



Հայաստանի կենսաբ. հանդես, 1(65), 2013

«ՏԵՐԵՐԻ ԼԱՅՆ ՍՊԵԿՏՐ-ՎԱՐԱԿՎԱԾՈՒԹՅԱՆ ԲԱՐՁՐ ԷՔՍՏԵՆՍԻՎՈՒԹՅՈՒՆ»
ԿԱՊԻ ԲԱՅԱՀԱՅՏՈՒՄԸ ԿՈՎԿԱՍԻ
ԵՐԿՈՒ ՆՍՍԱԿՑԱՑ ՏԵՍԱԿԻ ԹՈՉՈՒՆՆԵՐԻ ԼԵՅԿՈՑԻՏՈՑՈՆՈՆ
ՑԵՂԻ ՄԱԿԱԲՈՒՑՈՆԵՐԻ ՄՈՏ

Ս.Ա.ԱՂԱՅԱՆ

Երևանի պետական համալսարան, կենդանաբանության ամբիոն,
ՀՀ ԳԱԱ կենդանաբանության և հիդրոէկոլոգիայի գիտական կենտրոն,
Կենդանաբանության ինստիտուտ
asargisa@gmail.com

Մակարոյժ – տեր փոխհարաբերությունները լիակատար հասկանալու համար անհրաժեշտ է բացահայտել տերերի աշխարհագրական տարածվածության ազդեցությունը մակարոյժներով վարակվածության էքստենսիվության վրա: Կիրառելով հետազոտության ՊՇՌ մեթոդները մենք ուսումնասիրել ենք «Տերերի լայն սպեկտր – վարակվածության բարձր էքստենսիվություն» կապը Կովկասի երկու նստակյաց տեսակի թռչունների (*Parus major*, *P. caeruleus*) լեյկոցիտոզոոն ցեղի մակարոյժների մոտ: 136 թռչնից վարակված են եղել 99 առանձնյակներ, որոնց թվում 72-ը՝ լեյկոցիտոզոոնով: Նուկլեոտիդային հաջորդականությունների վերլուծության արդյունքում հայտնաբերվել են մակարոյժների 35 էվոլյուցիոն զծեր, որոնցից 6 պլազմոդիումի, 4 հեմոպրոտեսուի և 25 լեյկոցիտոզոոնի: Գրանցվել է լեյկոցիտոզոոնով վարակվածության տարբերություն երկու տեսակների միջև ($P=0.044$), բայց ոչ երկու վայրերի միջև ($P=0.16$, $P=0.76$): Գծային կորելյացիայի կիրառման արդյունքում բացահայտվել է մակարոյժների ֆիլոաշխարհագրական կենտրոնացման բացակայությունը Կովկասի երկու ծայրամասերի միջև՝ $r^2 = 0.6593$, $P = 0.00000003$: Մեր արդյունքներից նաև հետևում է, որ տերերի ավելի լայն սպեկտր ունեցող մակարոյժներն ունեն տեղամասային ավելի բարձր էքստենսիվություն:

Leucocytozoon – ֆիլոաշխարհագրական պարփակում – մակարոյժների բազմազանություն և տարածվածություն

Чтобы полностью понять коэволюцию паразит-хозяин необходимо изучить влияние географической распространенности на экстенсивность инфекции. Используя ПЦР методы, мы исследовали связь обилие – распространение инфекции лейкоцитозоон у двух резидентных видов птиц Кавказа (*Parus major*, *P. caeruleus*). 99 из 136 исследованных птиц были заражены гемоспоридными паразитами, из которых 72 лейкоцитозооном. В результате анализов секвенсов были выявлены 35 гаплотипов, из которых 6 плазмодиума, 4 гемопротейса и 25 лейкоцитозоона. Нами было зарегистрировано различие зараженности между видами ($P=0.044$), но не между местностями ($P=0.16$, $P=0.76$). Линейная корреляция показала отсутствие филогеографического структурирования между двумя крайними точками Кавказа ($r^2=0.6593$, $P=0.00000003$). Наши результаты показали также связь обилие – распространение у изученных паразитов.

*Лейкоцитозоон – филогеографическое структурирование –
связь обилие – распространение*

To understand host – parasite co-evolution, it is necessary to identify the influence of parasites geographical distribution on their prevalence. Using PCR approach, abundance–occupancy hypotheses for leucocytozoon infections of two resident birds in Caucasus (*Parus major*, *P. caeruleus*) were studied. 99 out of 136 individuals were infected by avian haemosporidians, including 72 leucocytozoon infections. Analysis of the sequences resulted to 35 unique haplotypes, out of which 6 plasmodium, 4 haemoproteus and 25 leucocytozoon. Prevalence of leucocytozoon infection is different among species ($P = 0.044$), but not between the two locations ($P = 0.16$, $P = 0.76$):

Linear correlation of the relative prevalence of lineages between localities revealed a lack of phylogeographic structuring between two terminal parts of Caucasus ($r^2=0.6593$, $P=0.00000003$). Our results showed also abundance–occupancy relationship of leucocytozoon lineages.

Leucocytozoon – Phylogeographical structuring – abundance–occupancy relationship

Մակաբույծ – տեր կոնվույուցիան լիարժեքորեն պատկերացնելու համար անհրաժեշտ է բացահայտել մակաբույծների և տերերի աշխարհագրական տարածվածության առանձնահատկությունները [7, 25]: Մակաբույծների մասին հետազոտություններից կարելի է ենթադրել, թե վերջիններս դրսևորում են որոշակի սպեցիֆիկություն որևէ տարածաշրջանի և նրանում տարածված որևէ տիրոջ նկատմամբ [6, 16, 26]: Տարածքին բնորոշ նստակյաց թռչնատեսակների դեպքում կարելի է ենթադրել, որ մակաբույծներն ունեն հնարավորություն պարփակվելու այդ տարածաշրջանում [7]: Իսկ ավելի լայն աշխարհագրական տարածում ունեցող չվող տերերի դեպքում մակաբույծները կարող են նույնպես լայնորեն տարածվել [20]:

Այնուամենայնիվ, իրենց տերերի համեմատությամբ, ավելի քիչ տվյալներ են հայտնի մակաբույծների պոպուլյացիաների գենետիկ կառուցվածքի մասին: Կրիսցիոնի և Բլոուի կողմից ուսումնասիրվել է սաղմոնների նեմատոդները միգրացիայի ժամանակ: Հայտնաբերվել է, որ նեմատոդների այն տեսակները, որոնք մակաբուծում են միայն քաղցրահամ ջրերի սաղմոնների վրա, ունեն գենետիկորեն ավելի պարփակված պոպուլյացիա, քան քաղցրահամ և աղի ջրերում բնակվողների մոտ [4]:

Դրա արդյունքում կարող է ստացվել նաև դրական կոռելյացիա մակաբույծների տերերի լայն սպեկտրի և տարածաշրջանում վարակի բարձր էքստենսիվության միջև: Այս երևույթը էկոլոգիայում կոչվում է վարակի էքստենսիվության և տերերի լայն սպեկտրի կապ [3]: Վերոհիշյալ խնդիրը քննարկելու համար մենք դիտարկում ենք իրադարձությունների զարգացման երկու հնարավոր տարբերակներ.

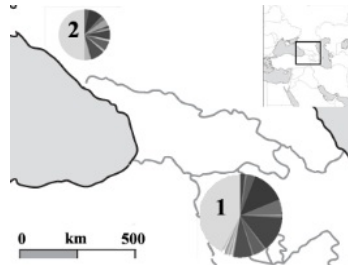
1. Մակաբույծներն առանձնացված են տեղամասերում և վարակում են միայն տեղի թռչնատեսակներին: Այս պարագայում մենք կստանանք բացասական կոռելյացիա տարբեր տեղամասերում մակաբույծների բազմազանության և հանդիպման հաճախականությունների միջև:

2. Մակաբույծները տարածաշրջաններում պարփակված չեն, և տերերի ավելի լայն սպեկտր ունեցող տեսակների մոտ վարակի էքստենսիվությունը տարբեր տեղամասերում ավելի բարձր կստացվի:

Այս երկու հիպոթեզները մանրամասնորեն քննարկվել են Ջենկինսի և Օուենսի կողմից 2011թ: Նրանք ուսումնասիրել են Եվրոպայի մի շարք վայրերում լեյկոցիտոգոն ցեղի մակաբույծների պոպուլյացիաների առանձնահատկությունները թռչունների 2 նստակյաց տեսակների մոտ (*Parus major*, *P. caeruleus*): Կիրառելով կրկնակի PCR [13]՝ նրանք բացահայտել են 88 վարակված թռչուն 345 հետազոտվածից և լեյկոցիտոգոնի 14 էվոլյուցիոն գծեր: Արդյունքում նրանք բացառել են որևէ տեղամասում լեյկոցիտոգոնի գենետիկական պարփակումը և հանգել այն եզրակացությանը, որ տերերի ավելի լայն սպեկտր ունեցող մակաբույծներն ունեն նաև վարակի բարձր էքստենսիվություն տարբեր տեղամասերում [14]: Մակայն, ինչպես գիտենք, Եվրոպայի թռչունները կազմում են մի ամբողջական համակարգ, քանի որ գրեթե բացակայում են թռչունների՝ միմյանց միջև փոխազդեցությունը խոչընդոտող արգելքները: Եվ այս պարագայում պարզ է դառնում, որ մակաբույծների պարփակումը որևէ տարածաշրջանում խիստ անհավանական է: Այդ իսկ պատճառով մենք որոշեցինք ստուգել վերոհիշյալ հիպոթեզները աշխարհագրական այլ վայրում, որտեղ բարձր լեռները կարող են խոչընդոտել տերերի և մակաբույծների սերտ փոխհարաբերությանը:

Այսպիսով, այս հետազոտության նպատակն է եղել պարզել թռչունների արյան սպորավոր մակաբույծներից լեյկոցիտոգոն ցեղի մոտ տարածքային պարփակման հնարավորությունը և սպեցիֆիկությունը Կովկասի երկու ծայրամասերում՝ Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում, ինչպես նաև ստուգել «Տերերի լայն սպեկտր – վարակվածության բարձր էքստենսիվություն» կապը մեր տարածաշրջանում:

Նյութ և մեթոդ: 2010 և 2011 թթ. ընթացքում շուրջ 131 թռչնի նմուշ է (*Parus caeruleus*-47, *P. major*-84) հավաքվել Հայաստանի և հյուսիսարևմտյան Կովկասի անտառային վայրերից (նկ. 1):



Նկ. 1. Նմուշի հավաքման վայրերը և լեյկոցիտոգոնով վարակվածության գրաֆիկական պատկերը: 1-Հայաստան, 2-Հյուսիսարևմտյան Կովկաս: Շրջանակների մակերեսները համեմատական են նմուշների քանակին, իսկ երանգները՝ հայտնաբերված էվոլյուցիոն գծերի քանակին

Թռչունները բռնվել են ցանցերի միջոցով, նրանցից վերցվել է արյուն, որը մինչ լաբորատոր հետազոտությունների իրականացումը պահվել է էթանոլի 96%-անոց լուծույթում: Թռչունները նաև օդակավորվել են բաց թողնվելուց առաջ՝ նույն առանձնյակի կրկնակի որսը բացառելու համար: Լաբորատորիայում արյան նմուշներից անջատվել է ԴՆԹ-ն՝ թռչնի և առկայության դեպքում՝ մակաբույծների: ԴՆԹ անջատման համար օգտագործվել է Qiagen Dneasy extraction kit (Qiagen Corporation)՝ ըստ արտադրողի ցուցումների: Կիրառվել է ՊՇՌ մեթոդը՝ նույնականացնելու համար մակաբույծների միտոքոնդրիոմային ցիտոքրոմ b գենի 505 bp երկարությամբ հատվածը: ՊՇՌ իրականացման համար օգտագործվել են Ս.Վ. Դրովեցկու կողմից նախագծված 3 զույգ պրայմերները՝ 1 առաջնային (UNIV-F) և 3 հետին (UNIV-R, UNIV-R2, UNIV-R3) (Դրովեցկի-անհատական հաղորդակցություն): Որպես լրացուցիչ միջոց օգտագործվել են ավելի լայն կիրառություն ունեցող 1 զույգ պրայմերներ՝ HAEMN-F և HAEMN-R2 [2]:

ՊՇՌ-ն կատարվել է հետևյալ պայմաններով. 94°C՝ 3 ր, ապա ցիկլիկ շրջան՝ 30 վայրկյան – 94°C, 30 վայրկյան – 51°C C, և 45 վայրկյան 72°C 41 ցիկլերով, որից հետո 72°C 10 ր: 12,5 քլ ռեակցիայի լուծույթը պարունակել է 2 քլ անջատված ԴՆԹ-ից, 0,24 μM յուրաքանչյուր պրայմերից, 1x of GoTaq® Flexi Buffers, 0,287 mM dNTP, 2 mM MgCl2, 5,978 μl H2O և 1,2 միավոր՝ Taq ԴՆԹ պոլիմերազա (Promega Corporation): Դրական նմուշները երևակելու համար կատարվել է էլեկտրոֆորեզ 2 %-անոց ագարոզային գելի վրա, արդյունքները դիտվել են ՈւՄ ճառագայթների տակ: Դրական արդյունք ցույց տված նմուշները մաքրվել են՝ օգտագործելով ExoSAP-IT PCR Clean-up Kit (USB Corporation) և ուղարկվել են Macrogen (Macrogen corporation-Netherlands) նուկլեոտիդային հաջորդականության որոշման համար: Հաջորդականությունները մշակվել են BioEdit ծրագրով [10], իսկ հապլոտիպերը որոշվել են DNAsp 5 ծրագրով [18]: Հապլոտիպերի պատկանելիությունը այս կամ այն մակաբույծի տեսակին պարզելու համար դրանք համեմատվել են գենների միջազգային բանկում և MalAvi բազայում [1] առկա հաջորդականությունների հետ: Մակաբույծների ազգակցական կապերի որոշման համար կառուցվել է ֆիլոգենետիկ ծառ (նկ. 2)՝ օգտագործելով Neighbor-Joining մեթոդը [23] և կիրառելով MEGA5 ծրագիրը [24]: Էվոլյուցիոն հեռավորությունները հաշվարկվել են՝ օգտագործելով p-distance մեթոդը [22]: Տվյալների վիճակագրական վերլուծության համար կիրառվել է Fisher's exact test, որոշվել են տվյալների համեմատության P արժեքները: Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում լեյկոցիտոգոնի գծերի համեմատական տարածվածությունները համեմատելու համար կառուցվել է գծային կոռելյացիայի կորը (նկ. 3): Հարաբերական վարակվածությունը (հանդիպման հաճախություն) հաշվարկվել է՝ օգտագործելով հետևյալ բանաձևը.

Լեյկոցիտոգոնի հանդիպման հաճախություն=
(տվյալ գծով վարակվածների թիվը տվյալ վայրում)
(տվյալ վայրում հայտնաբերված նուկլեոտիդային հաջորդականությունների թիվ)

Արդյունքներ և քննարկում: Ուսումնասիրված 131 թռչուններից 99-ը վարակված են եղել արյան սպորավորներով (աղ. 1), որոնցից 22-ը՝ պլազմոդիումով, 32-ը՝ հեմոպրոտեոսով և 72-ը՝ լեյկոցիտոգոնով (թվերի գումարը ստացվում է ավելի մեծ, քան վարակվածների թիվն է, քանի որ առկա են մեծ քանակությամբ առանձնյակներ, որոնք վարակված են միանգամից 2 և ավելի գծերով): Ընդհանուր առմամբ 64 նմուշ կրում է կրկնակի վարակ, այդ թվում՝ 13-ում առկա էին 3 և ավելի գծեր:

Աղ. 1. Լեյկոցիտոզոոնով վարակվածների քանակը Հայաստանում
և հյուսիսարևմտյան Կովկասում

Տեսակներ	N	N _{inf}	Le	N _A	N _{ALe}	N _R	N _{RLe}
<i>Parus major</i>	84	71	52	53	36	31	16
<i>Parus caeruleus</i>	47	28	20	32	13	15	7
Ընդհանուր	131	99	72	85	49	46	23

N-ուսումնասիրված թռչունների քանակը, N_{inf}-ընդհանուր վարակվածների թիվը, Le-լեյկոցիտոզոոնով վարակվածների թիվը, N_A-ուսումնասիրված թռչունների քանակը Հայաստանում, N_{ALe}-Հայաստանում լեյկոցիտոզոոններով վարակվածների թիվը, N_R-ուսումնասիրված թռչունների քանակը հյուսիսարևմտյան Կովկասում, N_{RLe}- հյուսիսարևմտյան Կովկասում լեյկոցիտոզոոններով վարակվածների թիվը:

Նուկլեոտիդային հաջորդականությունների վերլուծության արդյունքում հայտնաբերվել են մակաբույծների 35 էվոլյուցիոն գծեր, որոնցից 6-ը՝ պլազմոդիումի, 4-ը՝ հեմոպրոտեուսի և 25-ը՝ լեյկոցիտոզոոնի (նկ. 2):



Նկ. 2. Հայտնաբերված մակաբույծների հապլոտիպերի ֆիլոգենետիկ ծառը: Սյունակներում ներկայացված են համեմատական վարակվածության մակարդակները Հայաստանում (A) և հյուսիսարևմտյան Կովկասում (R): *-Այս հապլոտիպերը հանդիպում են նաև Եվրոպայի տարբեր վայրերում միևնույն տեսակի թռչունների մոտ [14]:

Համեմատվել են լեյկոցիտոզոոնով վարակվածության մակարդակները Հայաստանի և հյուսիսարևմտյան Կովկասի միջև (աղ.1), ինչպես նաև Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում տարբեր տեսակների միջև (աղ. 2): Ընդհանուր առմամբ լեյկոցիտոզոոնով վարակվածների մակարդակը հավաստիորեն ավելի բարձր է *P.major*-ի մոտ, քան *P.caeruleus*-ի ($P=0.044$): Սակայն Հայաստանի և հյուսիսարևմտյան

Կովկասի թռչունների միջև լեյկոցիտոզոոնով վարակվածության մակարդակները միմյանցից չեն տարբերվում (աղ. 2): Հավաստիորեն տարբերվում են միայն Հայաստանում *P. major* և *P. caeruleus*-ի մոտ վարակվածության ինտենսիվությունները:

Աղ. 2. Լեյկոցիտոզոոնով վարակվածության համեմատությունը Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում

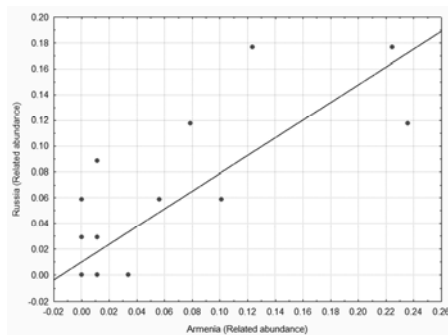
LeArm/Rus	<i>P. major</i>	<i>P. caeruleus</i>
<i>P. major</i>	P=0,16	P=1
<i>P. caeruleus</i>	P=0,023	P=0,76

Անկյունագծով տրված են Հայաստանի և հյուսիսարևմտյան Կովկասի վարակվածության մակարդակների համեմատության արդյունքները: Անկյունագծից վերև հյուսիսարևմտյան Կովկասում և ներքև՝ Հայաստանում երկու տեսակների վարակվածության համեմատությունները:

Լեյկոցիտոզոոնի գծերից տարածաշրջանում առավել շատ տարածված են Hap-4-ը (IPARUS4)՝ 26 վարակված առանձնյակներով (*P.caeruleus*-3, *P.major*-23) և Hap-12-ը (Ge003)՝ 25 վարակվածներով (*P.caeruleus*-1, *P.major*-24):

Հաշվարկվել են լեյկոցիտոզոոնի հայտնաբերված գծերի համեմատական վարակվածության աստիճանները Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում (նկ. 2):

Համեմատելու և պարզելու համար ,Տերերի լայն սպեկտր – վարակվածության բարձր էքստենսիվություն է կապը Հայաստանի և հյուսիսարևմտյան Կովկասի միջև՝ կառուցվել է համեմատական վարակվածության արժեքների գծային կոռելյացիան (նկ. 3): Այս երկու վայրերի միջև լեյկոցիտոզոոնի գծերով վարակվածության համեմատությունը ցույց է տվել մոտ 66% նմանություն ($r^2 = 0.6593$), ինչը նաև ունի հավաստիության բարձր գործակից ($P=0.00000003$): Ընդ որում հաշվի է առնվել ինչպես գծերի առկայությունը երկու վայրերում, այնպես էլ դրանցով վարակվածության մակարդակները:



Նկ. 3. Հայաստանում և հյուսիսարևմտյան Կովկասում լեյկոցիտոզոոնի գծերի հարաբերական տարածվածության արժեքների գծային կոռելյացիան

Ստացված արդյունքները վկայում են այն մասին, որ ուսումնասիրված տեսակների լեյկոցիտոզոոնի մոտ բացակայում է ֆիլոաշխարհագրական կենտրոնացումը (պարփակումը Կովկասում): Մեր արդյունքները համահունչ են «Տերերի լայն սպեկտր – վարակվածության բարձր էքստենսիվություն» կապին [3, 8, 9, 11]: Այստեղից կարելի է ենթադրել, որ տերերի նկատմամբ սպեցիֆիկությունը, թռչունների չվելու ունակությունը, տարբեր վայրերում միջատների առկայությունը կարող են ազդեցություն ունենալ մակարդակների բազմազանության վրա տվյալ տեղամասում: Մեր արդյունքները նաև ցույց են տալիս, որ տերերի լայն սպեկտր ունեցող մակարդակները ունեն ավելի շատ քանակությամբ առանձնյակներ վարակելու հնարավորություն (նկ. 2):

Վերջերս հրատարակված Ջենկինսի և Օուենսի աշխատանքը վերաբերում է Եվրոպայի մի շարք վայրերում լեյկոցիտոզոն ցեղի մակաբույծների ֆիլոաշխարհագրական պարփակմանը 2 նստակյաց տեսակների մոտ (*Parus major*, *P. caeruleus*): Ցավոք, նրանց հետազոտությունում օգտագործել են այլ պրայմերներ, ինչպես նաև հետազոտության մեջ չեն ընդգրկել կրկնակի վարակ կրող առանձնյակները, ինչը թույլ չի տալիս համեմատել մեր և նրանց տվյալները և ստուգել մակաբույծների ֆիլոաշխարհագրական կենտրոնացումը Կովկասի և Եվրոպայի միջև: Մեր հետազոտությունում լեյկոցիտոզոնով վարակվածության էքստենսիվությունը կազմել է մոտ 55% (n=72) նրանց 25.5%-ի (n=88) դիմաց: Կրկնակի վարակվածների թվով ևս նշված աշխատանքը զիջում է մեր ստացած ցուցանիշներին: Տարբեր են նաև ստացված մակաբույծների բազմազանությունները՝ մեր մոտ լեյկոցիտոզոնի 25 գծի փոխարեն նրանց մոտ հայտնաբերվել են ընդամենը 14-ը [14]: Ինչպես Եվրոպայում, Կովկասում ևս ամենատարածված գիծը հանդիսանում է IPARUS4-ը: Երկրորդ տեղում մեզ մոտ Ge003 գիծն է, իսկ Եվրոպայում՝ C105 գիծը: Վերջինս մեզ մոտ հանդիպում է միայն 1 առանձնյակի մոտ:

Ստացված տարբերությունները իհարկե թույլ կտալին ենթադրել մակաբույծների ֆիլոաշխարհագրական կենտրոնացման մասին այս երկու տարածաշրջանների համար, սակայն դրանք կարող են լինել օգտագործված պրայմերների զգայունությունների տարբերության արդյունք:

Չնայած մեր արդյունքները բացառում են մակաբույծների տեղանքային աղապտացիան, այնուամենայնիվ, մակաբույծների՝ տեղանքին հարմարվելու ունակությունն ապացուցվել է նույնիսկ տերերի պոպուլյացիաների չնչին գենետիկ տարբերության պարագայում [15]: Եթե թռչունների չուն էական դեր ունի մակաբույծների տարածվածության և բազմազանության մեջ, ապա աշխարհագրական պարփակում հնարավոր կլինի միայն այն դեպքում, եթե մակաբույծը սպեցիֆիկ է որևէ տարածաշրջանի բնորոշ տեսակի նկատմամբ: Օրինակ, ցույց է տրվել, որ *Plasmodium relictum*-ը գենետիկորեն տարբերվում է *Passer domesticus*-ի տարբեր պոպուլյացիաներում [19]:

Վեկտորների լայն սպեկտրի առկայությունը ևս կարող է մեծ դեր խաղալ մակաբույծների տարածման համար: Սակայն հետազոտություններից հայտնի է, որ լեյկոցիտոզոնի վեկտոր հանդիսացող միջատները դրսևորում են որոշակի սպեցիֆիկություն տերերի նկատմամբ [21], և մոտ ազգակից գծերը փոխանցվում են մոտ ազգակից տեր տեսակների և վեկտորների միջև [12]: Վեկտորի միգրացիան ևս կարող է ազդել մակաբույծի տարածման վրա: Ընդունված է, որ վերոհիշյալ միջատների թռիչքն ընդգրկում է 150-300 կմ, սակայն նշադրմամբ բացահայտվել է նրանց թռիչքի հեռավորությունը մինչև 15 կմ շառավղով [5]: Վեկտորների միգրացիայի դերը մակաբույծների տարածման գործում պարզելու համար հետազոտում անհրաժեշտ է կատարել ավելի խորը ուսումնասիրություններ:

Հաշվի առնելով մակաբույծների բազմազանությունը, նրանց էկոլոգիան և կենսական ցիկլը՝ առավել շատ հետազոտություններ են անհրաժեշտ նրանց պոպուլյացիոն գենետիկ կառուցվածքը հասկանալու համար: Հատկապես հետաքրքիր կլինի պարզել, թե տերերի կամ վեկտորների շարժունակությունն ինչպե՞ս է ազդում մակաբույծների պոպուլյացիաների միջև գենետիկական նյութի փոխանցման վրա: Գենետիկական տվյալները կարող են նպաստել նաև մակաբույծների վերարտադրողական ռազմավարությունների բացահայտման գործին [20]: Եվ, վերջապես, Տերերի լայն սպեկտր – վարակվածության բարձր էքստենսիվությունն կապի և մակաբույծների տարածքային հարմարվողականության համադրումը էվոլյուցիայի ընթացքում շատ կարևոր խնդիր է, ուստի հետագա խորը հետազոտություններ են անհրաժեշտ էվոլյուցիոն այս հանելուկը բացահայտելու համար:

ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅՈՒՆ

1. Bensch S., O. Hellgren, et al. MalAvi: a public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. Molecular Ecology Resources, 9, 1353-1358, 2009.
2. Bensch S., M. Stjernman, et al. Host specificity in avian blood parasites: a study of *Plasmodium* and *Haemoproteus* mitochondrial DNA amplified from birds. The Royal Society, 267, 1452, 1583-1589, 2000.

3. Brown, J. On the relationship between abundance and distribution of species. *American Naturalist* 124, 255–279, 1984.
4. Criscione, C.D., Blouin M.S. Life cycles shape parasite evolution: comparative population genetics of salmon trematodes. *Evolution*, 58, 198–202, 2004.
5. Crosskey, R.W. The Natural History of Blackflies, John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 1990.
6. Ebert, D. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite. *Science*, 265, 1084, 1994.
7. Fallon, S.M., R.C. Fleischer, et al. Malarial parasites as geographical markers in migratory birds? *Biology Letters*, 2, 2, 213–216, 2006.
8. Freckleton, R.P., Noble D., et al. Distributions of habitat suitability and the abundance–occupancy relationship. *American Naturalist* 167, 260–275, 2006.
9. Gaston, K.J., Blackburn T.M., et al. Abundance–occupancy relationships. *Journal of Applied Ecology*, 37, 39–59, 2000.
10. Hall T.A. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41, 95–98, 1999.
11. Hanski, I. Dynamics of regional distribution – the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210–221, 1982.
12. Hellgren, O., Bensch S., et al. Bird hosts, blood parasites and their vectors; associations uncovered by molecular analyses of blackfly blood meals. *Molecular Ecology*, 17, 1605–1613, 2008.
13. Hellgren, O., Waldenström J., et al. "A New PCR Assay for Simultaneous Studies of Leucocytozoon, Plasmodium, and Haemoproteus from Avian Blood. The Journal of parasitology, 90, 4, 797–802, 2004.
14. Jenkins, T., Owens I.P.F. Biogeography of avian blood parasites (Leucocytozoon spp.) in two resident hosts across Europe: phylogeographic structuring or the abundance–occupancy relationship? *Molecular Ecology*, 20, 18, 3910–3920, 2011.
15. Jokela, J., Dybdahl M., et al. The maintenance of sex, clonal dynamics, and host–parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails. *American Naturalist*, 174, 543–553, 2009.
16. Koskella, B., Lively C. Advice of the rose: experimental coevolution of a trematode parasite and its snail host. *Evolution*, 61, 152–159, 2007.
17. Laine A. Temperature-mediated patterns of local adaptation in a natural plant–pathogen metapopulation. *Ecology Letters*, 11, 327–337, 2008.
18. Librado, P., Rozas J. DnaSP v5: A software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics*, 25, 1451–1452, 2009.
19. Loiseau, C., Zoorob R., et al. "Plasmodium relictum infection and MHC diversity in the house sparrow (Passer domesticus)." *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 278, 1264–1272, 2011.
20. Louhi, K.-R., Karvonen A., et al. Is the population genetic structure of complex life cycle parasites determined by the geographic range of the most motile host? *Infection, Genetics and Evolution*, 10, 8, 1271–1277, 2010.
21. Malmqvist, B., Strasevicius D., et al. Vertebrate host specificity of wild-caught blackflies revealed by mitochondrial DNA in blood. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 271, 4, S152–S155, 2004.
22. Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford, Oxford University Press, 2000.
23. Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Molecular Biology and Evolution*, 4, 406–425, 1987.
24. Tamura K., Peterson D., et al. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. *Molecular Biology and Evolution*, 2011.
25. Thompson J. The Geographic Mosaic of Coevolution. The University of Chicago Press. London, Chicago, IL, 227–245, 2005.
26. van Valen, L. The Red Queen. *American Naturalist*, 111, 809–810, 1977.

Մտացվել է 11.05.2012