}$ ), фактическую и ожидаемую среднюю гетерозиготность на локус ( $He_{ф(ож)}$ ) по программе PopGen32 (Yeh *et al.*, 1999).

Для оценки взаимосвязи паразитологических и генетических показателей популяций хозяев использовали коэффициент корреляции ( $r$ ), критерии Стьюдента ( $t_d$ ) и Фишера (F) (Лаккин, 1990). Статистическую обработку данных проводили с использованием пакета программ STATISTICA 6.0.

## Результаты

Для анализа взаимосвязи генетических и паразитологических параметров популяций использовали данные по изменчивости белковых локусов в 15 выборках красной и 7 выборках рыжей полевок, а также данные по суммарной зараженности полевок всеми видами гельминтов. Всего у лесных полевок нами отмечено паразитирование 9 видов гельминтов, из них постоянно и повсеместно встречаются цестоды *Arostrilepis horrida*, *Catenotaenia*

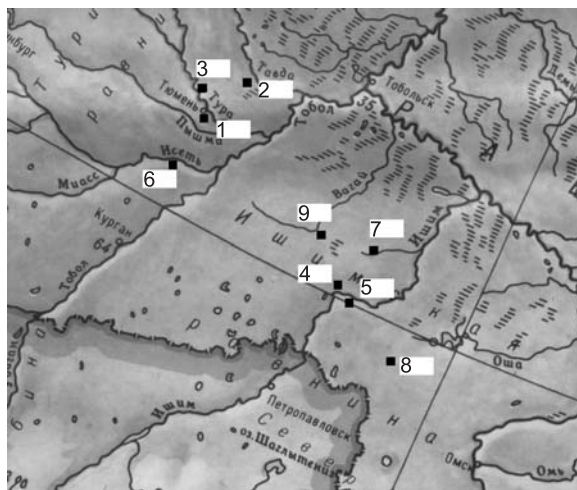


Рис. 1. Места отлова млекопитающих.

1 – г. Тюмень, 2 – окрестности оз. Кучак Нижнетавдинского района, 3 – д. Решетниково Тюменского района, 4 – г. Ишим, 5 – Ишимский район, 6 – с. Рафайлово Исетского района, 7 – д. Синицыно Ишимского района, 8 – с. Сладково Сладковского района, 9 – с. Журавли Омутинского района юга Тюменской области.

Таблица 1  
Характеристика выборок

Пункт	Год	Объем выборки		
		Красная полевка	Рыжая полевка	Бурозубка
Кучак	1997	28	34	–
	2001	8	7	39
	2002	10	15	46
	2004	51	23	–
	2005	24	–	–
	2006	50	–	–
	2007	27	24	39
Решетниково	2002	–	–	13
Тюмень	2001	28	18	6
Ишим	1999	30	–	24
	2001	–	–	38
	2002	21	–	38
Ишимский р-н	2002	–	–	22
Синицыно	1999	69	–	41
Журавли	1999	44	–	66
Сладково	2002	4	–	–
Рафайлово	2004	5	8	–
	2005	40	–	–

Таблица 2

## Исследованные белковые системы лесных полевков и бурозубок

Белковая система	Локус	Количество и характеристика* локусов		
		Красная полевка	Рыжая полевка	Обыкновенная бурозубка
Малатдегидрогеназа (1.1.1.40)	<i>Mdh-1,2</i>	П (2), М	2 М	2 М
Лактатдегидрогеназа (1.1.1.27)	<i>Ldh-1,2</i>	2 М, П (3)	2 М	2 М
Супероксиддисмутаза (1.15.1.1)	<i>Sod-1,2</i>	П (2), М	П (2)	1 М
Изоцитратдегидрогеназа (1.1.1.42)	<i>Idh-1</i>	М	–	–
Аспаргатаминотрансфераза (2.6.1.1)	<i>Aat-1,2</i>	П (2), М	П (2), М	П (2)
Неспецифические эстеразы (3.1.1.n)	<i>Est-1-5</i>	5 П (2)	5 П (2)	2 П (3), М
Миогены	<i>My-1-6</i>	4 М, 2 П (2)	4 М, 2 П (2)	3 П (2), 4 М
Посттрансферрин	<i>Ptf</i>	М	М	–
Трансферрин	<i>Tf</i>	П (3)	П (4)	–
Гемоглобин	<i>Hb</i>	М	М	М
Количество исследованных локусов		23	21	17

Примечание. \* П – полиморфный локус; М – мономорфный; в скобках – число аллелей.

*crictorum*, *Paranoplocephala omphalodes*, нематоды *Heligmosomum mixtum* и *Heligmosomoides laevis*, находки других видов (нематод *Syphacia obvelata*, трематод *Plagiorchis eutamiatis*, скребней *Moniliformis clarki*, цестод *Taenia mustelae*) – единичны. При совместном обитании красной и рыжей полевков видовой состав гельминтов и показатели зараженности ими одинаковы (Жигилева и др., 2008). Индексы видового разнообразия микросообществ паразитов варьируют в разных выборках полевков от 0,02 до 1,28 и составляют в среднем 0,29.

Красная и рыжая полевки имеют сходные показатели белкового полиморфизма. Доля полиморфных локусов составляет 0,439 и 0,411, средняя гетерозиготность ( $H_e$ ) – 0,121 и 0,132 у красной и рыжей полевков соответственно.

При расчете коэффициентов корреляции между показателями инвазированности, видового разнообразия паразитов и показателями генетической изменчивости 22 выборки лесных полевков обнаружено, что показатели зараженности положительно коррелируют с теоретически ожидаемой гетерозиготностью и полиморфностью, а показатель разнообразия сообществ паразитов отрицательно коррелирует с фактически наблюдаемой гетерозиготностью (табл. 3). Фактическая гетерозиготность не связана с величиной паразитарной нагрузки, а из показателей инвазии

достоверным оказался показатель корреляции для индекса обилия. То есть чем выше уровень изменчивости популяций лесных полевков, тем больше их зараженность гельминтами, но ниже разнообразие паразитов.

Такая же закономерность была обнаружена нами ранее при изучении популяций обыкновенной бурозубки, у которой установлена сильная достоверная отрицательная корреляция между уровнем гетерозиготности популяции и видовым разнообразием гельминтоценозов ( $r = -0,89$ ,

Таблица 3

Коэффициент корреляции ( $r$ ) между паразитологическими и генетическими параметрами популяций лесных полевков

Паразитологические показатели	Генетические показатели		
	P	$H_e$	$H_{ож}$
Экстенсивность инвазии	+0,24	+0,06	+0,14
Интенсивность инвазии	+0,13	+0,13	+0,30
Индекс обилия	+0,37	+0,20	+0,45*
Индекс видового разнообразия гельминтов	-0,20	-0,29	-0,21

Примечание. \* Статистически достоверно ( $P < 0,05$ ).

$P < 0,01$ ) (Жигилева, 2003; Жигилева и др., 2006). Тенденция к увеличению индексов видовой разнообразия сообществ гельминтов с уменьшением степени генетической изменчивости популяций наблюдается и на видовом уровне – при сравнении разных видов мелких млекопитающих (Жигилева и др., 2006). Уменьшение вероятности заражения паразитами с ростом гетерозиготности хозяина обнаружено в ряде других систем «паразит–хозяин»: трематоды–моллюски (Puurtinen *et al.*, 2004), нематоды–грызуны (Meagher, 1999). Взаимосвязь между гетерозиготностью, в том числе по некодирующим генетическим маркерам, таким, как микросателлитные локусы, и приспособленностью, к которой, несомненно, относится и устойчивость к паразитарной инвазии, некоторыми авторами объясняется неравновесием по сцеплению (Hansson *et al.*, 2004). Не исключено, что некоторые аллели белковых локусов могут иметь адаптивное значение в приспособлении к инвазии или маркировать устойчивые к паразитарной инвазии генотипы.

В связи с этим нами проанализирована дифференциальная зараженность гельминтами бурозубок с разными генотипами белковых локусов. Для изучения связи с паразитизмом выбраны полиморфные системы неспецифических эстераз (локусы *Est-1*, *Est-2* и *Est-3*) и аспартаминотрансфераз (*Aat-1*). Выбор ферментов обусловлен их участием в стрессовых реакциях животных и детоксикации паразитарных метаболитов (Серебров и др., 2001; Воронцова и др., 2006). Неодинаковые показатели зараженности паразитами обладателей разных генотипов по локусам *Est-1* и *Aat-1* были установлены лишь в 4 из 7 исследованных выборок бурозубок и в 3 из 8 выборок красных полевок. В разных выборках животных менее инвазированными были особи с разными генотипами. При объединении выборок бурозубок достоверно более зараженными оказались носители гетерозиготного генотипа по локусу *Est-1* ( $F = 10,8$ ,  $P < 0,001$ ;  $t_d = 2,12$ ,  $P < 0,05$ ). Возможно, гетерозиготы обладают способностью выдерживать повышенную паразитарную нагрузку. Или гетерозиготные генотипы маркируют определенные внутрипопуляционные группировки бурозубок, имеющие повышенную зараженность. По объединенным данным для красных полевок количество гельминтов достоверно не зависело от

индивидуальной гетерозиготности и генотипа хозяина ни по одному из локусов.

### Обсуждение

Индивидуальная гетерозиготность может служить интегральной характеристикой генотипа. В большинстве случаев такие признаки, как плодовитость, жизнеспособность, скорость роста, устойчивость к заболеваниям и другие, входящие в понятие общей приспособленности и скоррелированные между собой, зависят от генотипа в целом и в частности – от уровня гетерозиготности. На преимущества гетерозигот указывает повышение среднего уровня гетерозиготности с возрастом во многих популяциях. Так, для рыб имеются свидетельства связи параметров белкового полиморфизма со скоростью роста и индивидуального развития. При анализе природных популяций нерки *Oncorhynchus nerka* обнаружена положительная корреляция уровня гетерозиготности по изоферментным локусам с размером покатных особей и отрицательная связь с размером половозрелых самцов (Алтухов, Варнава, 1983). Отмечена связь генотипов локусов трансферринов со скоростью роста карпа, более высокой выживаемостью и долей раносозревающих самцов кижуча (Балахнин, Соломатина, 1970; Сапрыкин, 1980; Межжерин, Балахнин, 1985). Исследование полиморфизма локусов эстераз и лактатдегидрогеназы при индивидуальных скрещиваниях карпа выявило преимущество гетерозигот по одному из эстеразных локусов (Паавер, 1980). Во многих случаях связь параметров белкового полиморфизма с приспособительными признаками особей носит характер преимущества гетерозиготных генотипов. Это может быть связано, во-первых, с функциональным преимуществом гетерозигот; во-вторых, индивидуальная гетерозиготность по белковым локусам, не давая никаких функциональных преимуществ, является только индикатором общего уровня гетерозиготности. В случае положительной связи уровня гетерозиготности с размерами особей есть объяснение в преимущественном выживании гетерозигот и их превосходстве в скорости роста (Голубцов, 1988).

Оценка характера и степени скоррелированности признаков позволяет охарактеризовать



степень коадаптированности онтогенетических процессов, на устойчивость которых оказывает влияние гетерозиготность (Калинин, Калинина, 1994). В работе по изучению сопряженности гетерозиготности с фенотипической изменчивостью показана обратная пропорциональная связь (Пак, Цой, 1992). Таким образом, большая гетерозиготность сопутствует большей стабильности развития, при этом, чем выше гетерозиготность популяции, тем выше концентрация в ней стабильно развивающихся особей (Животовский, 1984).

В селекции уровень гетерозиготности отражает степень гетерогенности селекционного материала и степень инбридинга. Поэтому контроль за уровнем гетерозиготности является обязательным компонентом селекции и мониторинга искусственных популяций, а при воспроизводстве рекомендуется отбирать производителей со средним уровнем гетерозиготности по совокупности локусов (Алтухов, 1994).

Связь видовой и генетической разнообразия в биоценозах подтверждена многими теоретическими и эмпирическими исследованиями (Vellend, Geber, 2005; Букварева, Алещенко, 2007). Предположительно, согласованное изменение во времени и пространстве видовой разнообразия биоценозов и генетической изменчивости популяций может быть обусловлено параллельным влиянием на эти показатели экологических факторов или непосредственного влияния одного вида разнообразия на другой. В случае с системами «гельминты–мелкие млекопитающие» согласованное изменение гетерозиготности популяции хозяина, показателей инвазии и разнообразия паразитов может быть опосредовано через циклические изменения численности мелких млекопитающих, которые обычно сопровождаются изменениями генетической структуры популяций и коллективного иммунитета (Лохмиллер, Мошкин, 1999; Милишников, 2004; Berthier *et al.*, 2005). Однако в исследованиях Межера (Meagher, 1999) связь гетерозиготности с инвазией была достоверной и при стабильной численности грызунов.

Между тем, связь параметров биохимического полиморфизма в популяциях животных с какими-либо признаками, которая проявляется в дифференциальной выживаемости и репродуктивной способности животных с различ-

ными генотипами, может быть и случайной. Причиной могут быть как дифференциальная смертность особей, различающихся генотипами белковых локусов, так и неслучайное по отношению к генотипам перераспределение особей в пространстве, а также результат селективности выборки (Бойко, 1997). Большинство попыток найти связи между генотипами белковых локусов с хозяйственно важными признаками оказываются безрезультатными. Не исключено, что причиной этому является тот факт, что обнаруженные ассоциативные связи характеризуют конкретную генетическую систему в определенных условиях среды. При изменении условий среды ассоциативные связи разрушаются, поскольку формируются новые коадаптированные генные комплексы. По мнению Л.В. Богданова (1973), маловероятно, что функциональные различия между аллоформами одного белка могли сколько-нибудь значительно влиять на проявление полигенных признаков, имеющих невысокие коэффициенты наследуемости. Видимо, четкие корреляции наблюдаются в случае плейотропного действия генов (Смирнов, 1974). Однако факт неустойчивости ассоциативных связей во времени и пространстве не ведет к утрате актуальности подобных исследований. Тем более что использование легко выявляемых биохимических маркеров хозяйственно ценных признаков до сих пор остается важнейшим орудием селекционеров.

### Заключение

Обнаружение неслучайных связей между генетическими и паразитологическими характеристиками популяций мелких млекопитающих позволяет предположить наличие подобного механизма в популяциях сельскохозяйственных животных. Уровень зараженности положительно коррелирует с показателем гетерозиготности. Возможно, повышенная гетерозиготность является механизмом сохранения жизнеспособности при инвазии или служит неспецифическим ответом популяции на стресс, связанный с повышенной паразитарной нагрузкой. В связи с этим поддержание достаточного уровня гетерозиготности популяций является условием успешного преодоления паразитарной инвазии.

### Благодарности

Автор благодарит А.Ю. Левых, Н.А. Сазонову, О.А. Хританько, П.В. Тимошенко, И.А. Текова, Е.В. Сергееву, З.В. Кутаеву, в разные годы принимавших участие в отловах мелких млекопитающих. Работа выполнена в рамках Федеральной целевой программы «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг. (госконтракт № П712).

### Литература

- Алтухов Ю.П. Генетические последствия селективного рыбоводства // Генетика. 1994. Т. 30. № 1. С. 5–21.
- Алтухов Ю.П., Варнавская Н.В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутрипопуляционной дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося – нерки *Oncorhynchus nerka* // Генетика. 1983. Т. 19. № 5. С. 796–802.
- Андронов Е.Е., Румянцева М.Л., Сагуленко В.В., Симаров Б.В. Влияние растения-хозяина на генетическое разнообразие природных популяций *Sinorhizobium meliloti* // Генетика. 1999. Т. 35. № 10. С. 1358–1366.
- Астафьев Б.А., Петров О.Е. Эволюционно-генетическая теория паразитизма // Усп. соврем. биологии. 1992. Т. 112. № 2. С. 163–175.
- Балахнин И.А., Соломатина В.Д. Типы трансферрина и их связь с некоторыми показателями экстерьера у карпа // Гидробиол. журнал. 1970. Т. 6. № 6. С. 56–61.
- Бахвалов С.А., Бахвалова В.Н., Морозова О.В. Хозяин-зависимые временные изменения полиморфизма вирусных популяций // Паразитология в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. науч. конф. Новосибирск, 2005. С. 17–18.
- Беляков В.Д., Голубев Д.Б., Каминский Г.Д., Тец В.В. Саморегуляция паразитарных систем. М.: Медицина, 1987. 240 с.
- Богданов Л.В. К вопросу о природе биохимического полиморфизма у домашних животных // Биохимическая генетика рыб. Л., 1973. С. 24–36.
- Бойко Е.Г. Влияние селекционно-генетических и экологических факторов на структуру популяций карповых рыб: Дис... канд. биол. наук. Тюмень, 1997. 135 с.
- Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Принцип оптимального разнообразия: возможные следствия для эволюции биосистем // Матер. Междунар. конф. «Современные проблемы биологической эволюции», посвященной 100-летию Государственного Дарвиновского музея. Москва, 17–20 сентября 2007. С. 198–199.
- Воронцова Я.Л., Ершов Н.И., Глупов В.В. Влияние микроспоридии *Vairimorpha ephestiae* (Microsporidia: Burenellidae) на активность и спектр неспецифических эстераз различных тканей личинок большой пчелиной огневки *Galleria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae) // Паразитология. 2006. Т. 40. № 1. С. 74–84.
- Генов Т. Хельминты на насекомоядные бозайници и гризачите в Българии. София: Изд-во на българската академия на науките, 1984. 348 с.
- Голубцов А.С. Внутрипопуляционная изменчивость животных и белковый полиморфизм. М.: Наука, 1988. 166 с.
- Грант В. Эволюционный процесс. М.: Мир, 1991. 488 с.
- Евланов И.А., Колокольникова С.Е. Изучение популяционно-генетических взаимоотношений в системе лещ – *Digramma interrupta* (Cestoda: Ligulidae) // Паразитология. 1990. Т. 24. № 4. С. 309–314.
- Евланов И.А., Колокольникова С.Е., Козловский С.В. Популяционно-генетические взаимоотношения в системе лещ – *Caryophyllaeus laticeps* (Cestoda) // Паразитология. 1992. Т. 26. № 3. С. 240–245.
- Животовский Л.А. Интеграция полигенных систем в популяциях. М.: Наука, 1984. 183 с.
- Жигилева О.Н. Уровни генетической изменчивости и зараженности гельминтами в популяциях мелких млекопитающих // Вестник ТюмГУ. 2003. № 2. С. 29–32.
- Жигилева О.Н., Левых А.Ю., Сазонова Н.А. и др. Взаимосвязь биоразнообразия паразитов и их хозяев на примере гельминто-гостальных комплексов мелких млекопитающих юга Западной Сибири // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2006. Т. 1. № 1. С. 42–45.
- Жигилева О.Н., Левых А.Ю., Хританько О.А. и др. Сопряженная пространственно-временная динамика популяционно-генетических и паразитологических показателей лесных полевок Западной Сибири // Проблемы популяционной экологии и рационального природопользования: Сб. науч. тр. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2008. С. 90–102.
- Ивашкин В.М., Контримавичус В.Л., Назарова Н.С. Методы сбора и изучения гельминтов наземных млекопитающих. М.: Наука, 1971. 124 с.
- Иешко Е.П., Высоцкая Р.У., Евсеева Н.В. и др. Сравнительная характеристика ферментных профилей паразита *Schistocephalus solidus* и его хозяина – колюшки *Gasterosteus aculeatus* // Проблемы современной паразитологии: Матер. науч. конф. СПб, 2003. С. 174–175.
- Калинин В.В., Калинина О.В. Изучение связи различных компонент морфологической изменчи-

- ности с гетерозиготностью аллозимных локусов. Связь степени коррелированности комплекса количественных признаков с гетерозиготностью // Генетика. 1994. Т. 30. № 1. С. 95–100.
- Контримавичус В.Л. Паразитизм и эволюция экосистем (экологические аспекты паразитизма) // Журн. общ. биологии. 1982. Т. XLIII. № 3. С. 291–302.
- Корочкин Л.И., Серов О.Л., Пудовкин А.И. и др. Генетика изоферментов. М.: Наука, 1977. 278 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1990. 352 с.
- Лохмиллер Р.Л., Мошкин М.П. Экологические факторы и адаптивная значимость изменчивости иммунитета мелких млекопитающих // Сиб. экол. журнал. 1999. № 1. С. 37–58.
- Маурер Г. Диск-электрофорез. Теория и практика электрофореза в ПААГ. М.: Мир, 1971. 243 с.
- Межжерин С.В., Балахнин И.А. Скорость роста и возрастная дифференцировка электрофоретических спектров гемоглобина у карпов с разными генотипами трансферрина // Цитология и генетика. 1985. Т. 19. № 2. С. 119–124.
- Мишлиников А.Н. Существуют ли закономерности в формировании аллозимной изменчивости у видов млекопитающих? // Вестн. ТГУ. Приложение. 2004. № 10. С. 51–53.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР: цестоды и трематоды / Рыжиков К.Н., Гвоздев Е.В., Токобаев М.Н. и др. М.: Наука, 1978. 232 с.
- Определитель гельминтов грызунов фауны СССР: нематоды и акантоцефалы // Рыжиков К.Н., Гвоздев Е.В., Токобаев М.Н. и др. М.: Наука, 1979. 279 с.
- Паавер Т.К. Генетический полиморфизм белков ропшинского карпа // Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980. Вып. 153. С. 81–93.
- Пак И.В., Цой Р.М. Сопряженность биохимических и экстерьерных признаков у казахстанского карпа и ее селекционная оценка // Вопросы ихтиологии. 1992. Т. 32. № 3. С. 148–155.
- Пугачев О.Н. Паразитарные сообщества речного гольяна (*Phoxinus phoxinus* L.) // Паразитология. 2000. Т. 34. № 3. С. 196–206.
- Сапрыкин В.Г. Корреляция трансферринов с ростом карпов в различных условиях среды // Проблемы генетики и селекции рыб. Л., 1980. Вып. 153. С. 100–104.
- Сафьянова В.М. Популяционная структура вида у агамных простейших на примере *Leishmania* // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 2. С. 149–156.
- Серебров В.В., Алексеев А.А., Глухов В.В. Изменение активности и спектра эстераз гемолимфы гусениц вошиной моли *Galleria mellonella* L. (Lepidoptera, Pyralidae) при микозах // Изв. АН. Сер. биол. 2001. № 5. С. 588–592.
- Симчук А.П. Влияние генотипа кормового растения на изменчивость приспособительно важных признаков личинок в генотипических классах зеленой дубовой листовертки // Генетика. 2008. Т. 44. № 4. С. 488–495.
- Смирнов О.К. Раннее определение продуктивности животных. М.: Колос, 1974. 112 с.
- Berthier K., Galan M., Foltete J.C. *et al.* Genetic structure of the cyclic fossorial water vole (*Arvicola terrestris*): Landscape and demographic influences // Mol. Ecol. 2005. V. 14. № 9. P. 2861–2872.
- Carius H.J., Little T.J., Ebert D. Genetic variation in a host-parasite association: Potential for coevolution and frequency-dependent selection // Evolution (USA). 2001. V. 55. № 6. P. 1136–1145.
- Goater C.P., Holmes J.C. Parasite-mediated natural selection // J. Ornithol. 1994. V. 135. № 3. P. 348.
- Hansson B., Westerdahl H., Hasselquist D. *et al.* Does linkage disequilibrium generate heterozygosity-fitness correlations in great reed warblers? // Evolution (USA). 2004. V. 58. № 4. P. 870–879.
- Hudson P., Greenman J. Competition mediated by parasites: biological and theoretical progress // Trends Ecol. Evol. 1998. V. 13. № 10. P. 387–390.
- Hufbauer R.A., Via S. Evolution of an aphid-parasitoid interaction: variation in resistance to parasitism among aphid populations specialized on different plants // Evolution (USA). 1998. V. 53. № 5. P. 1435–1445.
- Kristan D.M., Hammond K.A. Combined effects of cold exposure and sublethal intestinal parasites on host morphology and physiology // J. Exptl. Biol. 2000. V. 203. № 22. P. 3495–3504.
- Little T.J., Ebert D. Associations between parasitism and host genotype in natural populations of *Daphnia* (Crustacea: Cladocera) // J. Anim. Ecol. 1999. V. 68. № 1. P. 134–149.
- Meagher S. Genetic diversity and *Capillaria hepatica* (Nematoda) prevalence in Michigan deer mouse populations // Evolution (USA). 1999. V. 53. № 4. P. 1318–1324.
- Puurtinen M., Hytönen M., Knott K.E. *et al.* The effects of mating system and genetic variability on susceptibility to trematode parasites in a freshwater snail, *Limnaea stagnalis* // Evolution (USA). 2004. V. 58. № 12. P. 2747–2753.
- Vellend M., Geber M.A. Connection between species diversity and genetic diversity // Ecol. Lett. 2005. V. 8, № 7. P. 767–781.
- Yeh F.C., Yang R., Boyle T. POPGENE. Version 1.31. / University of Alberta and Centre for International Forestry Research. 1999.

**CORRELATION BETWEEN ALLOZYME DIVERSITY IN POPULATIONS  
OF THREE MAMMALIAN SPECIES  
(*MYODES RUTILUS*, *MYODES GLAREOLUS*, AND *SOREX ARANEUS*)  
AND HELMINTH INFECTION RATE**

**O.N. Zhigileva**

Tyumen State University, Tyumen, Russia, e-mail: zhigileva@mail.ru

**Summary**

The indices of helminth invasion in small mammals demonstrate positive correlations with the share of polymorphic loci and expected heterozygosity. A negative correlation was found between the observed heterozygosity and the species diversity of parasites. The functions of the various genotypes of allozyme loci of voles (*Myodes*) and shrews (*Sorex*) to the parasitological invasion were shown. Carriers of heterozygous genotypes are advantageous at high indices of invasion, and carriers of rare genotypes, at low indices. Mechanisms underlying the correlation of parasitological and genetic parameters in populations are discussed.

**Key words:** small mammals, *Myodes*, *Sorex*, helminths, heterozygosity, allozyme loci, parasite–host system.