

ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԵՏԱԿԱՆ ՀԱՄԱԼՍԱՐԱՆ
ԿԵՆԴՐԱՆԱԲԱՆՈՒԹՅԱՆ ԱՄԲԻՈՆ

ԹԵՀՄԻՆԵ ԿԱՐԼԵՆԻ ՀԱՐՈՒԹՅՈՒՆՅԱՆ

ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ և ԼԵՌՆԱՅԻՆ ՂԱՐԱԲԱՂԻ ԺԱՅՈՒԱՅԻՆ ՄՈՂԵՍՆԵՐԻ
ԱՐՅԱՆ ՄԱԿԱԲՈՒՅԾՆԵՐԸ

**Գ.00.13 «Մակարածաբանություն» մասնագիտությամբ կենսաբանական
գիտությունների թեկնածուի գիտական աստիճանի հայցման**

ԱՏԵՆԱԽՈՍՈՒԹՅՈՒՆ

Գիտական ղեկավար՝

կենսաբանական գիտությունների

դոկտոր, պրոֆեսոր

Ֆ.Դ. Դանիելյան

ԵՐԵՎԱՆ-2016

Բովանդակություն

ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ.....	3
ԳԼՈՒԽ 1 ԳՐԱԿԱՆ ԱԿՆԱՐԿ.....	8
1.1. Մակաբույծների դերը կենդանի օրգանիզմների պոպուլյացիաներում.....	8
1.2. Մակաբույծների դասակարգումը.....	14
1.3. Սողունների մակաբույծները.....	16
1.4. Հայաստանում հանդիպող ժայռային մողեսները և նրանց կենսաբանական առանձնահատկությունները.....	21
1.5. Հայաստանի ժայռային մողեսների ապրելավայրերը.....	30
ԳԼՈՒԽ 2 ՆՅՈՒԹԸ ԵՎ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴՆԵՐԸ.....	36
ԳԼՈՒԽ 3 ԱՐԴՅՈՒՆՔՆԵՐԸ ԵՎ ՆՐԱՆՑ ՎԵՐԼՈՒԾՈՒԹՅՈՒՆԸ.....	40
3.1. Ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների ձևաբանական առանձնահատկությունները.....	40
3.2. Մակաբույծների մորֆոտիպերի բաշխվածությունն ըստ տեր-օրգանիզմների.....	57
3.3. Տարբեր լանդշաֆտներում ապրող միևնույն տեսակի ժայռային մողեսների համեմատական վարակվածությունն արյան մակաբույծներով.....	78
3.4. Միևնույն լանդշաֆտում ապրող տարբեր տեսակի ժայռային մողեսների համեմատական վարակվածությունն արյան մակաբույծներով.....	90
3.5. Վարակվածության ընթացքը կախված էկոլոգիական գործոնների.....	95
3.6. Ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների վերջնական տերերը.....	99
ԵԶՐԱԿԱՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ.....	102
ՕԳՏԱԳՈՐԾՎԱԾ ԳՐԱԿԱՆՈՒԹՅԱՆ ՑԱՆԿ.....	103

ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ

Աշխատանքի արդիականությունը: Տեր-մակարույծ փոխհարաբերություններն իրենցից ներկայացնում են բարդ համակարգ, որի ուսումնասիրությունը մեծ հետաքրքրություն է ներկայացնում մի շարք բնագավառների և գիտության ոլորտների համար (Nordling, Andersson, Zohari, Gustafsson, 1998; Real, 1996):

Հայտնի է, որ մակարույծներն ունեն ընտրողական նախախնամություն դեպի տեր-օրգանիզմը՝ կախված մի շարք գործոններից, օրինակ՝ տիրոջ սեռից, տարիքից (Schall et al., 2000; Smallridge and Bull, 2000), վերարտադրողականության հաճախականությունից (Norris et al., 1994; Nordling et al., 1998; Veiga et al., 1998), տիրոջ ֆիզիոլոգիայից (Salvador et al., 1997; Appleby et al., 1999; Dowell, 2001), պոպուլյացիայի խտությունից (Arneberg et al., 1998), ոչ կենսածին գործոններից (ջերմաստիճան, խոնավություն), (Bennett and Cameron, 1974; Forbes et al., 1994; Fuller, 1996; Bajer et al., 2001), ինչպես նաև բազմացման հետ կապված մի շարք առանձնահատկություններից:

Հայկական լեռնաշխարհն օժտված է հարուստ և յուրօրինակ կենսաբանական բազմազանությամբ: Համեմատաբար մեկուսացված լինելով հարևան տարածքներից և ունենալով յուրահատուկ աշխարհագրական դիրք, այս տարածքն իր մեջ ընդգրկում է կենդանական այնպիսի խմբեր, որոնք իրենց յուրահատկությամբ մեծ հետաքրքրություն են ներկայացնում և տարբեր՝ հատկապես մակարուծաբանական ասպեկտներով, մանրամասն ուսումնասիրության կարիք ունեն: Այդպիսի կենդանական խմբերից են Հայաստանում լայն տարածում ունեցող ժայռային մողեսները, որոնց բազմացման, ծագումնաբանական և մի շարք այլ հարցեր բազմակողմանի ուսումնասիրվել են մի շարք գիտնականների կողմից (Даревский, 1957, 1967, 1993; Даниелян, Ф.Д., 1971, 1989; Даниелян, Ф.Д., Аракелян М.С., 2011): Ինչ վերաբերվում է արյան մակարույծներով և էկտոմակարույծներով վարակվածությանը, որոնք հանդիսանում են մի շարք հիվանդությունների փոխանցողներ, ապա այդ հարցերը պարզաբանված չեն: Այդ պատճառով մեր կողմից ուսումնասիրվել են Հայաստանում տարածված ժայռային մողեսների արյան մակարույծներն ու էկտոմակարույծները, նրանց ձևաբանական և կենսաբանական

առանձնահատկությունները, տեր-օրգանիզմների շրջանում բաշխվածությունը և տարածվածությունը, ինչն էլ արդիական է և ներկայացնում է մեծ գիտական հետաքրքրություն: Հայաստանում տարածված 8 տեսակի ժայռային մողեսներից չորսը երկսեռ (*Darevskia valentini*, *D. portschinskii*, *D. raddei*, *D. nairensis*), իսկ 4-ը (*Darevskia armeniaca*, *D. unisexualis*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*)՝ կուսածին եղանակով բազմացող տեսակներ են: Կովկասի ժայռային մողեսների կուսածնությամբ բազմանալու երևույթը հայտնաբերել է ռուս գիտնական Իլյա Սերգեևիչ Դարևսկին՝ 1957թ.-ին (Darevsky, 1957; Даревский, 1967): Ողնաշարավոր կենդանիների շրջանում կուսածնության երևույթի հայտնաբերելուց հետո կատարվել են բազմաթիվ աշխատանքներ այդ կենդանիների կարգաբանության, էկոլոգիայի, բազմացման, կուսածնության առաջացման, գենետիկայի և այլ առանձնահատկությունների ուսումնասիրության ուղղությամբ, սակայն մակաբուծաբանական ուսումնասիրություններ գրեթե չեն կատարվել (Darevsky, 1957; Bennett and Cameron, 1974; Forbes et al., 1994; Fuller, 1996; Arneberg et al., 1998; Smallridge, and Bull, 2000; Bajer et al., 2001):

Հայաստանի ժայռային մողեսներին բնորոշ է արեալների վերածածկը՝ սիմպատրիկ պոպուլյացիաների առկայությունը (Darevsky, Даниелян, 1957-1993): Հարց է առաջանում, թե, արդյոք, միևնույն տարածքում ապրող տարբեր տեսակի կենդանիների վրա միջավայրի գործոններն ու մակաբույծները միևնույն կերպով են ազդում, թե ոչ: Հարցն արդիական է նաև նրանով, որ այս կենդանիներն օժտված են բարձր բազմաձևությամբ (պոլիմորֆիզմ), իսկ ինչպես կուսածին, այնպես էլ երկսեռ տեսակների առկայությունն էլ ավելի բարենպաստ պայմաններ է ստեղծում նրանց բազմակողմանի ուսումնասիրության համար (Klein et al., 1997; Klein, 2000):

Հաշվի առնելով նշվածը, հետաքրքիր էր ուսումնասիրել Հայաստանի ժայռային մողեսների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով, պարզել դրանց ձևաբանական և կենսաբանական առանձնահատկությունները, տեր-օրգանիզմներում բաշխվածությունը՝ կախված կենդանու ապրելավայրից, սեռից, բազմացման առանձնահատկություններից, ինչպես նաև պարզել փոխանցող տիրոջը: Հետաքրքիր էր դիտարկել նաև շրջակա միջավայրի գործոնների

ազդեցությունը տարբեր և նույն լանդշաֆտներում ապրող միևնույն և տարբեր տեսակներին պատկանող ժայռային մողեսների մակաբուծային ընկալունակության վրա:

Աշխատանքի նպատակը

Աշխատանքի նպատակն է Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի Հանրապետություններում լայն տարածում ունեցող *Darevskia* ցեղին պատկանող կուսածին և երկսեռ ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների համալիր ուսումնասիրությունը: Նշված նպատակի իրականացման համար առաջադրված խնդիրները հետևյալն էին.

1. Ուսումնասիրել ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների կազմը և ձևաբանական առանձնահատկությունները:
2. Ուսումնասիրել ժայռային մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածության էքստենսիվությունն ու ինտենսիվությունը:
3. Ուսումնասիրել մակաբուծային ընկալունակության յուրահատկությունը՝ կախված տեր օրգանիզմի սեռից:
4. Համեմատել տարբեր լանդշաֆտներում ապրող ժայռային մողեսների միևնույն տեսակների մակաբուծային ընկալունակության յուրահատկությունները:
5. Համեմատել միևնույն լանդշաֆտում ապրող ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների մակաբուծային ընկալունակության յուրահատկությունները:
6. Ցույց տալ տարբեր էկոլոգիական գործոնների ազդեցությունը ժայռային մողեսների մակաբույծներով վարակվածության վրա:
7. Ուսումնասիրել ժայռային մողեսների էկտոմակաբույծներին՝ որպես արյան մակաբույծների փոխանցողներ:
8. Համեմատել կուսածին և երկսեռ ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով:

Աշխատանքի գիտական նորույթը

1. Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետություններում տարածված ժայռային մողեսների 8 տեսակների մոտ հայտնաբերվել է *Karyolysus* և *Hepatozoon*

ցեղերին պատկանող արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպ: Առաջին անգամ տրվել է նրանց ամբողջական ձևաբանական բնութագիրը:

2. Առաջին անգամ բերված են ժայռային մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածության էքստենսիվության և ինտենսիվության վերաբերյալ տվյալներ:

3. Պարզաբանվել է երկսեռ տեսակներին պատկանող ժայռային մողեսների վարակվածությունը մակաբույծներով ըստ սեռի և նրանց տարբերության պատճառները:

4. Առաջին անգամ տրվել է տարբեր լանդշաֆտներում ապրող ժայռային մողեսների միևնույն տեսակների միևնույն արյան մակաբուծային ընկալունակության յուրահատկությունները:

5. Առաջին անգամ տրվել է միևնույն լանդշաֆտում ապրող ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների արյան մակաբուծային ընկալունակության յուրահատկությունները:

6. Ցույց է տրվել էկոլոգիական գործոնների (խոնավություն, ջերմություն) ազդեցությունը ժայռային մողեսների մակաբույծներով վարակվածության վրա:

7. Առաջին անգամ ուսումնասիրվել են ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների փոխանցողները, բացահայտվել է նրանց տեսակային պատկանելիությունը:

8. Ցույց է տրվել ժայռային մողեսների կուսածին և երկսեռ տեսակների արյան մակաբույծներով վարակվածության տարբերությունները:

Հեղազոտության տեսական և գործնական նշանակությունը: Աշխատանքում մանրամասն ուսումնասիրվել և նկարագրվել են Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետությունների տարածքում հանդիպող 8 տեսակի ժայռային մողեսների արյան մակաբույծները և էկտոմակաբույծները (տզերը): Կատարվել է կուսածին և երկսեռ տեսակի ժայռային մողեսների միջև արյան մակաբույծների տարբեր մորֆոտիպերի բաշխվածության համեմատություն: Բացահայտվել են արյան մակաբույծների տարածվածությունը, հաճախականությունը և նկարագրվել են նրանց ձևաբանական ու կարգաբանական առանձնահատկությունները: Ստացված

տվյալները լրացնում են համապատասխան գիտական ոլորտներում առկա բացթողումները:

Մեր կողմից ստացված արդյունքները կարող են կիրառություն գտնել բնական օջախային հիվանդությունների ուսումնասիրման և կանխարգելման գործում: Ստացված տվյալները թույլ կտան պարզել մակաբույծ-տեր փոխհարաբերությունները և մակաբույծի փոխանցման ուղիները: Կուսածին տեսակների առանց բեղմնավորման զարգանալու և դրա հետ մեկտեղ բարձր կենսունակության վերաբերյալ տվյալները կարող են որպես մոդել ծառայել տարբեր կենդանական խմբերի մոտ կլոնային առանձնյակներ ստանալու համար: Էկոտոմակաբույծների ուսումնասիրությունը թույլ է տալիս պատկերացնել արյան մակաբույծների կենսական շրջանի փուլերը:

Մեր կողմից ստացված տվյալները կարող են գործնական նշանակություն ունենալ կլոնային եղանակով բազմացող օրգանիզմների և բջջային օրգանոիդների ուսումնասիրման ժամանակ (օրինակ՝ միտոքոնդրիումների և Y քրոմոսոմի): Աշխատանքի տվյալները կարող են ներառվել բուսական համապատասխան մասնագիտական ծրագրերում՝ անողնաշար կենդանիների դասախոսությունների, ինչպես նաև մակաբուծաբանության հատուկ դասընթացների ժամանակ:

Հրապարակումներ: Ատենախոսության թեմայով տպագրվել է 6 գիտական աշխատանք:

Աշխատանքի նախնական փորձարկումներ: Ատենախոսության հիմնական դրույթներն ու ուսումնասիրության արդյունքները զեկուցվել են “Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа”, Ереван, 2011՝ միջազգային գիտաժողովում, ԵՊՀ կենսաբանության ֆակուլտետի կենդանաբանության ամբիոնի նիստերում:

Աշխատանքի կառուցվածքը և ծավալը: Աշխատանքը կազմված է ներածությունից, երեք գլուխներից, եզրակացություններից և օգտագործված գրականության ցանկից: Նյութը շարադրված է համակարգչային շարվածքի 119 էջերի վրա և պարունակում է 23 աղյուսակ, 21 նկար և 43 գծապատկեր: Օգտագործված գրականության ցանկը ներառում է 202 գիտական աշխատանքների անվանումներ:

ԳԼՈՒԽ 1. ԳՐԱԿԱՆ ԱԿՆԱՐԿ

1.1. Մակաբույծների դերը կենդանի օրգանիզմների պոպուլյացիաներում

Կենսաբանական բազմազանության մոտավորապես 1/3 զբաղեցնում են մակաբույծ օրգանիզմները: Մակաբուծությունը դիտվում է, որպես երկու օրգանիզմների միջև փոխհարաբերությունների ձև, որի դեպքում մակաբույծը տեր օրգանիզմին օգտագործում է որպես ապրելավայր և մշտական կամ ժամանակավոր սննդի աղբյուր, իսկ արտաքին միջավայրի հետ կապն իրականացնում է տիրոջ միջոցով (Шульц, 1967):

Էվոլյուցիայի ընթացքում մակաբույծների ծագման ուղիները բազմազան են: Դրա աղբյուր կարող են հանդիսանալ կենվորությունը, գիշատչությունը, կոմենսալիզմը, սիմբիոզը, պատահական մի օրգանիզմի մյուսում հայտնվելը և այլն (Беляков, 1986):

Մակաբույծի վնասակարության աստիճանը տիրոջ վրա տարբեր է: Հիմնականում մակաբույծը տիրոջ մոտ առաջացնում է հիվանդություններ, սակայն հաճախ տերը հանդիսանում է միայն մակաբույծի տարածող (Arneberg, Skorping, et al. 1998): Մակաբույծների տերեր կարող են լինել տարբեր բույսեր և կենդանիներ: Հաճախ տերը կարող է վարակված լինել միանգամից մակաբույծների մի քանի տեսակներով, որոնք մտնում են որոշակի փոխհարաբերությունների մեջ ինչպես տիրոջ, այնպես էլ իրար հետ: Մի տիրոջ ողջ մակաբույծները միասին կազմում են տվյալ կենդանու մակաբուծացենոզը (Беляков, Голубев и др., 1987, Кеннеди, 1978):

Մակաբույծներն ունենում են սպեցիֆիկության տարբեր աստիճաններ՝ կախված տարբեր տեսակի կամ խմբի տերերից, հարմարվածությունից: Նրանց զարգացման համար հիմնականում պետք են տարբեր կարգաբանական խմբեր՝ երկու կամ երեք տերեր (օր.՝ անոֆելես ցեղի մոծակն ու մարդը) (Безр, 1996, 1997, Сергеева, Безр, 2000): Տերերի փոփոխումը կապված է մակաբույծի սերունդների հաջորդականության հետ:

Տիրոջ մարմին մակաբույծները թափանցում են տարբեր եղանակներով՝ սննդի հետ (ալիմենտար), ծածկույթները ծակելով (պերկուտան), փոխանցողների՝ տզերի, մոծակների (տրանսմիսիվ եղանակ) միջոցով, միջձվային (տրանսօլիայ) կամ ներընկերքային (տրանսպլացենտար) ճանապարհներով և այլն (Гиляров, 1990): Տիրոջ պոպուլյացիաներում մակաբույծը բաշխվում է անհավասարաչափ, իսկ դա նշանակում է, որ տիրոջ պոպուլյացիայի մի փոքր մասում կենտրոնացված է

մակաբույծի պոպուլյացիայի բավականին մեծ մաս (Ciferri, 1952): Այս յուրահատկությունը սկզբունքային նշանակություն ունի տերերի պոպուլյացիայի գոյատևման համար (Forbes, 1993): Ամբողջ պոպուլյացիայի վարակման համար հաճախ բավական է լինում մեկ կամ մի քանի առանձնյակի առկայություն, որը կրում է շատ մեծ քանակությամբ մակաբույծներ (Arneberg, Skorpning, et al., 1998):

Մակաբույծների էվոլյուցիոն տենդենցը բերում է նրանց ելակետային վիճակի աստիճանական փոփոխության, ինչի արդյունքում տեղի է ունենում մակաբույծների ներքին կառուցվածքի պարզեցում և անձև զանգվածի ձևավորում (Keymer, and Read, 1991):

Մակաբույծներով վարակվածության աստիճանն ավելի է մեծանում տերերի սեռական զարգացման ընթացքում (Grossman, 1985; Schuurs and Verheul, 1990, (Anderson, and Gordon, 1982): Մակաբույծը կարող է ազդել տերերի սեռական զարգացման վրա: Շատ հաճախ, տարբեր կարգաբանական խմբերի մոտ, ավելի վարակված են լինում արուները, քան էգերը: Պատճառը կարող է լինել այն, որ արական հորմոնները՝ անդրոգենները, հատկապես տեստոստերոնը, կարող է ազդել տիրոջ իմունային համակարգի վրա և ճնշելով այն, հիանալի պայմաններ ստեղծել մակաբույծների զարգացման համար, որոնք, իրենց հերթին, ավելի հակված են վարակելու սեռահասուն տերերին (Zuk and McKean, 1996): Իմունային համակարգի առանձնահատկությունները կախված սեռից գրավել է շատ գիտնականների ուշադրությունը (Grossman, 1985, Salvador, et al., 1997; Appleby, et al., 1999; Dowell, 2001): Նշենք նաև, որ հորմոնները, բացի իմունային համակարգից, ազդում են նաև վարքագծի վրա:

Հորմոններից և սեռից կախված մակաբուծության մեխանիզմները կարող են լինել տարբեր: Ենթադրվում է, որ մակաբուծության առումով սեռից կախված տեսակները բավականին տարբերվում են (Zuk and McKean, 1996): Ըստ որոշ գիտնականների (Teather and Weatherhead, 1989; Promislow et al., 1992) արու առանձնյակների մակաբույծների նկատմամբ ավելի մեծ հակվածությունը բնորոշ է այն տեսակներին, որոնք ավելի հաճախ են ենթարկվում սթրեսի, քանի որ սեռական ընտրության ժամանակ ցուցաբերում են ավելի մեծ ակտիվություն և ավելի շատ են “աչքի ընկնում”: Կան մի շարք աշխատանքներ, որոնցում փորձում են պարզել, թե հորմոնային և էներգետիկ տարբերակումները կարող են, արդյո՞ք, առաջացնել սեռից կախված մակաբուծություն, թե ոչ (Grossman, 1985; Zuk, 1990, Zuk and McKean

1996): Դրա համար պետք է ստուգել սեռական երկձևության (դիմորֆիզմի) և զուգավորման առանձնահատկությունները (Pianka, 1970; Пианка, 1981):

Հայտնի է, որ մակաբույծները մշտապես գտնվում են տեր-օրգանիզմների հետ մրցավազքի մեջ: Ըստ Վան Վալենի կողմից առաջարկված “Կարմիր Թագուիու” վարկածի, տեր - օրգանիզմ և մակաբույծ փոխհարաբերությունների մրցավազքի ընթացքում սեռական վերատադրողականությունը հանդիսանում է օգտակար գենային մակարդակով, որն արտահայտվում է սերնդեսերունդ՝ որպես մակաբույծների զարգացող պոպուլյացիայի դեմ հակահարված (L., Van Valen, 1973; Pearson, Paul, 2001): Առանց բեղմնավորման վերարտադրողականությունը, որը բնորոշ է որոշ մանրէների, բույսերի և բազմաթիվ ցածրակարգ և մի շարք բարձրակարգ (ձկներ, երկկենցաղներ, սողուններ) կենդանիների, կարող է համարվել ավելի հարմար եղանակ: Մյուս կողմից, երկսեռ օրգանիզմների սերունդները գենետիկորեն յուրահատուկ են և մակաբույծների հանդեպ ունեն տարբեր ընկալունակություններ ((Vrijenhoek et. al., 2009):

Այս վարկածի տարբերակներից մեկը ենթադրում է, որ սեռական բազմացման առաջացման հիմքում ընկած է օրգանիզմների կայուն գենոտիպեր ստեղծելը, որպեսզի օրգանիզմը կարողանա պայքարել արագ զարգացող ախտածին մանրէների և մակաբույծների դեմ (Francis, 2000): Ի հակադրություն դրան, կլոնային ձևերն անփոփոխ ժառանգում են գենոտիպը, որին էվոլյուցիոն երկարատև ժամանակաշրջանում կարողանում է հարմարվել մակաբույծը (Rhen, and Crews, 2007): Այսինքն, կուսածին ձևերը կարող են ավելի հակված լինել մակաբույծներով վարակմանը, քան երկսեռները (Moritz, 1991), հետևաբար ենթակա են ավելի արագ ոչնչացման: Առաջարկվել է վարկած, համաձայն որի, կուսածին ձևերը տարբեր ժամանակաշրջանում և տարբեր վայրերում անընդհատ ծագում և ոչնչանում են միևնույն ծնողական ձևերի մոտ (Даревский, 1982): Ազդում է, արդյոք, բացասաբար արական սեռի բացակայությունը միասեռ տեսակների վրա: Հանդիսանում է, արդյոք, կուսածնությունն էվոլյուցիոն փակուղի: Միասեռ օրգանիզմներին բնորոշ է կարճ էվոլյուցիոն ճանապարհ (Lynch, Gabriel, 1983), չնայած կուսածին եղանակով բազմացող անվանորդերի Bdelloidea և Darwinulidae տեսակները գոյություն ունեն արդեն միլիոնավոր տարիներ ((Mittwoch, 1978; Гребельный, 2005; Fontaneto, 2004): Այսինքն ոչ միշտ են կուսածին ձևերը “դատապարտված” վաղ ոչնչացման և կարող

են գոյատևել երկարատև ժամանակամիջոցում՝ չզիջելով երկսեռներին ո՛չ կենսունակությամբ (Аракелян, 2002), ո՛չ էլ դրված ձվերի քանակով (Даревский, 1967):

Ներկայումս բնության մեջ հայտնի են մոտ 60 տեսակ ողնաշարավոր կուսածին կենդանիներ: Ընդ որում, կուսածին ձևերն առավել տարածված են հյուսիսային լայնություններում, բարձր լեռնային շրջաններում, կղզիներում և ոչ հաճախ փոփոխվող վայրերում (Cuellar, 1977; Bell, 1982): Նման վայրերին բնորոշ են քիչ թվով տեսակներ և թույլ կենսաբանական փոխազդեցություններ (Crews, Grassman, et al., 1986; Hamilton et al., 1990): Նման համակարգում միասեռ տեսակները շատ լավ գոյատևում են և կենսաբանական մրցավազքի կարիք չի լինում: Էվոլյուցիայի արագություն վրա ազդում են բազմաթիվ գործոններ: Համիլթոնը (Hamilton, et al., 1982) նշում է, որ ամենակարևոր կենսաբանական գործոնը հանդիսանում է կարճ կենսաշրջանով մակաբույծների ազդեցությունը: Արագ էվոլյուցիա ապրող մակաբույծը ստիպում է տիրոջը կուտակել հարմարանքներ, որոնք բերում են տվյալ տիպի մակաբույծի հանդեպ կայունության ձեռք բերմանը (Anderson, and Gordon, 1982): Միասեռ ձևերը, որոնք ունակ չեն արագ էվոլյուցիայի, ավելի հաճախ են ենթարկվում մակաբույծների ազդեցությանը, որոնք էլ նվազեցնում են նրանց առավելությունը երկսեռ ձևերի համեմատ: Չնայած Լինչը (Lynch, 1983) բացատրում է, որ միասեռ տեսակներն ավելի հանդուրժող են միջավայրի պայմանների նկատմամբ, որն ամրապնդվում է սերնդեսերունդ: Անհրաժեշտ է նշել, որ *Darevskia* ցեղի կուսածին և երկսեռ ժայռային մողեսներն ապրում են միևնույն տարածքում և ենթարկվում են միևնույն մակաբույծների ազդեցությանը, դրանով հանդիսանում են իդեալական օբյեկտ^a տեր-մակաբույծ փոխհարաբերություններն ուսումնասիրելու և “Կարմիր թագուհու” վարկածը բացատրելու համար (Wolinska, Lively, et al., 2008): Ի հակառակ այն բանի, որ կուսածին ձևերը դատապարտված են ոչնչացման, ժայռային մողեսները զբաղեցնում են բավականին լայն արեալ և քանակական առումով հաճախ ճնշում են երկսեռ ձևերին: Հնարավոր է նաև, որ հարմարողականության բարձրացումը հաճախ ուղեկցվում է ձևաբանական և ֆիզիոլոգիական ավելի էական փոփոխություններով, քան մանր արոմորֆոզները, որոնք ընկած են տեսակների դեգեներացիայի հիմքում (Ridley, M. 1995):

Մակաբույծ-տեր փոխհարաբերությունների ուսումնասիրությունները հանդիսանում են կենսաբանության, էկոլոգիայի և էվոլյուցիոն տեսության կարևորագույն հարցերից մեկը (Nordling, Andersson, et al., 1998; Real, 1996): Այդպիսի ուսումնասիրության կարևորությունը կայանում է նրանում, որ մակաբույծը կարող է ազդել տիրոջ պոպուլյացիայի կենսաբանության, էկոլոգիայի և էվոլյուցիայի վրա (Dawkins, 1990; Gulland, 1995; Morand and Poulin, 2000; Hudson et al., 2002): Մակաբուծային հիվանդությունները լուրջ վտանգ են ներկայացնում կենդանիների թվաքանակի, գյուղատնտեսության, մարդկանց առողջության, հետևաբար, նաև մակաբույծ-տեր համակարգի էկոլոգիայի վրա (Cleaveland et al., 2002; Galvani, 2003):

Վայրի կենդանիների պոպուլյացիայում մակաբույծ-տեր փոխհարաբերությունների ուսումնասիրությունը կարևորվում է նաև նրանով, որ այն ցույց է տալիս էկոհամակարգերում առկա կապերը և էվոլյուցիայի զարգացման ուղիները (Real, 1996; Schall and Pearson, 2000):

Ինչպես տերերի, այնպես էլ մակաբույծների պոպուլյացիաները հանդիսանում են կենսագեոգենոզների պարտադիր բաղադրիչ մասեր, որոնց դիմացկունությունը կախված է նրանց կազմի մեջ մտնող կենդանի օրգանիզմների տեսակային բազմազանությունից (Марков, Лукина, и др., 1964): Էկոհամակարգերում մակաբույծները հանդիսանում են երկրորդ և երրորդ կարգի կոնսումենտներ և էական նշանակություն ունեն նյութերի կենսական շրջանառության մեջ (Сонин, Беэр, Ройтман, 1999): Նրանցից ամենաախտածիններն առաջացնում են տեր առանձնյակների մեծաքանակ ոչնչացում, կարգավորում են տերերի պոպուլյացիայի թվաքանակը՝ դրանով իսկ նպաստելով էկոլոգիական բալանսի պահպանմանը (Контримавичус, 1982): Մակաբույծները կարևոր ազդեցություն են ունենում տիրոջ պոպուլյացիայի վրա^a չեզոքացնելով պոպուլյացիայի կենսունակությունը նվազեցնող ալելները (Беклемишев, 1970; Miller, 1997):

Այսպիսով, որոշակի կենսագեոգենոզների պայմաններում մակաբույծ-տեր փոխհարաբերությունները նպաստում են պոպուլյացիայի կայունությանը, միաժամանակ հանդես են գալիս որպես բնական ընտրության գործոն^a նվազեցնելով տիրոջ պոպուլյացիայի վրա ոչ սպեցիֆիկ գենետիկական բեռը (Кеннеди, 1981):

Բացի դրանից, առավել վարակված առանձնյակների ոչնչացումը բերում է նաև նրանց մակաբույծների ոչնչացմանը, ինչն էլ բերում է միկրոէվոյուցիոն գործընթացների ակտիվացման (Догель, 1962):

Տեր-մակաբույծ համակարգում գործում են մի շարք փոխհարաբերություններ.

Տարածական փոխհարաբերություններ - Տեր-մակաբույծ տարածական փոխհարաբերությունները դա ախտածնի տեղակայումն է որոշ օրգաններում և հյուսվածքներում, որը կարող են օգտագործել տեսակային պատկանելությունը որոշելու համար (Ciferri, 1952):

Ֆիզիոլոգիական փոխհարաբերություններ - Չնայած տիրոջ մասնագիտացումը կարող է լինել ավելի ուժեղ, մակաբույծի տեղակայումը տիրոջ օրգանիզմում հազվադեպ է լինում միայն մեկ վայրում: Հատուկ և էքստրահատուկ տաքսաներում տիրոջ մասնագիտացումը կարող է շատ ավելի տարածված լինել (Santos, De, et al., 2005):

Բ.Ա. Աստաֆևը և Օ. Ե. Պետրովն առաջարկեցին մակաբուծության էվոյուցիոն-գենետիկական տեսությունը, ըստ որի, տերը և մակաբույծը կազմում են էվոյուցիայի ընթացքում ձևավորված ոչ միայն ֆիզիոլոգիական, այլև գենետիկական միասնական համակարգ (Астафьев, Петров, 1992): Հեղինակների կարծիքով, մակաբուծությունը ձևավորվում է ախտածին օրգանիզմների սիմբիոտիկ համակարգերի բազմապիսի փոխհարաբերությունների ընթացքում (Gustafsson, et al. 1994): Ինչպես տիրոջ, այնպես էլ մակաբույծի գենոմը փոփոխվում է: Արդյունքում, տիրոջ մոտ ձևավորվում են ավելի կատարելագործված պաշտպանական մեխանիզմներ, իսկ մակաբույծների մոտ՝ դրանցից խուսափելու եղանակներ: Այսինքն, ստեղծվում է մի համակարգ, որը երկկողմանի շահավետ է և՛ տիրոջ, և՛ մակաբույծի համար (Oppliger and Clobert, 1997; Oppliger et al., 1998; Fargallo and Merino, 2004): Երկու օրգանիզմների՝ տիրոջ և մակաբույծի փոխազդեցությունը բերել է նրան, որ էվոյուցիայի ընթացքում նրանք հարմարվել են իրար և երկուսի փոփոխությունն էլ տեղի է ունենում միաժամանակ կամ մեկի փոփոխությունը բերում է նաև մյուսի փոփոխությանը (Price, 1980): Այս մեխանիզմը բերում է համատեղ էվոյուցիոն համալիրների առաջացման և պնդումը, որ ժամանակակից օրգանիզմների մեծ մասը ձևավորվել են մակաբույծների հետ կոէվոյուցիայի

հետևանքով, և, որ նրանք են հանդիսանում էվոլյուցիայի շարժիչ ուժերից մեկը, բոլորովին էլ չափազանցված չէ (Miller, 1997):

1.2. Մակաբույծների դասակարգումը:

Մակաբույծների դասակարգումը կատարվում է մի շարք առանձնահատկությունների հիման վրա.

1. Ըստ տեր օրգանիզմի կարգաբանության տարբերում ենք բուսական (phyto-) և կենդանական (zooparasite) մակաբույծներ (Ройтман, 1981):
2. Ըստ տիրոջ օրգանիզմում տեղակայման տարբերում են արտաքին (ectoparasite) և ներքին (endoparasite) մակաբույծներ (Догель, 1962):
3. Մակաբույծների մի մասը տիրոջ վրա գտնվում է ժամանակավոր՝ միայն սնունդ ստանալու նպատակով (օրինակ՝ մոծակներ, քոռուկներ, տզրուկներ), մյուսները՝ մարմնի վրա ապրում են մշտապես (ոջիլներ): Որոշ մակաբույծներ ապրում են ենթամաշկային շերտերում (որոշ միջատների թրթուրներ): Արտաքին միջավայրի հետ սերտորեն կապված են մարմնի խոռոչներում բնակվող մակաբույծները (քթի, ականջների, բերանի, աչքի շաղկապենու): Էնդոմակաբույծները կարող են ապրել տիրոջ ցանկացած օրգանում և հյուսվածքում (Балашов, 2000):

Տեղակայումից կախված տարբերվում են.

ա) արտաքին միջավայրի հետ հաղորդակցվող օրգանների մակաբույծներ (թոքեր, աղի, միզասեռական համակարգի օրգաններ)՝ տարբեր մտրակավորներ, ամեոբաներ, որդեր և այլն (Кеннеди, 1978):

բ) արյան մակաբույծներ, որոնք բաժանվում են պլազմայում, էրիթրոցիտներում և լեյկոցիտներում բնակվող ձևերի (արյան մակաբույծներ են միկրոֆիլարիաները, հեմոգրեզարիները, տրիպանոսոմաները) (Бейер, и Сидоренко, 1984):

գ) հյուսվածքային էնդոմակաբույծներ, որոնք ապրում են տիրոջ մարմնի տարբեր հյուսվածքային հարթություններում, օրինակ՝ միջաձիգ-զուլավոր մկաններում (սարկոսպորիդներ, տրիխինելաներ), ուղեղում (տրիպանոսոմաներ, ժապավենաձև որդերի ֆինաներ), աճառում, շարակցական հյուսվածքում (միքսոսպորիդիաներ), նյարդաթելերում (ոչխարի ուղեղորդ) և այլն: Հյուսվածքային մակաբուծության

ժամանակ մակաբույծները կարող են թափանցել առանձին բջիջներ (մալարիայի հարուցիչը՝ մարդու արյան էրիթրոցիտներ, կոկցիդները՝ աղիքի էպիթելի բջիջներ):

Ժամանակային շրջանակները տատանվում են մի քանի վայրկյանից (մարդու արյունը ծծելու ընթացքը մալարիայի էգի մոտ) մինչև ամբողջ կյանքի ընթացքում (մակաբույծ որդեր) (Краснощечков, 1995):

դ) արտաքին միջավայրի հետ չհաղորակվող խոռոչների մակաբույծներ:

Մակաբուծության մեջ տիրոջ դասակարգման համար առավել կարևոր են երկու մոտեցումներ՝ ըստ օլիգո- և մոնոքսեն մակաբույծների (Сергеева, Беэр, 2000; Нигматуллин, 2001):

Առաջին դեպքում, որպես չափանիշ, օգտագործում են տեր-օրգանիզմի այն գործընթացը, որը պետք է մակաբույծի զարգացման տարբեր փուլերի անցկացման համար: Ըստ այդ տեսակետի տարբերում են վերջնական (definitive, final), միջանկյալ (intermediate I, II, III), պարատենիկ (paratenic), փոխադրող կամ տրանսպորտային (transport), պահեստարանային (reservoir), լրացուցիչ (additional, supplementary), ներդրված (intercalary) և հետցիկլիկ (postcyclic) տերեր (Шульц, Гвоздев, 1972):

Երկրորդ մոտեցումը հիմնված է տեր-մակաբույծ համակարգի փոխհարմարողականության աստիճանի վրա: Այս դեպքում օգտագործում են տվյալ տիրոջ վարակունակության և մակաբույծի ձևաբանական-ֆիզիոլոգիական վիճակի էքստենսիվությունն ու ինտենսիվությունը: Ըստ մակաբույծների համար ունեցած նշանակության նվազման տարբերում են տերերի հետևյալ խմբեր. պարտադիր (obligate, real), հնարավոր կամ պոտենցիալ (potential, facultative), պատահական (occasional, accidental), ժամանակավոր կամ սպորադիկ (sporadic) և կապտիվ կամ գերված (captive) տերեր (Догель, 1947, 1962; Шульц, Гвоздев, 1972): Այս երկու դասակարգումները սերտորեն կապված են և հաճախ լրացնում են մեկը մյուսին: Օրինակ՝ վերջնական պարտադիր տերեր և այլն:

Շատ մակաբույծների զարգացման համար անհրաժեշտ է շրջան կատարել վերջնական և միջանկյալ տերերի միջև (Догель, 1962, Беклемишев, 1956, 1970): Այդ տերերը կարող են լինել ինչպես մեկ, այնպես էլ տարբեր տեսակի, դասի կամ տիպի ներկայացուցիչներ: Վերջնական տեր անվանում են այն կենդանիներին, որոնք

ապաստան են հանդիսանում մակաբույծի սեռահասուն առանձնյակների համար, իսկ միջանկյալ, որոնք ապաստարան են մակաբույծի երիտասարդ փուլերի համար (Davies, and Johnston, 2000): Ըստ Վ.Ա. Դոգելի (Догель, 1947) այն օրգանիզմը, որում մակաբույծն ապրում է երիտասարդ, թրթուրային վիճակում, կոչվում է միջանկյալ:

1.3. Սողունների մակաբույծները:

Սողունների մոտ մի շարք գիտնականների կողմից նկարագրվել են տարբեր ցեղերի (*Haemoproteus*, *Plasmodium*, *Leucocytowon* և այլն) պատկանող առավել քան 300 տեսակի ներբջջային արյան մակաբույծներ (Бейер, 1979; Telford, and McLaughlin, 1994; Telford, Wozniak, et al., 2001): Դրանք հիմնականում վարակում են միջանկյալ տիրոջ էրիթրոցիտները, ավելի քիչ դեպքերում կարող են վարակել նաև լեյկոցիտները (Wozniak, Kazacos, et al. 1996): Արյան մակաբույծները հանդիպում են կենդանական բոլոր խմբերի, առավել հաճախ սողունների մոտ (Бейер, И Сидоренко, 1973; 1984; Mathew, Van Den Bussche, et al., 2000; Morrison, 2009): Վերջիններս հանդիսանում են նրանց միջանկյալ տերերը, որոնց օրգանիզմում տեղի է ունենում մերոգոնիան և գամետոգոնիայի սկզբնական փուլերը՝ մինչև գամոնտների առաջացում (Moco, Dwyer, et al., 2002; Бейер, Сидоренко, 1984), իսկ անողնաշարավոր տիրոջ մոտ ձևավորվում են գամետները և տեղի է ունենում սպորոգոնիան (Williams, Mahrt, et al., 1980; Telford, 2008):

Թելֆորդի և Սվանի կողմից նկարագրվել են արյան մակաբույծների 6 ցեղեր, որոնք վարակում են միայն տիրոջ էրիթրոցիտները (Telford, et al., 2010; Svahn, 1975): Այս 6 ցեղից 4-ը սպեցիֆիկ են միայն մողեսների համար: Դրանք են՝ *Haemogregarina*, *Hemoliva*, *Karyolysus* և *Hepatozoon* (Macintire, Vincent-Johnson, et al., 1997): Ընդ որում, *Karyolysus* ցեղը հայտնաբերվել է միայն *Lacertidae* և *Scincidae* ընտանիքների մողեսների մոտ, ինչը խոսում է նրանց խիստ սպեցիֆիկության մասին (Красильников, 1967; Smith, 1996; Ray, and Choudhary, 1984):

Թ. Բեյերն ուսումնասիրելով *Lacerta* ցեղին պատկանող ժայռային մեղեսներին, նկարագրել է *Karyolysus* ցեղի հինգ տարբեր ձևեր (Бейер и др. 1969-1973), որոնց տեսակային պատկանելիությունը մինչ այսօր բացահայտված չէ: Կան մի շարք այլ աշխատանքներ, որտեղ նշվում է, որ մողեսների մոտ հիմնականում մակաբուծում են

Hepatozoon ցեղի ներկայացուցիչները (Miller 1908; Wozniak, Kanitz, et al., 1996; Telford, 2008):

Ի տարբերություն այլ կենդանիների, որտեղ ներերիթրոցիտային մակաբույծների փոխանցումը կատարվում է միայն արյունածուծ տեր-օրգանիզմների միջոցով (Moullia, 1999; Morrison, 2009): Հեմոգրեգարիներով կարելի է վարակվել ինչպես այս եղանակով, այնպես էլ վերջնական տիրոջը կուլ տալու ճանապարհով (Miller, 1908): Օձերին ու մողեսներին, *Hepatozoon*-ի և *Hemoliva*-ի փոխանցումը սովորաբար կատարվում է արդեն վարակված երկկենցաղներով և մողեսներով սնվելիս (Ball, 1967):

Արյան մակաբույծների մի շարք ցեղեր փոխանցվում են իքսոդային, արգասային և գամազային տզերի միջոցով (Herman, 1968; Беклемишев, 1970): Բացի տզերից գոյություն ունեն շատ անողնաշարավոր կենդանիներ, որոնք հանդիսանում են մակաբույծների փոխանցողներ, օրինակ՝ տզրուկները, ոջիկները, լվերը, ճանճերը, փայտոջիկները, մոծակները, մլակները և այլն (*Hepatozoon spp.*) (Беклемишев, 1958): *Karyolysus*-ը կարող է փոխանցվել հողվածոտանիների և տզրուկների միջոցով (Smallridge, and Bull, 1999; Sloboda, Kamler, et al., 2007):

Առաջին անգամ արյան մակաբույծները ճարպիկ մողեսների մոտ նկարագրվել են 1885 թվականին՝ Դանիլևսկու կողմից (Danilewskii, 1885), իսկ Կովկասի ժայռային մողեսների մոտ՝ Կրասիլնիկովի կողմից (Красильников, 1967): Հետագայում այդ աշխատանքները շարունակվել են Բեյերի և համահեղինակների կողմից (Beyer, 1976, 1977; Beyer, et al., 1981; Бейер, и Селиванова, 1969):

Ժայռային մողեսների մոտ հայտնաբերված և նկարագրված են արյան մակաբույծների երկու ցեղեր՝ *Hepatozoon* և *Karyolysus* (Бейер, и Сидоренко, 1973; Moler, and Butler, 2008): Այլ ցեղերի առկայությունը չի բացառվում, սակայն համապատասխան աշխատանքներ դեռևս կատարված չեն:

Տիպ Apicomplexa, Դաս Conoidasida, Կարգ Eucoccidiorida, Ե/կ Adeleorina, Ընտանիք Hepatozoidea, Ցեղ *Hepatozoon* Miller, 1908

***Hepatozoon*:** Ներբջջային մակաբույծներ են, որոնք զարգանում են տերերի հերթագայությամբ (Miller, 1908): Վերջնական տերերի՝ տզերի օրգանիզմում հանդիպում են խոշոր օօցիստներ, որոնք պարունակում են մեծ թվով սպորոզոիտներ

կրող բազմաթիվ սպորոցիստներ: Վարակված տիզը սնունդ է հանդիսանում միջանկյալ տիրոջ համար (Miller, 1908): Արդյունքում սպորոզոիտներն անցնում են արյան հոսք, առաջանում են մերոնտներ, որոնք տեղաշարժվում են դեպի լյարդի էնդոթելային բջիջներ: Լյարդում, մի քանի շրջաններից հետո, նրանք անցնում են ծայրամասային արյան բջիջներ, վեր են ածվում գամոնտերի, որոնք էլ վարակունակ փուլ են հանդիսանում տզերի համար (Hoare, 1932):

Ներբջջային փուլեր: Էրիթրոցիտներում *Hepatozoon*-ի գամոնտները բանանաձև են: Ի տարբերություն *Haemogregarina* տեսակների, շատ *Hepatozoon* ցեղի գամոնտներ ծոված չեն և ձգվում են տեր-բջջի երկարությամբ: Երկու ծայրերը հիմնականում բութ են կամ մեկը մի փոքր սեղմված է: Գամոնտի ցիտոպլազման կարող է լինել միատարր կամ կրել կլորավուն վակուոլներ: Որոշ տեսակների ցիտոպլազմայում կան ազուրոֆիլիկ ցրված հատիկներ: Հասուն գամոնտների մարմնի երկարությունն անցնում է 20 μm : Նրանց կորիզները հիմնականում գտնվում են մարմնի կենտրոնում, երբեմն մի փոքր շեղվում են դեպի բևեռ և զբաղեցնում են մարմնի մեկ երրորդը: Որոշ տեսակների մոտ այն երկարացված ու նեղ է և զբաղեցնում է գամոնտի մարմնի կեսը: Երիտասարդ գամոնտները, որոնց հաճախ գրականության մեջ անվանում են տրոֆոզոիտներ, ձգված մարմնով (սակայն հասուն գամոնտից ավելի կարճ) ձևեր են, որոնց կորիզը զբաղեցնում է մակաբույծի մարմնի մեծ մասը: Տեր բջիջը հաճախ ձևափոխված ու մեծացած է և երբեմն կարելի է նկարագրվել, որպես լիզիսի ենթարկվող վիճակ: Ներկման արդյունքում գամոնտների մի մասը ներկվում է բաց, մյուսներն ավելի մուգ, ինչը, ամենայն հավանականությամբ, կապված է նրանց սեռական դիմորֆիզմի հետ (Miller 1908; Wozniak, Kanitz, et al., 1996; Telford, 2008): Շրջանառու արյան էրիթրոցիտներում հաճախ լավ տեսանելի են պատիճավորված գամոնտները: Պատիճի գործառույթը մինչև վերջ պարզաբանված չէ. գուցե դա օգնում է գամոնտին խուսափել մարսվելուց կամ տեր օրգանիզմի իմունային համակարգի պատասխանից (Veiga, Salvador, et al., 1998):

Արտաքին փուլեր: Օօցիստները գնդաձև կամ ձվաձև են: Չափսերը կարող են հասնել մինչև 300 μm : Երբեմն նկատելի է մնացորդային մարմնիկը: Հասուն օօցիստները շատ փուփսր են և անողնաշարավոր տիրոջ օրգանիզմում ենթարկում են փլուզման: Սպորոցիստները նույնպես օվալ կամ ձվաձև են, երբեմն երկարացված: Արտաքինից շրջապատված են թաղանթով: Ինչպես օօցիստի, այնպես էլ սպորոցիստի չափսերը կախված են նրանում եղած սպորոզոիտների քանակից: Վերջինս էլ հաճախ *Hepatozoon* ցեղի տարբեր տեսակների համար հանդիսանում է

տարբերակիչ հատկանիշ (Telford, 2008): Սպորոզոիտները երկար և նեղ են ու սպորոցիստում ունեն անկանոն դասավորություն: Կորիզը գտնվում է կենտրոնում:

Տիպ Apicomplexa, Դաս Conoidasida, Կարգ Eucoccidiorida, Ե/Կ Adeleorina, Ընտանիք Karyolysidae, Ցեղ Karyolysus Labbe', 1894

Karyolysus - Սողունների մակաբույծ է, որը դեռևս նկարագրված է մողեսների 2 ցեղերի մոտ՝ *Lacerta* և *Podarcis* (*Lacertidae*): *Karyolysus* - ի տարբեր տեսակներով վարակումը կատարվում է տզերի միջոցով: Կարող է տեղի ունենալ նաև մակաբույծի փոխանցում ձվի միջոցով (տրանսօվիալ փոխանցում): Արյունածծման արդյունքում գամոնտներն անցնում են վերջնական տիրոջ օրգանիզմ և "կազմում են զույգեր": 48 ժամվա ընթացքում մակրոգամետոցիտները կլորանում են: Մակրո- և միկրոգամետոցիտները միաձուլվում և կիսվում են՝ առաջացնելով 2 միկրոգամետոցիտներ, որոնցից մեկը բեղմնավորում է մակրոգամետին^a առաջացնելով օօցիստներ: Վերջիններս կամ անցնում են տզի ստամոքսի էպիթելային բջիջներ (*K. lacertae*) կամ էլ հեմոցել (*K. lacazei*) (Reichenow, 1921; Svahn, 1975b): Օօցիստում ձևավորվում են մոտ 16 շարժուն սպորոկիներտներ, որոնք ազատվելով օօցիստից, անցնում են տզի ձվի մեջ և վեր են ածվում 16-32 սպորոզոիտ պարունակող սպորոցիստի: Երբ վարակված վերջնական տերը որպես կեր անցնում է մողեսի օրգանիզմ, սպորոզոիտներն թափանցում են մողեսի թոքերի, սիրտի, լյարդի և լեղապարկի մազանոթներ և անցնում են մերոգոնիայի մի քանի փուլեր: Վարակումից 30 օր անց նրանց կարելի է տեսնել ծայրամասային արյան էրիթրոցիտներում: Կենսաշրջանը կրկնվում է:

Էկտոմակաբույծներ - Տզերը մանր սարդակերպեր են, հայտնի է նրանց մոտ 20 հազար տեսակներ: Ապրում են Երկրագնդի բոլոր աշխարհամասերում (Астафьев, Петров, 1992): Նրանք կարող են տարիներ շարունակ իրենց օրգանիզմում պահել տարբեր հիվանդությունների հարուցիչներ, փոխանցել սերունդներին՝ պահեստարաններ հանդիսանալով այդ վարակների հարուցիչների համար (Беклемишев, 1958; Назарова, 1961; Земская, 1973): Նրանք մոտավորապես 80 ինֆեկցիոն հիվանդությունների փոխանցողներ են, որոնցից 20-ը վարակում է նաև մարդուն (Балашов, 1967; 1992): Մակաբույծ տզերի որոշակի մաս մշտական ապրում է տեր-օրգանիզմի վրա սնման ժամանակ (արգասային տզեր), որոշները սնվում են մի քանի օր (իքսոդային տզերը), երրորդները չեն լքում տիրոջը ողջ կյանքում (քուսի և որոշ գամազային տզեր) (Брегетова, 1952; Сердюкова, 1956): Արյունածուծ տզերի

մոտ լավ են զարգացած թքագեղձերը, որոնց արտազատուկն ունի հակամակարդիչ ազդեցություն (Арзамасов, 1961; Павлов, Иешко, 1986):

Բոլոր տզերը բաժանասեռ են, մեծամասնությունը ձվածին են, կան նաև կենդանածիններ (Гинецинская, Добровольский, 1978): Ձվից զարգանում է թրթուրը, ապա նիմֆան և սեռահասուն առանձնյակը՝ իմագոն: Տարբեր տեսակների մոտ թրթուրից նիմֆայի անցումը տևում է 10 օրից մեկ տարի, ձվից հասուն ձևի առաջացումը՝ 6 ամսից մի քանի տարի (Земская, 1951; Бреев, 1972; Цейтлин, 1982):

Մի շարք մորֆոֆիզիոլոգիական և գենետիկական տվյալների հիման վրա տզերի ենթադասը դասակարգվում են երկու կարգերի՝ *Acariformes* և *Parasitiformes*: *Acariformes*-ն իր հերթին բաժանվում է երկու ենթակարգի *Sarcoptiformes* և *Trombidiformes*: Վերջինս իր մեջ ընդգրկում է ավելի քան 22 000 տեսակ, որոնց անվանում են այսպես կոչված “ծծող տզեր”: Նրանց բերանային ապարատը հարմարվել է բույսերի և կենդանիների հեղուկները ներծծելու համար (Norval, 1975; Walker, 2004):

Ըստ կենսաշրջանի տարբերում են էվոլյուցիոն ուղղություն ունեցող երկու խումբ: Առաջին խումբը պարզունակ *Endeostigmata* են: Նրանց բնորոշ է նեոտոնիայի երևույթը և կենսաշրջանի փուլերի կրճատումը, ինչն էլ պայմանավորված է զարգացման ողջ ընթացքում կենսապայմանների միօրինակությամբ և թաքնված կենսակերպով (Бреев, Минарж, 1979; Филиппова, 1958): *Prostigmata*-ի ներկայացուցիչները հանդիսանում են բույսերի և կենդանիների մշտական մակաբույծներ (Pham, et all., 2001): Մյուս խումբը կարմրամարմին տզերն են (վերնաընտանիք *Trombea*), որոնք բնորոշվում են բարդ կենսաշրջանով (Федоров, 1970; Балашов, 1967, 1992): Հողում բեղմնավորված ձվերից դուրս են գալիս նախաթրթուրները, որոնք սպառելով դեղնուցի պաշարը վեր են ածվում թրթուրի: Վերջինս վարում է մակաբույծ կենսակերպ, ծծում է մեծ քանակությամբ արյուն և ավիշ, չափսերով խիստ մեծանում, ընկնում է հողի մեջ և վեր է ածվում չսնվող պրոտոնիմֆայի, ակտիվ դեյտոնիմֆայի, չսնվող տրիտոնիմֆայի, ապա ակտիվ իմագոյի (Бердыев, 1998): Դեյտոնիմֆան և իմագոն վարում են գիշատիչ կենսակերպ, սնվում են մանր հողվածոտանիներով և նրանց ձվերով (Proctor, 1998): Մակաբույծ թրթուրն ունի կարմնավուն, պարկաձև մարմին՝ ծածկված խիտ կուտիկուլայով: Վերջույթների վրա խոզանների քանակը քիչ է: Բերանային ապարատը հարմարված է տեր-օրգանիզմի ծածակույթները ծակելու և հեղուկը

ներծծելու համար: Դեյտոնիմֆան և իմագոն առավել խոշոր են չսնված թրթուրից: Ունեն լավ զարգացած, բազմաթիվ զգայարաններ կրող վերջույթներ (Ланге, 1969):

Մակաբույժ թրթուրներն ակտիվ տարածված են սողունների, թռչունների և կաթնասունների, այդ թվում մարդկանց շրջանում: Մարդկանց մոտ այն առաջացնում է բազմաթիվ, այդ թվում՝ ճապոնական գետային տենդ հիվանդությունը:

1.4. Հայաստանում հանդիպող ժայռային մողեսները և նրանց կենսաբանական առանձնահատկությունները

Կենդանաբանության ասպարեզում 20-րդ դարի կարևոր հետազոտություններից է բարձրակարգ ողնաշարավոր կենդանիների մոտ կուսածնությամբ բազմանալու առանձնահատկության հայտնաբերումը: Կուսածնությունը լայն տարածված է բուսական թագավորությունում և մեծաքանակ անողնաշարավոր կենդանիների շրջանում (Stone, 1995): Առաջին անգամ 1957 թ., ռուս կենդանաբան Իլյա Դարևսկին նկատեց, որ Հայաստանի ժայռային մողեսների որոշ տեսակների պոպուլյացիաները կազմված են միայն էգերից և դրանք բազմանում են կուսածնությամբ (Darevsky, 1957, Азелл, Даревский, 1974; Darevsky et al., 1985):

Ի. Ս. Դարևսկու հայտնագործությունից երկու տարի անց կուսածնություն նկարագրվեց նաև հյուսիս-ամերիկյան մողեսների մոտ (ընտանիք *Teiidae*, ցեղ *Cnemidophorus*) (Crews, and Fitzgerald, 1980): Այս հայտնագործությունից հետո հայտնաբերվեցին կուսածնությամբ բազմացող ողնաշարավոր կենդանիների մի ամբողջ համալիր՝ ձկների, երկկենցաղների, սողունների շրջանում (Crews, Grassman, et al. 1986): Կուսածնության երևույթը հայտնաբերվեց նաև մողեսներից՝ իգուանանների (Nosowitz 2010), քամելիոնների (Necas, 2004), գիշերային մողեսների (Kearney et al., 2005), օձերից՝ կույր օձերի (Wynn et al., 1987), լորտուների (Reynolds et al., 2012) և վիշապների մոտ (Groot et al.): Վերջերս կուսածնություն է նկարագրվել նաև վարանների երկու տեսակների, այդ թվում Ինդոնեզիայի Ֆիջի և Կոմոդո կղզիներում ապրող աշխարհի ամենամեծ մողեսի՝ կոմոդյան վարանի մոտ (Watts, et al., 2006):

Այնուամենայնիվ, սողունները և, առաջին հերթին, ժայռային մողեսները մնում են գիտական հետազոտություններին համապատասխանող հետաքրքիր և հեռանկարային օբյեկտները (Cuellar, 1971): Ուսումնասիրելով Կովկասում լայն տարածում ունեցող *Lacerta* ցեղին պատկանող ժայռային մողեսների երկսեռ ու կուսածին տեսակների ձևաբանական և գենետիկական առանձնահատկությունները, գիտնականները եկան այն հետևությանը, որ կուսածնությամբ զարգացող ժայռային մողեսները միասին ապրող երկսեռ ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների հիբրիդիզացիայի արդյունք են, որոնք զբաղեցնում են ընդհանուր տարածք (Даревский, 1967, Аззел, Даревский, 1974, Даниелян, 1989): Այդպիսի միջտեսակային խաչասերումը հաճախ բերում է մուտացիայի առաջացման, որի արդյունքում ձվաբջիջը կարող է զարգանալ առանց բեղմնավորման: Արդյունքում առաջանում են մայրական ձևի բացարձակ կլոններ (Даревский, 1962, 1967, 1982; Даниелян, 1971; Даниелян, 1989; Даревский, Даниелян, 1967, 1969; Crews, 1998, Даниелян, Аракелян, 2011; Danielyan, et al., .2008):

Պարզվեց նաև, որ կուսածին ձևերը կարող են բեղմնավորվել նույն տարածքը զբաղեցնող երկսեռ ձևերի արուների հետ (Darevskiy, Kulikowa, 1961; Darevskiy, Danielyan, 1968, Даревский, Даниелян, 1969; Даниелян, 1989; Даниелян, Аракелян, 2011; Danielyan, et al., 2008): Սակայն, մեծամասամբ էգերի ձվարանները լինում են թերզարգացած, իսկ արուների սերմնարաններում սպերմատոզոիդների քանակը շատ ցածր է (Hardy, Cole, et al., 1989): Այդպիսի հիբրիդային արուները կարող են բեղմնավորվել ինչպես երկսեռ, այնպես էլ կուսածին էգերի հետ (Arakelyan, 2002):

Մեր աշխատանքում ուսումնասիրվել են Հայաստանում լայն տարածված ժայռային մողեսների 8 տեսակներ, որոնցից 4-ը (*Darevskia armeniaca*, *D. unisexualis*, *D. dahli*, *D. rostombekowi*) կուսածին տեսակներ են, իսկ 4-ը՝ (*Darevskia valentini*, *D. portschinski*, *D. raddei*, *D. nairensis*) երկսեռ:

1. Քնի ժայռային մողես - *D. portschinskii* - Տեսակը նկարագրվել է 1878 թ.-ին Կեսսլերի կողմից (Թբիլիսիի պոպուլյացիա) (նկար 1):



ՆԿ. 1. *Darevskia portschinskii* (Kessler, 1878)

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Տարածման արևալին ընդրգկում է՝ Վրաստանի տարածքում Քուռ գետի միջին հոսանքը, հյուսիսային Հայաստանը և հյուսիս-արևմտյան Ադրբեջանը: Մեկուսացված պոպուլյացիաներ են գտնվում նաև Քուռ գետի ձախ հոսանքի շրջանում և Հայաստանի Ստեփանավանի տարածաշրջանում: *D. raddei* հետ համատեղ հանդիպում է Դեբետ գետի կիրճում: Հյուսիս-արևմտյան արեալը նկատելիորեն վերածածկվում է *D. dahli*-ի հետ: Հայաստանի հյուսիսային շրջաններում՝ Դեբետի կիրճի (Թումանյանի շրջան) և Աղստեֆ գետի հովտի պոպուլյացիաներում *D. raddei*-ի հետ վերածածկման պատճառով դիտվում են լավ արտահայտված հիբրիդային նշաններ (Darevskiy, Danielyan, 1968):

Բնակատեղը - Այս տեսակն առավել հաճախ հանդիպում է չոր և չափավոր չոր ժայռերի չորադիմացկուն բուսականություն ունեցող լանջերին և գետերի քարքարոտ ափերին: Ուղղահայաց տարածվածությունը կարող է հասնել ծովի մակերևույթից մինչև 1100-1200 մ բարձրության:

Ձվադրում են հունիսին, հուլիսի կեսերին: Երիտասարդ առանձնյակները հայտնվում են հուլիսի կեսերից մինչև օգոստոսի վերջ: Կյանքի տևողությունը 5-6 տարի է (Даревский, 1967):

2. Վալենտինի ժայռային մողես - *Darevskia valentini* - Տեսակը նկարագրվել է Բոնթաֆերի կողմից՝ 1892թ.-ին (նկար 2):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Տարածված են Հարավային Վրաստանի, Հյուսիս-արևելյան Թուրքիայի և Հյուսիսային Հայաստանի լեռնային շրջաններում:

Այս տեսակի տարածման գոտին Հայաստանում բաժանված է մի քանի մասերի: Արեալի հյուսիսային սահմանն արևմուտքից դեպի արևելք խաչվում է

Ջավախքի սարահարթով, ապա դեպի հարավ հասնում է Հայաստանի՝ Վերին Ղուկասյան գյուղի տարածք: Շիրակի և Ապարանի հարթավայրերում այդ տեսակը բացակայում է և կրկին հայտնվում Արագածի լեռնազանգվածում՝ ընդգրկելով ողջ տափաստանային գոտին: Ոչ մեծ պոպուլյացիա է հանդիպում նաև Ծաղկունյանց և Փամբակի լեռնաշղթաներում: Կենտրոնական և հյուսիս-արևելյան տարածքն ընդգրկում է Սևանա լճի Վարդենիսի և Գեղամա լեռնաշղթաները, երբեմն իջնելով մինչև Լճաշեն գյուղ և լճի ափերը:



ՆԿ. 2. *Darevskia valentini* (Boettger, 1892)

Արեալը դեպի արևելք շարունակվում է Զանգեզուրի լեռնաշղթայի հյուսիս - արևելյան լանջերին, Որոտան գետի աջ ափի երկայնքով, որտեղ արևելյան սահմանը հստակ որոշված չէ (Даниелян, 1971):

Բնակատեղը: *Darevskia valentini*-ն համարվում է բարձր լեռնային մողես: Հանդիպում է ծովի մակարդակից 1900-3000 մ բարձրության վրա՝ լեռնամարգագետնային և լեռնատափաստանային շրջաններում, ժայռի ճեղքերում, կրճողների բներում, ընդհատ բուսականությամբ լեռնալանջերին (Darevskiy, Danielyan 1968):

Ձմեռային քնից դուրս է գալիս ապրիլի վերջից մինչև մայիսի սկիզբ: Երիտասարդ առանձնյակները ձվից դուրս են գալիս օգոստոսի վերջին և սեպտեմբերի սկզբին: Կյանքի տևողությունը 5-6 տարի է (Банников, Даревский, Даниелян, и др., 1977):

3. Ռադդեի ժայռային մողես - *Darevskia raddei* - Տեսակը նկարագրվել է Ա. Ազգելի և Դարևսկու կողմից, 1973 թվականին (նկար 3):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Լայն տարածված է արևելյան Անդրկովկասում, Արևելյան Հայաստանում, հյուսիս-արևմտյան, արևմտյան, հյուսիս-արևելյան Ադրբեջանում և հյուսիս-արևմտյան Իրանում:



ՆԿ. 3. *Darevskia raddei* (Uzzel, Darevsky, 1973)

Հարավային սահմանն անցնում է փոքր Կովկասով դեպի հարավային Հայաստան՝ Ազատ գետից դեպի արևմուտք, ապա Զանգեզուրի լեռնաշղթայով իջնում է Արաքս գետի կիրճ: Առավել մեկուսացված պոպուլյացիաներ հանդիպում են հյուսիս-արևմտյան Հայաստանի Գուգարած լեռնաշղթայի ենթալեռնային շրջանում՝ Դեբետ և Աղստեֆ գետերի կիրճում: Հյուսիս-արևմտյան պոպուլյացիան (Իջևան, Թումանյան) մնացած արեալից մեկուսացած է և տարբերվում է հարավ-արևելյան պոպուլյացիայից (Թալիշ):

Բնակատեղը: Հանդիպում են գետերի ափերի քարքարոտ շրջաններում, լերկ ժայռերի վրա, քարակույտերում, ինչպես նաև լեռների անտառային շրջաններում: Սեռահասուն են դառնում կյանքի երկրորդ տարում: Երիտասարդ առանձնյակները ձվից դուրս են գալիս օգոստոս ամսին: Կյանքի տևողությունը 4-5 տարի է:

4. Նաիրիի ժայռային մողես - *Darevskia nairensis* - Տեսակը նկարագրվել է Դարևսկու կողմից՝ 1967թ.-ին (նկար 4):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Տարածված են հյուսիս-արևելյան Թուրքիայում և կենտրոնական, արևմտյան և հարավ-արևմտյան Հայաստանում:

Արեալի հյուսիսային սահմանն անցնում է Հայաստանի Գյումրի քաղաքով, հյուսիս-արևմուտքից շրջանցում Արագած լեռը և Հրազդանի կիրճով բարձրանում դեպի Սևանի ավազան, որի հարավ-արևմտյան ափով անցնում է դեպի Մարտունու տարածաշրջան: Հարավային շրջանն Արագածի նախալեռնային շրջաններով հասնում է մինչև Թուրքիա:



ՆԿ. 4. *Darevskia nairensis* (Darevsky, 1967)

Արագածի և Սևանի ավազանի տարածքում համատեղ հանդիպում են *D. armeniaca* և *D. valentini* տեսակները:

Բնակատեղը: Հանդիպում են գետերի ափերի քարքարոտ շրջաններում, լերկ ժայռերի վրա, քարակույտերում, ինչպես նաև լեռների անտառային շրջաններում:

Սեռահասուն են դասնում կյանքի երկրորդ տարում: Երիտասարդ առանձնյակները ձվից դուրս են գալիս հուլիսի վերջից-սեպտեմբերի սկիզբ: Կյանքի տևողությունը 4-5 տարի է (Даревский, 1967; Даниелян, 1971):

5. Դալիի ժայռային մողես - *Darevskia dahli* - Տեսակը նկարագրվել է Ի.Ս.

Դարևսկու կողմից 1957թ.-ին (նկար 5):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Արեալը հիմնականում տեղակայված է Հայկական լեռնաշխարհի ներսում՝ հյուսիսային Հայաստանի և հարավային Վրաստանի անտառային շրջաններում: Հյուսիսային սահմանն անցնում է Վրաստանի մի շարք շրջաններով:



ՆԿ. 5. *Darevskia dahli* (Darevsky, 1957)

Հարավային սահմանն անցնում է Հայաստանի Բազումի լեռնաշղթայի հարավային լանջերով, Աղստեֆ և Փամբակ գետերի կիրճերով, շարունակվում դեպի արևմուտք՝ Գյումրի և արևելք՝ Դիլիջանի առողջարաններ: Ուղղահայաց տարածվածությունը ծովի մակերևույթից 900-1800 մ է: Տեսակի արեալը

վերածածկվում է *D.armeniaca* և *D. rostombekowi* տեսակների արեալներով: Վերածածկ լինում է նաև *D.portschinskii* տեսակի հետ (Даревский, 1962):

Բնակատեղը: Հանդիպում են 900-1700 մ բարձրության վրա գտնվող լեռնային և լեռնատափաստանային գոտու ժայռերի չոր լանջերին (Darevskiy, Danielyan 1968):

Բազմանում են կուսածնությամբ: Ձմեռային քնից հետո հայտնվում են ապրիլի սկիզբ-ապրիլի կեսերին: Երիտասարդ առանձնյակները հայտնվում են օգոստոսի կեսից սեպտեմբերի վերջին: Կյանքի տևողությունը 5 տարի է:

6. Ռոստոմբեկովի ժայռային մողես - *Darevskia rostombekowi* - Տեսակը նկարագրվել է Դարևսկու կողմից 1957թ.-ին (նկար 6):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Տեսակի արեալն ընդգկում է հյուսիսային Հայաստանի և հյուսիս-արևմտյան Ադրբեջանի անտառային գոտիները:

Հարավային սահմանն անցնում է Փամբակ և Աղստեֆ գետերի կիրճերով՝ մինչև Սպիտակի արևմտյան շրջանի Բազումյան լեռնաշղթայի հարավային նախալեռներ և շարունակվում դեպի հյուսիս՝ Մուրգուլյան և Շահդանի լեռնաշղթաներ:



Ն4. 6. *Darevskia rostombekowi* (Darevsky, 1957)

Հյուսիսային սահմանները հասնում են Նոյեմբերյան, Սև Քար և Շամշադին:

Մի քանի մեկուսացված պոպուլյացիաներ հանդիպում են Փամբակ և Աղստեֆ գետերի վերին հոսանքների կիրճերում, Սևանա լճի հյուսիս-արևելյան կողմերում՝ Ծովակ գյուղի շրջակայքում և Վարդենիսի լեռնաշղթայի մի շարք տարածքներում: Հայաստանում այս տեսակի արեալը վերածածկվում է *D. dahli*, մասամբ նաև *D. armeniaca* և *D. unisexualis* տեսակների հետ: Հայտնի են նաև համատեղ ապրելու դեպքեր *D.portschinskii*-ի և *D.raddei*-ի հետ: Ձևաբանական հատկանիշներով *D.*

rostombekowi-ին նման է *D.portschinskii*-ին, որի հետ կազմում են գենետիկորեն մոտ ձևեր: Ուղղահայաց տարածվածությունն ընկած է 600-1500 մ միջև, Սևանի պոպուլյացիան հանդիպում է մինչև 2000 մ բարձրության վրա:

Բնակատեղը: Հանդիպում են չոր և չափավոր չոր ժայռային շրջաններում՝ 600-1600 մ բարձրության վրա: Որոշ տեղերում, բնակության վայրերի ոչնչացման հետևանքով, թվաքանակը կտրուկ կրճատվել է (Darevskiy, Danielyan 1968):

Բազմանում են կուսածնությամբ: Երիտասարդ առանձնյակները հայտնվում են օգոստոսի վերջ-սեպտեմբերի սկզբին: Կյանքի տևողությունը 5-6 տարի է:

7. Հայկական ժայռային մողես - *Darevskia armeniaca* - Տեսակը նկարագրվել է Մեհելիի կողմից 1909թ.-ն (նկար 7):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: *D. armeniaca* տեսակի տարածման հարավային սահմանը շարունակվում է Հայաստանի Արագած լեռի հյուսիս-արևելյան լանջերին, Ծաղկունյանց և Փամբակի լեռնաշղթաների ստորոտներով անցնում է Արդանիշի թերակղզին և հասնում մինչև Սևանա լճի ափամերձ շրջաններ: Դեպի արևելք Սևանա և Մուրովդակի լեռնաշղթաներով հասնում է Ադրբեջան:



Ս. 7. *Darevskia armeniaca* (Mehely, 1909)

Հանդիպում է նաև Ղարաբաղի Հանրապետության տարածքում: Մեկուսացված պոպուլյացիաներ կան նաև Արագածի լանջերին և Սևանա լճի տարածքում: Կենտրոնական Հայաստանում այս տեսակի արևալը վերածածկվում է 2 կուսածին *D. dahli*-ի և *D. rostombekowi*-ի և 2 երկսեռ տեսակներ՝ *D. raddei*-ի և *D. portschinskii*-ի հետ:

Բնակատեղը: Հանդիպում է 1700-2200 մ բարձրության վրա գտնվող անտառային և լեռնատափաստանային գոտու ժայռերի ելքերում, խոշոր քարաբեկորների և ժայռերի

վրա: Լեռնային շրջաններում երբեմն հանդիպում է նաև քարերից և ժայռաբեկորներից հեռու՝ խոտածածկ տարածքում, ճանապարհների եզրերին:

Կուսածին տեսակ է: Ձմեռային քնից դուրս են գալիս մարտի վերջից մինչև մայիսի սկիզբ: Երիտասարդ առանձնյակները հայտնվում են հուլիսի վերջից օգոստոսի սկիզբ: Կյանքի տևողությունը 5-6 տարի է (Даревский, 1967):

8. Սպիտակափոր ժայռային մողես - *Darevskia unisexualis* - Տեսակը նկարագրվել է Ի.Ս. Դարևսկու կողմից՝ 1967թ.ին (նկար 8):

Աշխարհագրական տարածվածությունը: Տարածման արեալը Հայաստանի տարածքում համընկնում է *D.nairensis*-ի տարածման արեալին: Մեկուսացված պոպուլյացիաներ կան Գյումրու, Արագածի հյուսիս-արևմտյան, հյուսիսային և հյուսիս-արևելյան լանջերին, Փամբակ և Բազումի լեռնաշղթաների հարավային ստորոտներում, Սպիտակ քաղաքի, Փամբակի և Հրազդանի տարածքի Մարմարիկ գետի կիրճերում, Սևանա լճի մի շարք կետերում:



Նկ. 8. *Darevskia unisexualis* (Darevsky, 1967)

Հաճախ համատեղ հանդիպում է *D.armeniaca*-ի կամ *D.rostombekowi*-ի, Հրազդան քաղաքի տարածքում նաև *D.nairensis*-ի, իսկ Արագած լեռան արևմտյան լանջերին՝ *D.valentini*-ի հետ: Ձևաբանական հատկանիշներով այս տեսակը նման է *D.nairensis*-ին (Даревский, 1967): Ուղղահայաց տարածվածությունն ընկած է 1700-2100 մ միջև:

Բնակատեղի: Հանդիպում է լեռնատափաստանային գոտու լանջերի քարքարոտ շրջաններում և ժայռերի ճեղքերում՝ ծովի մակերևույթից մինչև 1700-2000 մ բարձրության վրա (Darevskiy, I.S., Danielyan F.D., 1968):

Բազմանում է կուսածնությամբ: Ձմեռային քնից դուրս են գալիս ապրիլի կեսից մինչև մայիսի սկիզբ: Երիտասարդ առանձնյակները հայտնվում են օգոստոսի վերջ-սեպտեմբերի սկիզբ: Կյանքի տևողությունը 5-6 տարի է (Даревский, 1967, Даниелян, 1971):

1.5. Հայաստանի ժայռային մողեսների ապրելավայրերը

Տարբեր կենդանիների, մասնավորապես ժայռային մողեսների տարածվածությունը պայմանավորված է տվյալ տարածքի մի շարք էկոլոգիական առանձնահատկություններով, օրինակ՝ գոտիականությամբ, ռելեֆով, հողի և օդի հարաբերական ջերմաստիճանով, մթնոլորտային տեղումների քանակով և այլն: Ամենայն հավանականությամբ, այս ամենն ազդում է նաև մակաբուծային վարակվածության վրա:

Էկոլոգիական տարբեր պայմաններից կախված մակաբուծային վարակվածությունը ցույց տալու համար ստորև ներկայացնում ենք Հայաստանի լանդշաֆտների համառոտ նկարագրությունը (Պողոսյան Դ.Ա., Խոեցյան Ա.Վ., 2008; Վարդանյան, Ա. 2002):

Հայկական լեռնաշխարհը տիպիկ լեռնային երկիր է, այն ունի ծովի մակարդակից 1620 մ միջին բարձրություն: Լեռնաշխարհի տարածքի մոտ 30%-ը գտնվում է ծովի մակարդակից 1500 - 2000 մ բարձրության վրա:

Հայաստանի հանրապետության տարածքին բնորոշ են հետևյալ լանդշաֆտային գոտիները՝ կիսաանապատային, տափաստանային, անտառային, մերձալպիան և ալպիական: Նշված հինգ գոտիները իրենց հերթին ներկայացված են իրենց մի շարք ենթատիպերով:

Կիսաանապատային գոտի - Կիսաանապատային գոտին հանդիպում է մինչև 1300 մ բարձրության վրա՝ իր մեջ ընդգրկելով Արարատյան դաշտավայրը, Վայքի առավել ցածրադիր շրջանները և Մեղրու կիրճի տարածքը: Կլիման չոր ցամաքային, անապատ-կիսաանապատային է: Հունվար ամսվա միջին ջերմաստիճանը -4; - 6 °C է, նվազագույնը՝ -31 °C: Հուլիսի միջին ջերմաստիճանը հասնում է +25-27 °C, առավելագույնը՝ +42 °C: Տարեկան միջին ջերմաստիճանը +11.5 oC է: Մթնոլորտային տեղումների տարեկան քանակը 200-300 մմ է: Օդի հարաբերական խոնավությունը

62% է: Հումուսի քանակությունը հողի վերին շերտերում կազմում է 1.5-2%, ինչով էլ պայմանավորված աղքատ բուսականությունը (հանդիպում է հիմնականում օշինդրային բուսականություն): Կենդանիներից հանդիպում են ավազամկներ, փոքր ճամբարամուկը, անդրկովկասյան աղվեսը: Կան շատ սողուններ: Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից կիսաանապատային գոտում են գտնվում Խոսրովի արգելոցի լեռնաբազուկների ստորին լանջերը, Երևան և Արմավիր քաղաքները:

Նշված տարածքներում և դրանց հարակից շրջաններում բնակվում են ժայռային մողեսների հետևյալ տեսակները. *D.portschinskii*, *D. raddei* և *D.nairensis*:

Տափաստանային գոտի - Տափաստանները կազմում են Հայաստանի լանդշաֆտների մեծ մասը և ներկայացված են բազմաթիվ ենթատիպերով, օրինակ՝ չոր, խոնավ, լեռնային տափաստանների գոտիների և այլն:

Չոր տափաստանների գոտիները հիմնականում կենտրոնացած է Արարատյան դաշտավայրում, Թալինի, Եղվարդի, Կոտայքի, ինչպես նաև Աղավնաձորի սարավանդներում: Հանդիսանում են անցումային ձևեր կիսաանապատների և տափաստանների միջև, որոնք ձևավորվում են հրաբխային հիմքի՝ մինչև 1700 մ բարձրության վրա՝ կոնտինենտալ տաք կլիմայի պայմաններում, ինչը բնորոշվում է տաք և չոր ամառներով և ցուրտ ձմեռներով: Տարբեր տարածքներում հունվարին միջին ջերմաստիճանը $-13-0$ °C է, նվազագույնը՝ -32 °C, հուլիսինը՝ $+14 - +24$ °C է: Միջին տարեկան ջերմաստիճանը $+5.8$ °C է: Տարեկան տեղումների քանակը 350-450 մմ է: Օդի հարաբերական խոնավությունը 61-68% է:

Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից չոր տափաստանային գոտում են գտնվում Աշտարակ, Թալին, Կապան, Գորիս, Տաշիր քաղաքները, Շաքի, Քուչակ և Գոգարան գյուղերը, Շիկահողի արգելոցի մի մասը:

Վերոհիշյալ վայրերում և նրա հարակից շրջաններում հանդիպում են մեր կողմից ուսումնասիրված ժայռային մողեսներից *Darevskia nairensis*, *D. raddei*, *D. dahli*, *D.valentini*, *D.unisexualis* և *D. armeniaca* տեսակները:

Խոնավ տափաստանների գոտի - Հաջորդում է չոր տափաստաններին: Իր մեջ ընդգրկում է Բազումյան, Վիրահայոց, Փամբակի և Վայքի լեռնաշղթաները):

Կլիման կոնտինենտալ է, բնորոշ է տեղումների մեծ քանակությունը: Միջին տարեկան ամենաբարձր ջերմաստիճանը հասնում է հուլիսին՝ $+16 - +25$ °C, իսկ ամենացածրը՝ հունվարին՝ $-30-4$ °C: Օդի միջին տարեկան ջերմաստիճանը $+3.5$ °C

է: Տարեկան տեղումների միջին քանակը 400-700 մմ է: Օդի հարաբերական խոնավությունը 73% է:

Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից խոնավ տափաստանային գոտում են գտնվում Հրազդան, Ջերմուկ և Քաջարան քաղաքները, Գեղարդ, Ֆանտան և Ջաջուռ գյուղերը:

Նշված տարածքներում և դրանց հարակից շրջաններում բնակվում են ժայռային մողեսների հետևյալ տեսակները. *D.unisexuales*, *D. armeniaca*, *D. raddei* և *D.nairensis*:

Լեռնային տափաստանների գոտին - զբաղեցնում է Հայաստանի հանրապետության տարածքների գրեթե կեսը: Այն տարածում և ձգվում է 1400 - 2200 մ բարձրության սահմաններում: Տիպիկ լեռնատափաստանային լանդշաֆտներով աչքի են ընկնում Շիրակի, Լոռվա և Մասրիկի դաշտերը: Այս լանդշաֆտը լավ արտահայտված է հրաբխային սարավանդներում՝ Վերին Հրազդայի, Սիսիանի, Ապարանի միջլեռնային գոգավորությունների հարթահատակ տարածքներում:

Այս գոտին բնութագրվում է ցուրտ, երկարատև ձմեռներով և համեմատաբար մեղմ ամառներով: Օդի միջին ջերմաստիճանը հունվարին $-6;-8^{\circ}\text{C}$ է: Նվազագույն ջերմաստիճանն իջնում է մինչև -35°C : Հուլիսի միջին ջերմաստիճանը $+14-20^{\circ}\text{C}$ է, առավելագույնը՝ $+35^{\circ}\text{C}$: Օդի միջին ջերմաստիճանը 4.5°C է: Մթնոլորտային տեղումների քանակը 400-500 մմ է, օդի հարաբերական խոնավությունը 68% է:

Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից լեռնատափաստանային գոտում են գտնվում Խոսրովի արգելոցի վերին բարձրությունները, Մարտունի, Վարդենիս և Սպիտակ քաղաքները, Լճափ, Լճաշեն, Ծովակ, Նորադուզ և Սարահարթ գյուղերը:

Նշված տարածքներում և նրա հարակից շրջաններում հանդիպում են ուսումնասիրված ժայռային մողեսներից *D.raddei*, *D.nairensis*, *D.valentini*, *D.rostombekowi*, *D.unisexuales* տեսակները:

Անտառային գոտի - Անտառները կազմում են հանրապետության մոտ 11.8%: Այս գոտին ընկած է 400-2400 մ բարձրության վրա: Հյուսիսային Հայաստանում (Գուգարք, Տավուշ, Լոռի) անտառների վերին սահմանը գերազանցում է 2000 մ, իսկ Ջանգեղուրում հասնում է 2300-2400մ բարձրության: Հյուսիսային շրջաններում

անտառային լանդշաֆտը կազմում է անտառային տարածքի ավելի քան 30%, Ձանգեզուրում՝ 20%, իսկ Արարատյան դաշտավայրում՝ 2-3%: Չոր մացառուտային անտառները հիմնականում հանդիպում են հյուսիս-արևելյան շրջաններում:

Կլիման բնորոշվում է մեղմ ձմեռներով և զով ամառներով: Հունվարի միջին ջերմաստիճանը $-2\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ին մոտ է, հուլիսինը՝ $+18-20\text{ }^{\circ}\text{C}$: Միջին տարեկան ջերմաստիճանը՝ $+5.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ է: Տեղումների քանակը կազմում է 600-900 մմ: Օդի հարաբերական խոնավությունը 71% է:

Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից անտառային գոտում են գտնվում Շիկահողի արգելոցի մի մասը, Ստեփանավան, Դիլիջան քաղաքները և Հանքավանի տարածաշրջանը:

Նշված տարածքներում և դրանց հարակից շրջաններում բնակվում են ժայռային մողեսների հետևյալ տեսակները. *D. raddei*, *D. armeniaca*, *D. dahli*, *D. portschinskii*, *D. rostombekowi* և *D. unisexualis*:

Մերձալպյան (սպորին ալպյան) մարգագետնային գոտի - Տարածված է Հայկական լեռնաշխարհի բարձր լեռնային շրջաններում: Գոտին լավ արտահայտված է հրաբխային լեռնավահաններում և ծալքաբեկորային լեռնահամակարգերում: Այն զբաղեցնում է 2500 մ-ից 2800 մ բարձրությունները: Կլիմայական պայմանները բնորոշվում է զով ամառներով և ցուրտ ձմեռներով: Հունվարի միջին ջերմաստիճանը տատանվում է $-10;-13\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ի սահմաններում: Ամառը կարճ և զով է, հուլիսի միջին ջերմաստիճանը $+13-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ է, առավելագույն ջերմաստիճանը՝ $+32\text{ }^{\circ}\text{C}$: Օդի միջին տարեկան ջերմաստիճանը $+4.6\text{ }^{\circ}\text{C}$ է: Մթնոլորտային տեղումների տարեկան քանակը կազմում է 800-900 մմ: Օդի հարաբերական խոնավությունը 65% է: Գոտու բուսականությունը բավականին խիստ և փարթամ է: Հանդիպում են տափաստանային և մարգագետնային ցենոզները:

Մեր կողմից ուսումնասիրված տարածքներից մերձալպիական գոտում է գտնվում Սելմի (Քարվանսարայ) տարածաշրջանը, որտեղ հանդիպում է ժայռային *D. raddei* մողեսը:

Ալպիական մարգագետնային գոտի - Այս լանդշաֆտը զբաղեցնում է զգալի տարածքներ: Այն տարածված է 2800-3500 մ բարձրության վրա: Լանդշաֆտները բնորոշվում են ցուրտ, երկարատև և դաժան ձմեռներով և զով ամառներով: Հունվարի միջին ջերմաստիճանը $-13;-14$ °C է, նվազագույնը՝ 46 °C: Հուլիսի միջին ջերմաստիճանը $+10$ °C-ի սահմաններում է, առավելագույն ջերմաստիճանը $+26$ °C է: Օդի տարեկան ջերմաստիճանը $+3$ °C է: Մթնոլորտային տեղումների տարեկան քանակը 900 - 1000 մմ է, օդի հարաբերական խոնավությունը՝ 68%:

Ուսումնասիրված տարածքներից ալպիական գոտում են գտնվում Ամբերդ բերդի տարածքը և Սոթք գյուղը: Այնտեղ հանդիպում են *D. unisexualis*, *D. nairensis* և *D. armeniaca* ժայռային մողեսները:

Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետություն: Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետությունը տեղակայված է Փոքր Կովկասի հարավ-արևելյան մասում: Ռելեֆը տիպիկ լեռնային է, ընդգրկում է Ղարաբաղյան արևելյան բարձրավանդակը և արևմուտքից անցնելով արևելք ձուլվում Արցախյան դաշտավայրին:

ԼՂՀ կլիման մեղմ է, ներկայացված է 2 կլիմայական գոտիներով - մեղմ չափավոր և չոր սուբտրոպիկ: Օդի միջին տարեկան ջերմաստիճանը $+10.5$ °C է: Ամենատաք ամիսներին՝ հուլիս-օգոստոս, ջերմաստիճանը հասնում է $+21.7$ °C: Ամենացուրտ ամիսների (հունվար-փետրվար) միջին ջերմաստիճանը՝ մոտ 0 °C է: Նվազագույն ջերմաստիճանը ցածրադիր գոտիներում իջնում է մինչև -16 °C, նախալեռներում՝ -19 °C, լեռներում՝ -20 °C - 23 °C: Միջին տարեկան տեղումների քանակն ըստ գոտիների տատանվում է 480-700 մմ-ի սահմաններում: Բարձրադիր գոտիներում տեղումների քանակը հասնում է 560-830 մմ: Օդի հարաբերական խոնավությունը տարբեր վայրերում կարող է հասնել մինչև 70%:

Կենդանիների հավաք կատարվել է Լեռնային Ղարաբաղի մի շարք, մասնավորապես՝ Գանձասարի, Դադիվանքի, Շուշիի և Զուար գյուղի շրջակայքից: Տվյալ տարածքներում հանդիպում են ժայռային մողեսների *D.raddei*, *D.portschinskii* և *D.armeniaca* տեսակները:

Վերջին տարիներին Երևանի պետական համալսարանի կենդանաբանության ամբիոնում շարունակաբար կատարվում է սողունների տարբեր տեսակների մակարածաբանական ամբողջական ուսումնասիրություն (Arakelyan, 2004; Arakelyan, 2007; Harutyunyan, Arakelyan, Danielyan, 2010; Հարությունյան, 2011 և այլն):

Ուսումնասիրության արդյունքում հայտնաբերվել են էնդոմակարույծներ՝ աղիքային (տափակ և կլոր որդեր) (Казарян, Вартањян, 2000; Казарян, Вартањян, 2001; Казарян, Вартањян, Асланян, 2003), արյան և էկտոմակարույծներ (Սարգսյան, Հարությունյան, 2012):

Այսպիսով, մեր աշխատանքում ուսումնասիրվել են *Darevskia* ցեղին պատկանող ժայռային մողեսների արյան մակարույծների և նրանց վերջնական տերերի կենսաբանական առանձնահատկությունները:

ԳԼՈՒԽ 2. ՆՅՈՒԹԸ ԵՎ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՄԵԹՈԴՆԵՐԸ

Աշխատանքն իրականացվել է ԵՊՀ կենսաբանության ֆակուլտետի կենդանաբանության ամբիոնում 2003-2014 թթ. ընթացքում հավաքված նյութի վրա: Վերոհիշյալ տարիներին Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետությունների ավելի քան 30 տարբեր շրջաններից, հավաքվել և ուսումնասիրվել են *Darevskia* ցեղին պատկանող ժայռային մողեսների 4 կուսածին (*Darevskia armeniaca*, *D.unisexuality*, *D. dahli* և *D.rostombekowi*) և 4 երկսեռ (*D. raddei*, *D.portschinskii*, *D.nairensis* և *D.valentini*) տեսակների էնդոմակարոյծները (արյան մակարոյծներ) և նրանց փոխանցողները (տզեր) (աղյուսակ 1):

Աղյուսակ 1.

Ժայռային մողեսների բնակության վայրերը և որսված առանձնյակների քանակությունը

Տեսակը	Վայրը	Ընդհանուր քանակը	էգ	արու	Երիտասարդ
<i>Darevskia armeniaca</i>	Սոթք, Դիլիջան (Զուխտակ վանք), Գոգարան, Զաջուռ, Հանքավան (Թեժ), Լճաշեն, Տաշիր, Քուչակ, Ստեփանավան, Հրազդան	246	246		
<i>D. raddei</i>	Դադիվանք, Գեղարդ, Գոշ, Գորիս, Գանձասար, Դավիթբեկ, Զուար, Զերմուկ, Սելիմ, Կապան, Խոսրով, Տաթև, Վահանավանք, Քաջարան, Շահի, Շիկահող	277	118	145	14
<i>D. dahli</i>	Դիլիջան, Տաշիր, Ստեփանավան, Գոգարան	68	68		
<i>D. portschinskii</i>	Դիլիջան, Զուար, Ստեփանավան, Սպիտակ	186	56	124	6
<i>D. rostombekowi</i>	Դիլիջան, Գոշավանք, Սպիտակ	40	40		

Աղյուսակ 1.

Ժայռային մողեսների բնակության վայրերը և որսված առանձնյակների քանակությունը (շարունակություն)

<i>D. valentini</i>	Սոթք, Ջուար, Լճաշեն, Մարտունի, Ծովակ, Քուչակ, Հանքավան (Թեժ), Սելիմ (Քարվանսարայ)	122	5	50	7
<i>D. nairensis</i>	Թալին, Աշտարակ, Ամբերդ, Լճափ, Լճաշեն, Վարդենիս, Ծովակ, Երևան, Ֆանտան	159	62	94	3
<i>D. unisexualis</i>	Ջաջուռ, Հանքավան, Հրազդան, Լճափ, Սպիտակ, Վարդենիս, Ծովակ, Քուչակ, Նորադուլ	168	168		
<i>D. nairensis x D.unisexualis</i>	Լճափ	1		1	
<i>D.valentini x D. armeniaca</i>	Լճաշեն, Սոթք, Ջուար, Հանքավան (Թեժ), Քուչակ	15	14	1	
<i>D. valenitni x D.unisexualis</i>	Քուչակ	28	9	18	1

Նյութի հավաքը կատարվել է կենսաբանության ֆակուլտետի կենդանաբանության ամբիոնի աշխատակիցների հետ համատեղ: Մողեսների հավաքը կատարվել է յուրաքանչյուր տարվա մայիս-հոկտեմբեր ամիսներին: Որսված ողջ նյութը ենթարկվել է ամբողջական ձևաբանական ուսումնասիրության: Աշխատանքի ավարտից հետո կենդանիները բաց են թողնվել որսված վայրերում:

Կենդանիների ձևաբանական տվյալների հիման վրա որոշվել է նրանց տեսակային պատկանելությունը, ապա կենդանիները համարակալվել են, նշվել է սեռը: Չափվել է մարմնի երկարությունը և կատարվել է կենդանիների կշռում՝ տարիքը մոտավորապես որոշելու համար (անչափահաս, երիտասարդ, սեռահասուն): Այնուհետև կենդանու պոչից վերցվել է արյուն՝ քսուք պատրաստելու համար: Արյունը կաթեցրել ենք առարկայակիր ապակու վրա, մեկ այլ ապակիով զգուշությամբ տարածել, որպեսզի պատրաստվող քսուքը լինի միաշերտ և արյան մակաբույծների հետագա հաշվարկի համար առավելագույնս հարմար: Առարկայակիր ապակուն ամրացված պիտակի վրա նշվել է համարը, վայրը,

ամսաթիվը, կենդանու սեռը և տեսակը: Ստացված արյան քսուքները չորացվել են օդում, ֆիքսվել մեթանոլով, որից հետո ներկվել են ըստ Ռոմանովսկու-Գիմզայի (Хайрутдинов, Соколова, 2007): Ներկված քսուքները դիտվել են երկակնային մանրադիտակով՝ x400 խոշորացման տակ: Յուրաքանչյուր քսուքում, պատահական ընտրված դաշտերում, հաշվարկվել է 2000 էրիթրոցիտ և դրանցում եղած վարակված էրիթրոցիտների քանակը (Garrido, Perez-Mellado, 2012): Կատարվել է արյան մակաբույծներով վարակման էքստենսիվության և ինտենսիվության աստիճանի որոշում: Արյան մակաբույծները, ըստ մի շարք ձևաբանական առանձնահատկությունների, մանրամասն նկարագրվել և դասակարգվել են: Դրանք մեր կողմից բաշխվել են ձևաբանական վեց հիմնական խմբերի, որոնց համար որպես սկզբնաղբյուր ծառայել են մի շարք աշխատանքներ (Красильников, 1967; Бейер, Селиванова, 1969; Бейер, и Сидоренко, 1984): Բեյերի կողմից մեկ տեսակի՝ Հայկական ժայռային մողեսի (*Darevskia armeniaca*) համար նկարագրվել է *Karyolysus* ցեղին պատկանող հեմոգրեգարիների 5 ձևեր, որոնց ձևաբանական կառուցվածքը սկզբնաղբյուր է հանդիսացել մեր աշխատանքների համար: Մեր կողմից կատարվել է այդ ձևերի վերանայում, լրացում, համեմատություն և մանրամասն նկարագրություն Հայաստանում հանդիպող բոլոր՝ 8 տեսակի ժայռային մողեսների շրջանում: Բացի դրանից, մեր կողմից ավելացվել և ուսումնասիրվել է նաև Թ. Բեյերի աշխատանքում չնկարագրված արյան մակաբույծների մեկ այլ ձև ևս, որին պայմանականորեն տվել ենք "6-րդ մորֆոտիպ կամ ձև" անվանումը (Harutyunyan, Danielyan, Arakelyan, 2015):

Զուգահեռաբար կատարվել է նաև էկտոմակաբույծների՝ տզերի հավաք:

Դրանք հավաքվել են կենդանու մարմնի ողջ մակերեսից (գլխի՝ մասնավորապես ականջների, փորիկի, վերջույթների և պոչի շրջաններից), ինչպես նաև այն պարկիկներից և տարաներից, որտեղ պահվել են մողեսները: Հավաքված տզերը մինչև հետագա մշակումը պահվել են 70% սպիրտ պարունակող ապակյա փորձանոթներում:

Ամբողջ աշխատանքի ընթացքում 8 տեսակի ժայռային մողեսներից հավաքվել են մոտ 500 առանձնյակ տզեր, որոնք լաբորատորիայում ենթարկվել են հետագա մշակման և որոշման: Մշտական պատրաստուկների պատրաստման համար օգտագործվել է Գոյեր-Բեռլեզեյի միջավայրը (թորած ջուր – 50գ., հումհարաբիկ (բյուրեղային) – 30գ, գլիցերին – 20գ, քլորալիդիդրատ – 200գ): Մաքուր առարկայակիր ապակու վրա կաթեցվել է 1 կաթիլ նշված միջավայրից և բարակ ասեղի կամ վրձնի օգնությամբ կենտրոնում տեղադրվել է տիզը ու ծածկվել ծածկապակով: Այս ամբողջ գործընթացը վերահսկվել է երկակնային մանրադիտակի տակ՝ տզին ուղղելու և միջավայրի ավելցուկը հեռացնելու համար: Այդ ամենից հետո պատրաստուկը տաքացվել է սպիրտարյոցի վրա: Մարմնի մասերն ավելի տեսանելի դարձնելու և ճիշտ չափումների համար տաքացումը կատարվել է մինչև պղպջակների առաջացումը: Համարակալած և պիտակավորված պատրաստուկը 2 օր 40 °C-ում պահվել է թերմոստատում: Ծածկապակու կողքերը ջրի անթափանցելության համար փակվել է կանադական բալզամով:

Տզերի տեսակային որոշումը կատարվել է Վ.Ն. Բեկլեմիշեվի որոշիչի միջոցով (Беклемишев, 1970), որը հանդիսանում է Կովկասի տարածաշրջանի տզերի հիմնական որոշիչ (Норкина, 2010; Винарская, 2012):

Քանակական տվյալները մշակվել են Statistica 7.0.1 վիճակագրական ծրագրով:

Գծապատկերների կազմումը կատարվել է նաև Excel 2010 և ANOVA ծրագրերի միջոցով:

ԳԼՈՒԽ 3 ԱՐԴՅՈՒՆՔՆԵՐԸ ԵՎ ՆՐԱՆՑ ՎԵՐԼՈՒԾՈՒԹՅՈՒՆԸ

3.1. Ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների ձևաբանական առանձնահատկությունները

Հայաստանում լայն տարածում ունեցող *Darevskia* ցեղին պատկանող ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների վերաբերյալ մանրամասն աշխատանքներ կատարվել են Թ.Բեյերի կողմից (Beyer, 1969), որը *D. armeniaca* տեսակի ժայռային մողեսի արյան քսուքներում նկարագրել է *Karyolysus* ցեղին պատկանող արյան մակաբույծների հինգ ձևեր՝ մորֆոտիպեր:

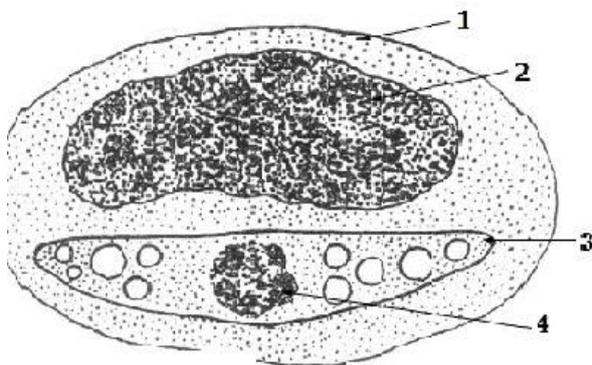
Ներկա աշխատանքում մեր կողմից ուսումնասիրվել է Հայաստանում տարածված ժայռային մողեսների բոլոր 8 տեսակների և դրանց հիբրիդային ձևերի վարակվածությունն արյան մակաբույծների տարբեր մորֆոտիպերով: Տրվել է այդ մորֆոտիպերի ձևաբանական մանրամասն նկարագրությունը, որոշվել է ժայռային մողեսների տարբեր տեսակների համեմատական վարակվածության աստիճանը՝ կախված տարբեր էկոլոգիական գործոններից (լանդշաֆտ, ջերմաստիճան, խոնավություն, մարդածին գործոններ): Թ. Բեյերի կողմից հայտնաբերված ձևերի նկարագրությունը բերված է 2, 4, 6, 8, 10 աղյուսակներում և համեմատված է մեր տվյալների հետ: Ցույց է տրված այդ ձևերի՝ (մորֆոտիպ) նմանություններն ու տարբերությունները: Արյան մակաբույծների ուրաքանչյուր մորֆոտիպ բնորոշվում է միայն իրեն հատուկ ձևաբանական առանձնահատկություններով: Աղյուսակից դուրս բերված են նաև մի շարք տվյալներ, որոնք կատարվել են միայն մեր աշխատանքում:

Հայաստանում տարածված երկսեռ և կուսածին ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների ձևերի նկարագրությունը.

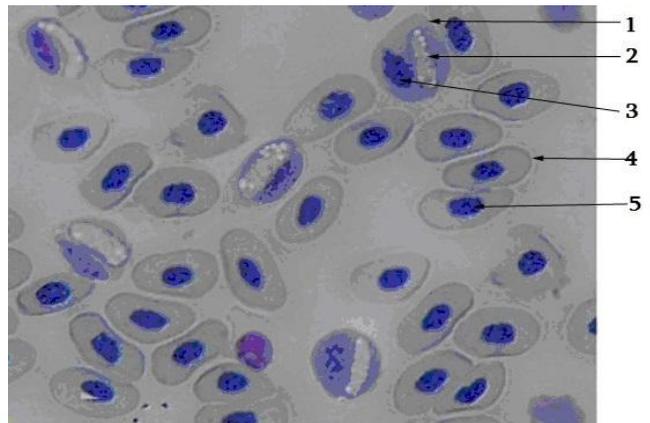
Արյան մակաբույծների առաջին մորֆոտիպ: Մեր կողմից, բացի Թ. Բեյերի տվյալների հետ համեմատված արդյունքներից, որը բերված է ստորև, կատարվել են նաև հետևյալ չափումները. առաջին մորֆոտիպի միջինացված չափսերը 8 տեսակի համար մոտավորապես $3.8 \pm 0.5 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ են: Ընդ որում, ամենամեծ միջինացված չափսեր այս ձևերն ունեն *D. armeniaca* տեսակի մոտ ($4.5 \pm 0.3 \times 1.4 \pm 0.25$ մկմ), իսկ ամենափոքրը՝ *D. valentini*-ի ($3.35 \pm 0.25 \times 1.3 \pm 0.15$ մկմ): Վարակված և չվարակված էրիթրոցիտների միջև մենք տեսնում ենք լուրջ տարբերություններ: Դրանից առավել ցայտունը ձևաբանական տարբերությունն է: Հիմնականում արյան մակաբույծներն առաջացնում են վարակված բջջի գերած: Հարց է առաջանում, թե ինչու է կատարվում գերածը: Դժվար թե մակաբույծն իր համար ավելի մեծ տարածք է պատրաստում, քանի որ հիբրիդային ձևերի ուսումնասիրման ժամանակ կրկին դիտում է գերած, չնայած նրանց էրիթրոցիտները միջինում 1/3 - ով մեծ են: Դա թույլ է տալիս ենթադրել, որ այդ մեծացումը կապված է բջջի կենսական գործընթացների ակտիվության մեծացման հետ (աղյուսակ 2):

Թ. Բեյերի և մեր տվյալների համեմատությունը

Արյան մակաբույծների առաջին մորֆոտիպ	
Ըստ Թ. Բեյերի	Ըստ մեր հետազոտությունների
<p>1. Մարմինը կիսալուսնաձև, երբեմն մի փոքր ծոված է, չափսերը $14.4 \pm 0.20 \times 2.33 \pm 0.07$ մկմ են (նկար 9): 2. Տեղակայված է էրիթրոցիտի մարմնի առանցքի երկարությամբ: 3. Այս ձևին հատուկ են ցիտոպլազմային վակուոլները: 4. Ցիտոպլազման ներկվում է երկնագույն կամ բաց մանուշակագույն: Երբեմն մակաբույծի և տեր-բջջի ներկման երանգներն այնքան նման են, որ մակաբույծը դառնում է հազիվ նշմարելի: 5. Մակաբույծի կորիզը տեղադրված է կենտրոնում: 6. Էրիթրոցիտներում հանդիպում են երկար և նեղ ձևեր: Երիկամից պատրաստված քսուքներում դիտվում է այս փուլի աճ և հատվածավորում: Ծայրամասային արյան հոսքում հանդիպում է չհատվածավորված մակաբույծը:</p>	<p>1. Մարմինը բարակ և երկար է, ծայրերը կլորացած, չափսերը $3.8 \pm 0.5 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ են (նկար 9ա): 2. Տեղադրված է էրիթրոցիտի կենտրոնական մասում, որի կորիզը դեֆորմացված է, շեղված կենտրոնից և կողքից հարում է մակաբույծին: 3. Ցիտոպլազմայում, առավել հաճախ ծայրային մասերում, առկա են պղպջականման վակուոլներ: 4. Ցիտոպլազման ներկվում է բաց վարդագույն կամ մանուշակագույն: Ներկանյութի նկատմամբ ընկալունակությունը նույնպես տարբեր է, եթե մի դեպքում մակաբույծի ցիտոպլազման դառնում է անգույն, ապա մյուս դեպքում այն կարող է կլանել ներկի բավականին մեծ քանակություն: 5. Կորիզը հիմնականում գտնվում է կենտրոնում, սակայն, ավելի հաճախ, հանդիպում են կորիզազուրկ ձևեր: 6. Էրիթրոցիտի կորիզը փոփոխություն է կրում նաև գունային առումով: Եթե չվարակված բջջի կորիզը ներկվում է կապույտ, ապա վարակվածի կորիզը բաց մանուշակագույն է:</p>



ՆԿ. 9. Արյան մակաբույծների առաջին մորֆոտիպ (ըստ Բեյերի)



ՆԿ. 9ա. Արյան մակաբույծների առաջին մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 9. (Ըստ Բեյերի) - 1. Վարակված էրիթրոցիտ 2. Էրիթրոցիտի կորիզ 3.

Մակաբույծի 1-ին մորֆոտիպը վակուոլներով 4. Մակաբույծի կորիզ:

Նկար 9ա. (Ըստ մեր հետազոտությունների) - 1. Վարակված էրիթրոցիտ 2. Մակաբույծի 1-ին մորֆոտիպը վակուոլներով 3. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 4. Չվարակված էրիթրոցիտ 5. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ:

Արյան մակաբույծների ամեն մի ձև էրիթրոցիտը փոխում է այնքան յուրովի, որ այդ փոփոխությունն էլ կարող է հանդիսանալ լրացուցիչ հատկանիշ արյան մակաբույծներին տարբերակելու համար: Էրիթրոցիտի փոփոխությունը բերում է նաև կորիզի փոփոխության, այն փքվում է, մեծանում չափսերով, ձգվում է երկարությամբ և այլն: Հաճախ քուրքների ներկման արդյունքում կարմրամանուշակագույն գունավորումն առավել վառ արտահայտված է էրիթրոցիտի ցիտոպլազմայի շրջանում, ինչը կարող է վկայել կորիզի քայքայման մասին, այսինքն կորիզի որևէ բաղադրիչ (ԴՆԹ, ՌՆԹ կամ սպիտակուց) դուրս է գալիս ցիտոպլազմա: Ելնելով էրիթրոցիտների ներկման աստիճանից կարելի է նշել, որ վարակված էրիթրոցիտներում հեմոգլոբինն աստիճանաբար պակասում է և, հետևաբար, դադարում կատարել իր գործառույթը: Սակայն ելնելով այն փաստից, որ հեմոգլոբինի քանակի նվազումը կատարվում է ոչ այն մասում, որտեղ գտնվում է մակաբույծը, կարելի է ասել, որ հեմոգլոբինը մակաբույծի համար սնունդ չի հանդիսանում: Եվ գուցե անսեռ զարգացման ժամանակ նրանք չեն էլ սնվում: Առաջին ձևով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $5.90 \pm 0.5 \times 4.5 \pm 0.7$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $2.95 \pm 0.7 \times 1.65 \pm 0.5$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.29 մմ² է): Դեֆորմացիայի աստիճանը պատկերացնելու համար նշենք, որ միևնույն քուրքում, որտեղ կան առաջին ձևով վարակումներ, չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը $4.75 \pm 0.2 \times 3.3 \pm 0.5$ մկմ են, կորիզինը՝ $2.4 \pm 0.6 \times 1.4 \pm 0.15$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.18 մմ² է) (աղյուսակ 3):

Տվյալներ մակաբույծի առաջին մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ.

Չափվող օբյեկտները	Չափսերը
Արյան մակաբույծների առաջին մորֆոտիպ	Միջին $-3.8 \pm 0.5 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ Max - $4.5 \pm 0.3 \times 1.4 \pm 0.25$ մկմ (<i>D.armeniaca</i>) Min - $3.35 \pm 0.25 \times 1.3 \pm 0.15$ մկմ (<i>D.valentini</i>)
Վարակված էրիթրոցիտ	$5.90 \pm 0.5 \times 4.5 \pm 0.7$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2.95 \pm 0.7 \times 1.65 \pm 0.5$ մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.29 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	$4.75 \pm 0.2 \times 3.3 \pm 0.5$ մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2.4 \pm 0.6 \times 1.4 \pm 0.15$ մկմ
Չվարակված կորիզի մակերես	0.18 մմ ²

Այս մորֆոտիպի տարածվածությունը, ըստ մեր տվյալների, կազմում է 4.6 % և իր ձևաբանական առանձնահատկություններով նման է *Hepatozoon sp.* - ին:

Ըստ գրականության (Reichenow, 1910), առաջին ձևը կարող է իրենից ներկայացնել պրեգամնոտի կամ այլ կերպ ասած հիպնոզոիդի փուլը: Վերջինս իրենից ներկայացնում է հանգստի փուլ, որը հյուսվածքային շիզոգոնիայից հետո մի քանի ամսից մինչև մի քանի տարի կարող է մնալ հեպատոցիտներում և ապա նոր անցնել ծայրամասային արյուն և սկսել բազմանալ:

Արյան մակաբույծների երկրորդ մորֆոտիպ

Երկրորդ մորֆոտիպն ունի երկարավուն մարմին, որի մի ծայրում նկատվում է ծովածություն: Ցիտոպլազման չի ներկվում կամ ներկվում է վարդագույն կամ բաց մանուշակագույն: Երբեմն մարմնի չճոված մասը լայնանում է և հենց այդ տեղում էլ տեղակայվում է կորիզը: Վերջինս նույնպես գրեթե ներկված չէ: Հաճախ հանդիպում են նաև կորիզազուրկ ձևեր: Մակաբույծները տիրոջ օրգանիզմում տեղադրված են միջին, կողքային մասերում՝ թեքված են կամ տեղաշարժված դեպի բջջի մի բևեռ: Էրիթրոցիտի կորիզը գտնվում է բջջի կողքային մասում և հարում է մակաբույծին:

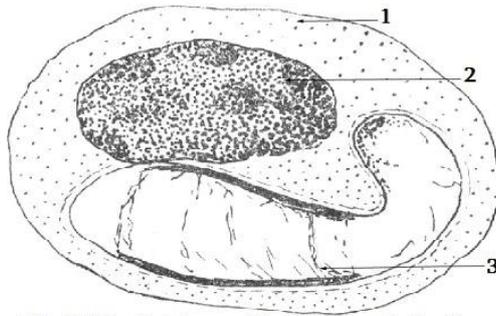
Կորիզը գունային առումով փոփոխություն չի կրում, սակայն դիտվում է չափսերի փոփոխություն:

Երկրորդ մորֆոտիպի միջինացված չափսերը $3.75 \pm 0.8 \times 1.32 \pm 0.65$ մկմ են, իսկ ծոված հատվածի չափսերը՝ $1.65 \pm 0.5 \times 1.2 \pm 0.1$ մկմ: Ամենամեծ միջինացված չափսեր այս ձևերն ունեն *D. nairensis*-ի մոտ ($4.28 \pm 0.4 \times 1.38 \pm 0.25$ մկմ), մարմնի ծոված հատվածը՝ $1.45 \pm 0.25 \times 1.3 \pm 0.25$ մկմ), իսկ ամենափոքրը՝ կրկին *D. valentini*-ի ($2.64 \pm 0.25 \times 1.22 \pm 0.25$ մկմ), ծոված մասը՝ $1.2 \pm 0.1 \times 0.8 \pm 0.2$ մկմ (աղյուսակ 4):

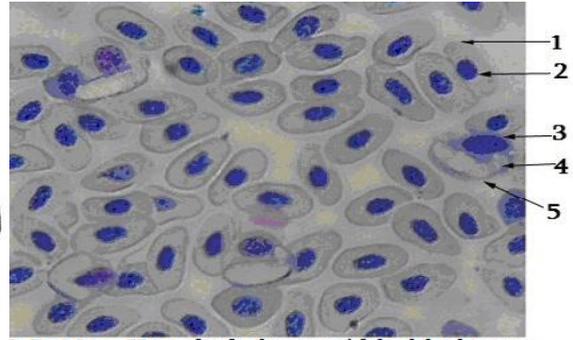
Աղյուսակ 4

Թ. Բեյերի և մեր տվյալների համեմատությունը

Արյան մակաբույծների երկրորդ մորֆոտիպ	
1. Ըստ Թ. Բեյերի	2. Ըստ մեր հետազոտությունների
<p>1. Մակաբույծի մարմինը երկարացված է, երբեմն խիստ ծոված, չափսերը $16.07 \pm 0.20 \times 3.52 \pm 0.09$ մկմ են (նկար 10): 2. Մարմնի մի ծայրը երկարացված է, մյուսը նեղ՝ հաճախ $90-180^\circ$-ով ծոված դեպի մարմնի առանցքը: Այս ծոված մասը հաճախ նման է առանձին նեղ հատվածի կամ գլխիկի: 3. Մակաբույծը և այն շրջապատող պատիճը լավ երևում են տեր-բջջի մեջ: Մակաբույծի կորիզը երկարացված է և տեղակայվում է նրա մարմնի ողջ երկարությամբ: Այն հաճախ նմանվում է երկու, իրար միացած թելիկների:</p>	<p>1. Ունի երկարավուն մարմին, որի մի ծայրում նկատվում է ծովածություն, չափսերը չափսերը $3.75 \pm 0.8 \times 1.32 \pm 0.65$ մկմ են (նկար 10ա): 2. Մարմնի չծոված մասը երբեմն լայնանում է և հենց այդ տեղում էլ տեղակայվում է կորիզը: 3. Վերջինս նույնպես գրեթե ներկված չէ: 4. Ցիտոպլազման չի ներկվում կամ ներկվում է վարդագույն կամ բաց մանուշակագույն: Հաճախ հանդիպում են նաև կորիզազուրկ ձևեր: 5. Մակաբույծները տիրոջ օրգանիզմում տեղադրված են միջին, կողքային մասերում՝ թեքված են կամ տեղաշարժված դեպի բջջի մի բևեռ: 6. Էրիթրոցիտի կորիզը գտնվում է բջջի կողքային մասում և հարում է մակաբույծին: Կորիզը գունային առումով փոփոխություն չի կրում, սակայն դիտվում է չափսերի փոփոխություն:</p>



ՆԿ. 10. Արյան մակաբույծների երկրորդ մորֆոտիպ (ըստ Բեյերի)



ՆԿ. 10ա. Արյան մակաբույծների երկրորդ մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 10. (Ըստ Բեյերի) - 1. Վարակված էրիթրոցիտ 2. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Մակաբույծի 2-րդ մորֆոտիպը:

Նկար 10ա (Ըստ մեր հետազոտությունների) - 1. Չվարակված էրիթրոցիտ 2. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 4. Մակաբույծի 2-րդ մորֆոտիպը 5. Վարակված էրիթրոցիտ:

Երկրորդ մորֆոտիպով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $5.8 \pm 0.65 \times 3.95 \pm 0.5$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $3.2 \pm 0.35 \times 1.75 \pm 0.5$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.37 մմ² է): Միևնույն քսուքում, որտեղ կան երկրորդ մորֆոտիպով վարակումներ, չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը մոտավորապես կազմում են $4.7 \pm 0.15 \times 2.6 \pm 0.25$ մկմ են, իսկ կորիզինը՝ $2 \pm 0.5 \times 1.2 \pm 0.25$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.2 մմ² է) (աղյուսակ 5):

Աղյուսակ 5.

Տվյալներ մակաբույծի երկրորդ մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ.

Չափվող օբյեկտներ	Չափսերը
Արյան մակաբույծների երկրորդ մորֆոտիպ	Միջին $-3.75 \pm 0.8 \times 1.32 \pm 0.65$ մկմ Max - $4.28 \pm 0.4 \times 1.38 \pm 0.25$ մկմ (<i>D. nairensis</i>) Min - $2.64 \pm 0.25 \times 1.22 \pm 0.25$ մկմ (<i>D. valentini</i>)
Մակաբույծի ծոված մաս	$1.2 \pm 0.1 \times 0.8 \pm 0.2$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտ	$5.8 \pm 0.65 \times 3.95 \pm 0.5$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$3.2 \pm 0.35 \times 1.75 \pm 0.5$ մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.37 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	$4.7 \pm 0.15 \times 2.6 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2 \pm 0.5 \times 1.2 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված կորիզի մակերես	0.2 մմ ²

Երկրորդ մորֆոտիպի տարածվածությունը, ըստ մեր տվյալների, կազմում է 9.2 % և իր ձևաբանական առանձնահատկություններով նման է *Karyolysus sp.*-ին:

Լ. Ռոբինը նշում է, որ նման ձևաբանական առանձնահատկություններով այս ձևն իրենից ներկայացնում է գամետոցիտի փուլ (Robin, 1936a):

Արյան մակաբույծների երրորդ մորֆոտիպ

Ըստ մեր տվյալների, երրորդ մորֆոտիպի միջինացված չափսերը $4.6 \pm 0.9 \times 1.6 \pm 0.4$ մկմ են: Ամենամեծ միջինացված չափսեր այս ձևն ունի *D. dahl*-ի ($5.41 \pm 0.8 \times 4.8 \pm 0.5$ մկմ), իսկ ամենափոքրը՝ *D. nairensis*-ի մոտ ($3.66 \pm 0.9 \times 1.64 \pm 0.25$ մկմ): Երրորդ մորֆոտիպի կորիզի չափսերը 0.08 ± 0.2 մկմ են (աղյուսակ 6):

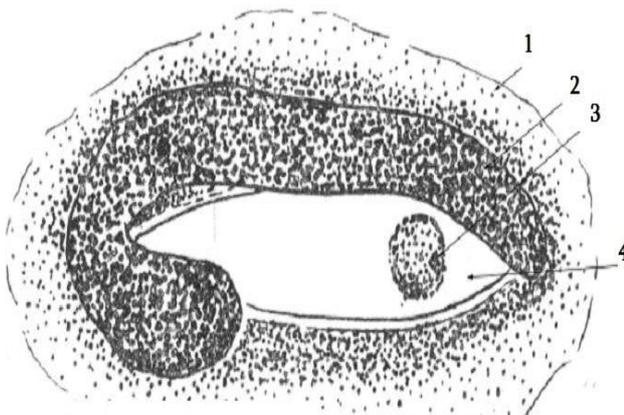
Աղյուսակ 6.

Թ. Բեյերի և մեր տվյալների համեմատությունը

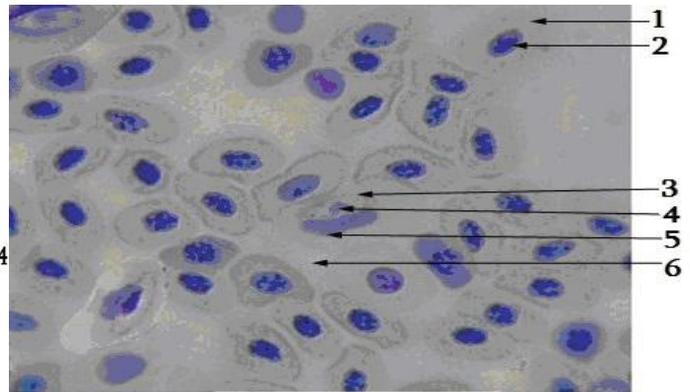
Արյան մակաբույծների երրորդ մորֆոտիպ	
1. Ըստ Թ. Բեյերի	2. Ըստ մեր հետազոտությունների
<p>1. Մակաբույծի մարմինը երկարացած, հաճախ իլիկաձև է, երկու ծայրերում սրացված (նկար 11): 2. Չափսերը $12.90 \pm 0.15 \times 4.50 \pm 0.28$ μ են: 3. Այս ձևը տարբերվում է մյուսներից տեր-օրգանիզմի կորիզի նկատմամբ ունեցած հատուկ դիրքով: Կորիզը գտնվում է բլեռներից որևէ մեկում և ունի գնդաձև տեսք: Այս ձևն ամենաախտածինն է տեր-օրգանիզմի համար: Այն փոփոխում է ինչպես տիրոջ ցիտոպլազման, այնպես էլ կորիզը: Էրիթրոցիտները երբեմն չափից ավելի մեծացած են: Հաճախ մակաբույծի կորիզը տեղավորվում է տեր-բջջի կորիզի վրա այնպես, որ նրանք գրեթե չեն տարբերվում:</p>	<p>1. Ունի երկարացված մարմին, որի մի ծայրը սրացած է, մյուսը՝ կլորացած կամ երկու ծայրում էլ կլորացած է (նկար 11ա): 2. Չափսերը $4.6 \pm 0.9 \times 1.6 \pm 0.4$ մկմ են: 3. Այս ձևի յուրահատկությունը կայանում է նրանում, որ կորիզը գտնվում է բջջի կենտրոնում այնպես, որ ամբողջական տեսքը հիշեցնում է աչք: Երբեմն կորիզի ծովածությունը համապատասխանում է մարմնի և էրիթրոցիտի կորիզի ծովածությունը: Այս ձևը տեղակայված է տիրոջ կորիզի կողքին, տիրոջ մարմնի առանցքի երկայնքով կամ բլեռներից որևէ մեկում: 4. Ունի գրեթե անգույն ցիտոպլազմա, որը երբեմն ներկվում է բաց մանուշակագույն:</p>

Էրիթրոցիտի կորիզը ծովում է դեպի մակաբույծը և կրկին նմանակում է նրան: **4.** Մակաբույծի ցիտոպլազման չի ներկվում, բացառությամբ եզրային մասերի, որոնք ստանում են թույլ գունավորում: **5.** Էրիթրոցիտի ցիտոպլազմայի մակաբույծին մոտ մասն ինտենսիվ ներկվում է, իսկ մնացած մասերը կարող են ընդհանրապես չներկվել: Դա կապված է որոշ նյութերի կորիզից ցիտոպլազմա անցման հետ: **6.** Ապրելով էրիթրոցիտներում, հեմոգրեգարիները ճնշում է կորիզին և փոփոխում նրան, ինչի պատճառով էլ միավորվում են մեկ՝ կարիոլիզուս ցեղի մեջ:

5. Էրիթրոցիտի կորիզը կլոր է, երկարացված կամ լրբաձև, հաջախ սրտաձև, իլիկաձև, կոնաձև և կողքից հարում է տիրոջ կորիզին: Կորիզը գտնվում է միջին կամ կողքային մասերում: Ցիտոպլազման ներկվում է բաց կապույտ:



ՆԿ. 11. Արյան մակաբույծների էրրորդ մորֆոտիպ (ըստ Բեյերի)



ՆԿ. 11ա. Արյան մակաբույծների էրրորդ մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 11. (Ըստ Բեյերի) - 1. Վարակված էրիթրոցիտ 2. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Մակաբույծի կորիզ 4. Մակաբույծի 3-րդ մորֆոտիպ:

Նկար 11ա (Ըստ մեր հետազոտությունների) - 1. Չվարակված էրիթրոցիտ 2. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Մակաբույծի 3-րդ մորֆոտիպ 4. Մակաբույծի կորիզ, 5. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 6. Վարակված էրիթրոցիտ:

Էրրորդ մորֆոտիպով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $5.1 \pm 0.5 \times 4 \pm 0.25$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $3.4 \pm 0.25 \times 1.75$

± 0.1 մկմ (կորիզի մակերեսը 0.29 մմ² է): Երրորդ մորֆոտիպով վարակված քսուքներում գտնվող չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը կազմում են $4.7 \pm 0.15 \times 2.6 \pm 0.25$ մկմ են, իսկ կորիզինը՝ $0.2 \pm 0.4 \times 1.45 \pm 0.25$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.23 մմ² է) (աղյուսակ 7):

Աղյուսակ 7.

Տվյալներ մակաբույծի երրորդ մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ.

Չափվող օբյեկտները	Չափսերը
Արյան մակաբույծների երրորդ մորֆոտիպ	Միջին - $4.6 \pm 0.9 \times 1.6 \pm 0.4$ մկմ Max - $5.41 \pm 0.8 \times 4.8 \pm 0.5$ մկմ (<i>D.dahli</i>) Min - $3.66 \pm 0.9 \times 1.64 \pm 0.25$ մկմ (<i>D. nairensis</i>)
Երրորդ ձևի կորիզի մակերես	0.08 մմ ²
Վարակված էրիթրոցիտ	$5.1 \pm 0.5 \times 4 \pm 0.25$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$3.4 \pm 0.25 \times 1.75 \pm 0.1$ մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.29 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	$4.7 \pm 0.15 \times 2.6 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2 \pm 0.4 \times 1.45 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված կորիզի մակերես	0.23 մմ ²

Մեր տվյալների համաձայն, երրորդ մորֆոտիպի տարածվածությունը կազմում է 21.35%:

Ըստ որոշ տվյալների, այս ձևն իրենից ներկայացնում է գամոնտի փուլ (Hoare, 1932) և պատկանում է *Karyolysus sp.*-ին, սակայն մեր դիտարկումներում նրա ակնհայտ ձևաբանական նմանությունը վեցերորդ ձևին, ինչպես նաև անցումային ձևերի առկայությունը, ենթադրում է նրա հնարավոր պատկանելիությունը *Hepatozoon sp.*-ին: Գամոնտի փուլին բնորոշ է պատիճի առկայությունը: Պատիճը թափանցիկ է, բայց տեր-բջջի ցիտոպլազմայի ֆոնի վրա լավ երևում է: Պատերը բավականին հաստ են, նրանց ներսում գտնվում է ազատ տարածությունը, որտեղ էլ գտնվում է մակաբույծը: Վերջինիս երկու ծայրերը սրացած են: Ծայրային մասերում գտնվում են

ներկված կամ չներկված սպիտակուցային հատիկները: Գամոննտի պատիճավորումը հնարավորություն է տալիս մակաբույծին գտնվել տեր-օրգանիզմում անժամկետ երկար: Այն իրենից ներկայացնում է հարմարողական ռեակցիա էրիթրոցիտներում գոյատևելու համար: Որոշ պատրաստուկներում գամոննտի էրիթրոցիտից դուրս գալու ժամանակ նկատվում է, որ պատիճը մնում է էրիթրոցիտի ցիտոպլազմայում: Այդ ժամանակ լավ երևում է, որ պատիճը ոչ թե մակաբույծի բջջաթաղանթի, այլ ցիտոպլազմայի հաստացում է:

Արյան մակաբույծների չորրորդ մորֆոտիպ

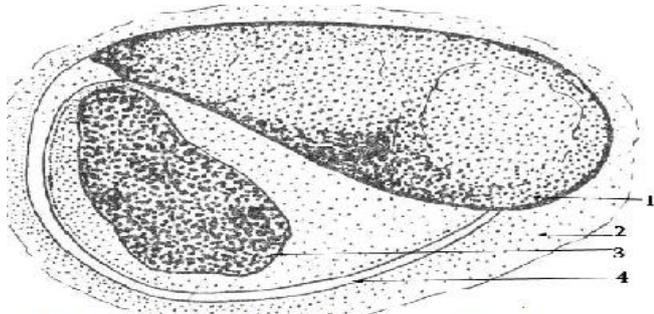
Ըստ մեր տվյալների, մակաբույծի կորիզը խոշոր է և ունի հատիկավոր կառուցվածք, ներկվում է բաց մանուշակագույն կամ վարդագույն: Տիրոջ էրիթրոցիտը խիստ մեծացած է: Եթե չվարակված բջջի ցիտոպլազման ներկված է մուգ կապույտ, ապա վարակվածի ցիտոպլազման բաց կապույտ կամ վարդագույն է: Էրիթրոցիտի կորիզը նույնպես ենթարկվում է փոփոխության: Չվարակված բջջի էրիթրոցիտը ներկվում է մուգ վարդագույն, իսկ վարակվածի դեպքում՝ մուգ կապույտ, երբեմն էլ բաց վարդագույն (աղյուսակ 8):

Աղյուսակ 8.

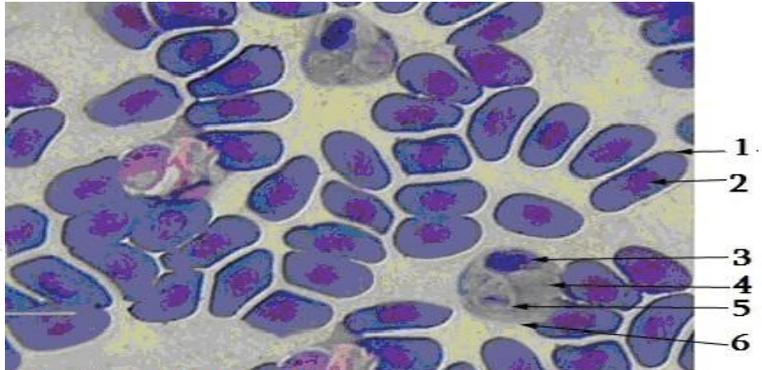
Թ. Բեյերի և մեր տվյալների համեմատությունը

Արյան մակաբույծների չորրորդ մորֆոտիպ	
1. Ըստ Թ. Բեյերի	2. Ըստ մեր հետազոտությունների
<p>1. Մարմնի ձևերը խիստ յուրահատուկ են: Ունի գրեթե չնշմարվող լայն մարմին և երկար "պոչ", որը մոտավորապես կազմում է մակաբույծի ընդհանուր երկարության կեսը (նկար 12): 2. Չափսերը $22.03 \pm 0.30 \times 5 \pm 0.13$ մկմ են: 3. Մակաբույծի մարմինը, բացառությամբ "պոչի" ծայրային հատվածի,</p>	<p>1. Այս ձևն իր ձևաբանական հատկանիշներով խիստ տարբերվում է մյուս մորֆոտիպերից: Մարմինը համեմատաբար ավելի խոշոր է, տանձաձև (նկար 12ա): Մարմինը մի ծայրում լայնացած է, որտեղ գտնվում է կորիզը: Մյուս ծայրն ավարտվում է երկար "պոչով", որն ամբողջապես շրջապատում է տիրոջ</p>

<p>ներկվում է կարմրավուն: Եթե շարունակենք ներկումը, կարելի է նկատել, որ մակաբույծի շուրջ գտնվող պատիճը կատարում է ներկի ադսորբցիա:</p>	<p>էրիթրոցիտի կորիզը: 2. Չափսերը, որոնք համապատասխանում են մարմնի ամենալայն մասի չափումներին $4.9 \pm 0.6 \times 2.3 \pm 0.5$ մկմ են: 3. "Պոչի" միջին երկարությունը 5.81 ± 0.7 մկմ է:</p>
--	---



ՆԿ. 12. Արյան մակաբույծների շորրորդ մորֆոտիպ (ըստ Բեյերի)



ՆԿ. 12ա. Արյան մակաբույծների շորրորդ մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 12. (Ըստ Բեյերի) - 1. Մակաբույծի 4-րդ մորֆոտիպ 2. Վարակված էրիթրոցիտ 3. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 4. Մակաբույծի "պոչ":

Նկար 12ա (Ըստ մեր հետազոտությունների) - 1. Չվարակված էրիթրոցիտ 2. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 4. Մակաբույծի 4-րդ մորֆոտիպ 5. Մակաբույծի "պոչ" 6. Վարակված էրիթրոցիտ:

Չորրորդ մորֆոտիպի միջինացված չափսերը $4.9 \pm 0.6 \times 2.3 \pm 0.5$ մկմ են: "Պոչի" միջին երկարությունը 5.81 ± 0.7 մկմ է: Ամենամեծ միջինացված չափսեր շորրորդ մորֆոտիպն ունի *D.dahli*-ի մոտ $5.78 \pm 0.4 \times 2.2 \pm 0.5$ մկմ (մարմնի ամենալայն մասում չափած), իսկ "պոչի" երկարությունը 5.8 ± 0.3 մկմ է, իսկ ամենափոքրը՝ *D.rostombekowi* $4.2 \pm 0.5 \times 2.1 \pm 0.4$ մկմ (մարմնի ամենալայն մասում չափած), սակայն "պոչիկն" բավականին երկար է 6.5 ± 0.8 մկմ: Չորրորդ մորֆոտիպով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $5.9 \pm 0.65 \times 3.5 \pm 0.5$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $3.87 \pm 0.15 \times 1.96 \pm 0.2$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.44 մմ² է):

Չորրորդ մորֆոտիպով վարակված քույրներում, էրիթրոցիտների դեֆորմացիայի աստիճանը պատկերացնելու համար չափվել են նաև չվարակված բջիջները: Այսպես. չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը կազմում են

5.48 ± 0.55 x 3.62 ± 0.95 մկմ, իսկ կորիզինը՝ 2.59 ± 0.15 x 1.45 ± 0.25 մկմ (կորիզի մակերեսը 0.24 մմ²) (աղյուսակ 9):

Աղյուսակ 9.

Տվյալներ մակաբույծի չորրորդ մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ.

Չափվող օբյեկտները	Չափսերը
Արյան մակաբույծների չորրորդ մորֆոտիպ	Միջին - 4.9 ± 0.6 x 2.3 ± 0.5 մկմ Max - 5.78 ± 0.4 x 2.2 ± 0.5 մկմ (<i>D.dahli</i>) Min - 4.2 ± 0.5 x 2.1 ± 0.4 մկմ (<i>D.rostombekowi</i>)
Չորրորդ ձև "պոչի" երկարություն	5.81 ± 0.7 մկմ
Վարակված էրիթրոցիտ	5.9 ± 0.65 x 3.5 ± 0.5 մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	3.87 ± 0.15 x 1.96 ± 0.2 մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.44 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	5.48 ± 0.55 x 3.62 ± 0.95 մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	2.59 ± 0.15 x 1.45 ± 0.25 մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտ	0.24 մմ ²

Մեր տվյալների համաձայն, չորրորդ ձևի տարածվածությունը կազմում է 5.09 %: Ըստ գրականության տվյալների (Бейер, и Сидоренко, 1984), ինչպես նաև մեր հետազոտությունների, այս ձևը կարող է պատկանել *Karyolysus sp.*-ին:

Արյան մակաբույծների հինգերորդ մորֆոտիպ

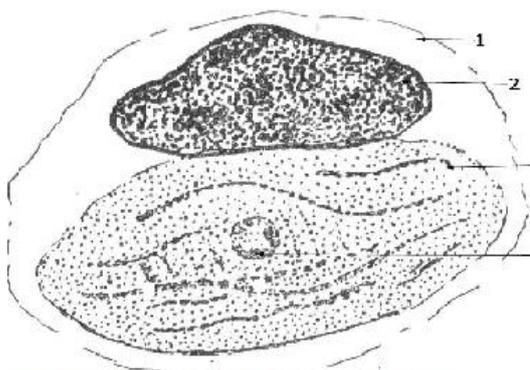
Ըստ մեր աշխատանքի, էրիթրոցիտի կորիզը չվարակված բջջում ներկվում է մուգ կապույտ, իսկ վարակված բջջում՝ վարդագույն է: Էրիթրոցիտը խիստ ձևախախտված (դեֆորմացված), նորմալ չափսերից շատ ավելի մեծացած է (աղյուսակ 10):

Աղյուսակ 10.

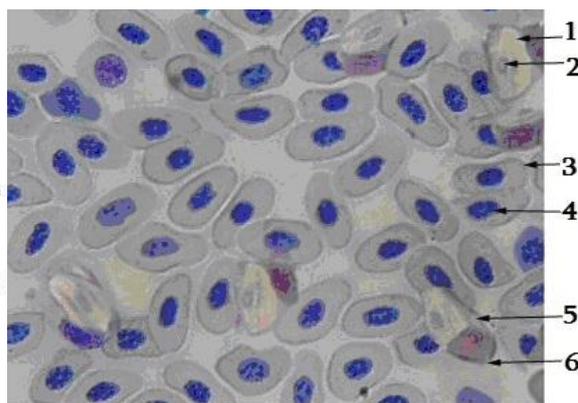
Թ. Բեյերի և մեր տվյալների համեմատությունը

Արյան մակաբույծների հինգերորդ մորֆոտիպ

1. Ըստ Թ. Բեյերի	2. Ըստ մեր հետազոտությունների
<p>1. Մակաբույծը օվալ է, չափսերը $12.55 \pm 0.14 \times 5.88 \pm 0.07$ մկմ են (նկար 13):</p> <p>2. Ներկելիս մակաբույծի մարմինը ստանում է թույլ գունավորում:</p> <p>3. Տեղակայվում է տիրոջ բջջի որևէ բևեռում:</p> <p>4. Կորիզը գտնվում է մարմնի կենտրոնում:</p>	<p>1. Այս ձևի մարմինը ձվաձև կամ օվալ է և մյուս ձևերի համեմատ բավականին խոշոր: Չափսերը $4.7 \pm 0.5 \times 2.5 \pm 0.35$ մկմ են (նկար 13ա):</p> <p>2. Ցիտոպլազման ներկվում է բաց մանուշակագույն կամ վարդագույն:</p> <p>Ցիտոպլազմայում երևում են երկայնական ձգաններ, որոնք ներկվում են բաց մանուշակագույն:</p> <p>3. Մակաբույծը կողքից կամ վերևից հարում է էրիթրոցիտի կորիզին:</p> <p>4. Կորիզը գտնվում է մարմնի կենտրոնում, որը նույնպես ներկվում է բաց վարդագույն:</p>



ՆԿ. 13. Արյան մակաբույծների հինգերորդ մորֆոտիպ (ըստ Բեյերի)



ՆԿ.13ա. Արյան մակաբույծների հինգերորդ մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 13. (Ըստ Բեյերի) - 1. Վարակված էրիթրոցիտ 2. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Մակաբույծի 5-րդ մորֆոտիպ 4. Մակաբույծի կորիզ:

Նկար 13ա (Ըստ մեր հետազոտությունների) - 1. Մակաբույծի 5-րդ մորֆոտիպ 2. Մակաբույծի կորիզ 3. Չվարակված էրիթրոցիտ 4. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ 5. Վարակված էրիթրոցիտ 6. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ:

Հինգերորդ մորֆոտիպի միջինացված չափսերը $4.7 \pm 0.5 \times 2.5 \pm 0.35$ մկմ են: Ամենամեծ միջինացված չափսեր հինգերորդ ձևն ունի *D.dahli*-ի մոտ ($5.83 \pm 0.5 \times 2.8 \pm 0.25$ մկմ), իսկ ամենափոքր՝ *D.portschinskii*-ի ($4.14 \pm 0.2 \times 2.3 \pm 0.25$ մկմ):

Հինգերորդ ձևով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $4.95 \pm 0.5 \times 3.7 \pm 0.5$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $2.8 \pm 0.35 \times 1.8 \pm 0.25$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.035 մմ² է):

Հինգերորդ մորֆոտիպով վարակված քսուքներում, էրիթրոցիտների դեֆորմացիայի աստիճանը պատկերացնելու համար չափվել են նաև չվարակված բջիջները: Չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը կազմում են $4.3 \pm 0.5 \times 2.8 \pm 0.25$ մկմ, իսկ կորիզինը՝ $2 \pm 0.25 \times 1.4 \pm 0.25$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.21 մմ²) (աղյուսակ 11):

Աղյուսակ 11.

Տվյալներ մակաբույծի հինգերորդ մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ

Չափվող օբյեկտները	Չափսերը
Արյան մակաբույծների հինգերորդ մորֆոտիպ	Միջին - $4.7 \pm 0.5 \times 2.5 \pm 0.35$ մկմ Max - $5.83 \pm 0.5 \times 2.8 \pm 0.25$ մկմ (<i>D.dahli</i>) Min - $4.14 \pm 0.2 \times 2.3 \pm 0.25$ մկմ (<i>D.rostombekowi</i>)
Վարակված էրիթրոցիտ	$4.95 \pm 0.5 \times 3.7 \pm 0.5$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2.8 \pm 0.35 \times 1.8 \pm 0.25$ մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.035 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	$4.3 \pm 0.5 \times 2.8 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2.8 \pm 0.35 \times 1.8 \pm 0.25$ մկմ
Չվարակված կորիզի մակերես	0.21 մմ ²

Ըստ մեր ունեցած տվյալների, հինգերորդ մորֆոտիպով վարակվածությունը կազմում է 18.21%:

Մի շարք գրական տվյալների (Telford, et al., 1994, Lewis, and Wang, 1964, Wang, and Hopkins, 1965) և մեր հետազոտությունների, այս մորֆոտիպը կարող է պատկանել *Hepatozoon sp.*-ին և իրենից ներկայացնում է հասուն գամոնտի փուլ: Թելֆորդն իր դիտարկումներում նշում է, որ հինգերորդ ձևի նման օրինակ է գրականության մեջ հանդիպող *Plasmodium attenuatum* տեսակը (*Ameiva ameiva*), որը

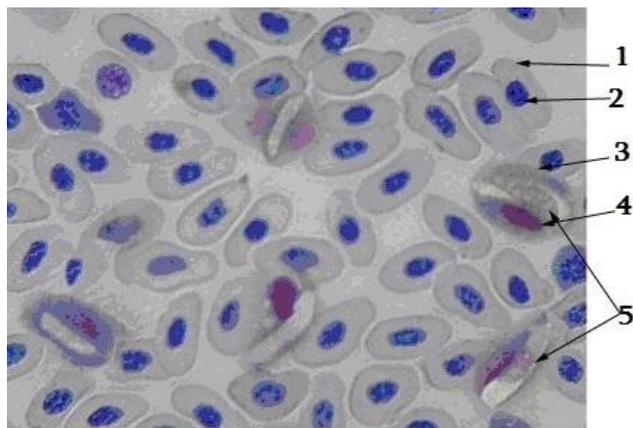
ներկայացված է որպես միկրոգամետոցիտի փուլ (Telford, 1973b, 1980): Այսինքն, մեր նկարագրված ձևը նույնպես կարող է համապատասխանել ապիկոնալիքսների զարգացման հասուն գամոնտի փուլին:

Արյան մակաբույծների վեցերորդ մորֆոտիպը

Հայտնաբերվել և նկարագրվել է Հայաստանի Ժայռային մողեսների և նրանց հիբրիդային բոլոր ձևերի մոտ: Արյան մակաբույծների բոլոր 6 ձևերի մեջ այս մորֆոտիպը կազմում է ճնշող մեծամասնությունը: Մարմնի ձևերը բազմազան են, այն հիմնականում ձգված է երկարությամբ և լինում է ձվաձև, լրբաձև, օվալաձև, մեկ կամ երկու ծայրերում կլորացած և այլն:

Ցիտոպլազմայի ներկման աստիճանը նույնպես բազմազան է՝ սկսած ամբողջովին անգույն և չներկված վիճակից, մինչև բաց վարդագույն, դեղին կամ մանուշակագույն: Կորիզը գտնվում է մարմնի կենտրոնում կամ մասնակի ուղղված է մի կողմի վրա: Այն սովորաբար երկարացված կամ ձվաձև է:

Վարակված բջիջն իր չափսերով տարբերվում է չվարակված բջջից: Ցիտոպլազման ներկված է բաց կապույտ կամ վարդագույն, այն դեպքում, երբ չվարակված բջջի ցիտոպլազման ներկվում է բաց դեղին կամ կապույտ (նկար 14):



Նկ. 14. Արյան մակաբույծների վեցերորդ մորֆոտիպ (ըստ մեր հետազոտությունների)

Նկար 14 - 1. Չվարակված էրիթրոցիտ 2. Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ 3. Վարակված էրիթրոցիտ 4. Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ 5. Մակաբույծ:

Էրիթրոցիտի կորիզը շեղված է դեպի բջջի կողքային կամ բևեռային մաս և ներկված է մուգ վարդագույն (չվարակված բջջի կորիզը ներկվում է մուգ կապույտ): Իր ձևաբանական հատկանիշներով այս մորֆոտիպը նման է առաջին ձևին, սակայն ցիտոպլազմային պղպջակները բացակայում են:

Վեցերորդ մորֆոտիպի միջինացված չափսերը $3.4 \pm 0.4 \times 1.6 \pm 0.15$ մկմ են: Ամենամեծ միջինացված չափսեր վեցերորդ ձևն ունի *D.rostombekowi*-ի ($5.53 \pm 0.25 \times 1.53 \pm 0.35$ մկմ), իսկ ամենափոքր՝ *D.raddei*-ի մոտ ($3.7 \pm 0.2 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ):

Վեցերորդ մորֆոտիպով վարակված էրիթրոցիտի միջինացված չափսերը $6.1 \pm 0.9 \times 4.1 \pm 7$ մկմ են, վարակված էրիթրոցիտի կորիզինը՝ $2.8 \pm 0.25 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.033 մմ² է):

Վեցերորդ մորֆոտիպով վարակված քսուքներում, էրիթրոցիտների դեֆորմացիայի աստիճանը պատկերացնելու համար չափվել են չվարակված բջիջները: Չվարակված էրիթրոցիտների միջինացված չափսերը կազմում են $4.2 \pm 0.65 \times 2.4 \pm 0.5$ մկմ, իսկ կորիզինը՝ $1.8 \pm 0.35 \times 1.2 \pm 0.2$ մկմ (կորիզի մակերեսը 0.19 մմ²) (աղյուսակ 12):

Աղյուսակ 12.

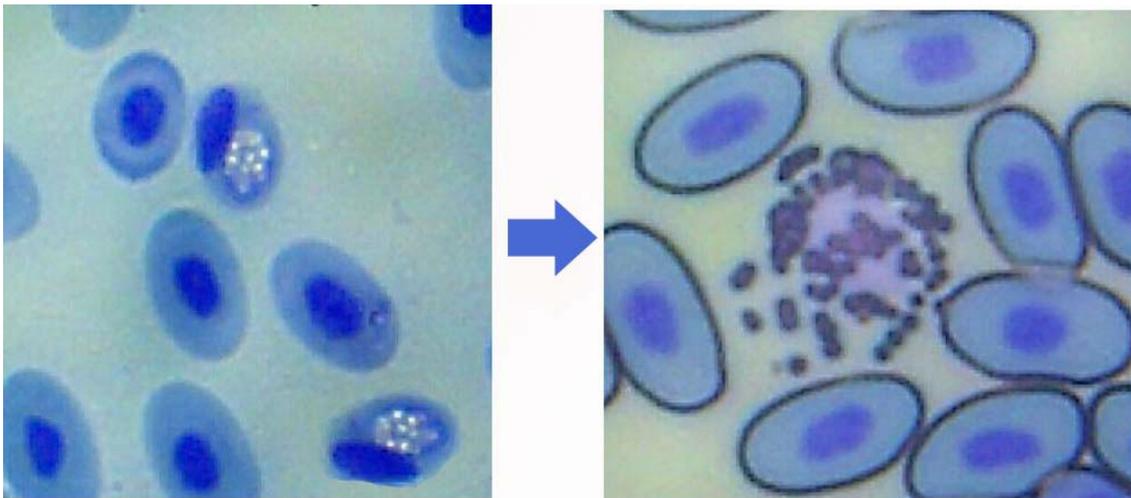
Տվյալներ մակաբույծի վեցերորդ մորֆոտիպի և վարակված էրիթրոցիտի չափսերի վերաբերյալ.

Չափվող օբյեկտները	Չափսերը
Արյան մակաբույծների վեցերորդ մորֆոտիպ	Միջին - $3.4 \pm 0.4 \times 1.6 \pm 0.15$ միջին Max - $5.53 \pm 0.25 \times 1.53 \pm 0.35$ մկմ (<i>D.rostombekowi</i>) Min - $3.7 \pm 0.2 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ (<i>D.raddei</i>)
Վարակված էրիթրոցիտ	$6.1 \pm 0.9 \times 4.1 \pm 7$ մկմ
Վարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$2.8 \pm 0.25 \times 1.5 \pm 0.25$ մկմ
Վարակված կորիզի մակերես	0.033 մմ ²
Չվարակված էրիթրոցիտ	$4.2 \pm 0.65 \times 2.4 \pm 0.5$ մկմ
Չվարակված էրիթրոցիտի կորիզ	$1.8 \pm 0.35 \times 1.2 \pm 0.2$ մկմ
Չվարակված կորիզի մակերես	0.19 մմ ²

Ինչպես արդեն նշվեց, այս մակաբույծի հանդիպման հաճախականությունն ամենամեծն է: Ըստ մեր ունեցած տվյալների այն կազմում է մոտ 41.6 %: Մեր ուսումնասիրությունների համաձայն այն կարող է պատկանել *Hepatozoon sp.*-ին:

Նշված բոլոր մորֆոտիպերը հանդիպում են ինչպես արյան, այնպես էլ լյարդի պատրաստուկներում: Բացի հիմնական ձևերից, լյարդի պատրաստուկներում

հայտնաբերվել են զարգացման փուլեր, որոնք, ամենայն հավանականությամբ, համապատասխանում են զարգացման շիզոգոնիայի փուլին:



Նկար 15 Արյան մակաբույծների շիզոգոնիայի փուլը *Darevskia nairensis*-ի լյարդի պատրաստուկում

Այսպիսով, առաջացած շիզոնտներն իրենցից ներկայացնում են միջանկյալ տիրոջ օրգանիզմում եղած արյան մակաբույծների առաջին փուլ, որից առաջանում են վերոհիշյալ փուլերը:

Ելնելով գրականության տվյալներից (Beyer, Sidorenko, 1984; Hoare, 1932), և հիմնվելով մեր կողմից կատարված ուսումնասիրությունների վրա, կարող ենք ասել, որ ժայռային մողեսների 8 տեսակների և նրանց հիբրիդների բոլոր ուսումնասիրված առանձնյակների մոտ հանդիպում են *Hepatozoon sp.* և *Karyolysus sp.*-ի ցեղերին պատկանող մակաբույծներ: Մակաբուծային այլ ցեղերի առկայությունը նույնպես հնարավոր է, սակայն դա միանշանակ պնդելու համար անհրաժեշտ է կատարել համապատասխան գենետիկական վերլուծություն: Վեց ձևերի և նրանց առաջացրած էրիթրոցիտների դեֆորմացիայի աստիճանը նույնը չէ: Ամենափոքր չափսեր ունեն վեցերորդ մորֆոտիպի պատկանող մակաբույծները՝ $3.4 \pm 0.4 \times 1.6 \pm 0.15$, որոնք սակայն առաջացնում են էրիթրոցիտի դեֆորմացիայի ամենամեծ աստիճանը՝ $6.1 \pm 0.9 \times 4.1 \pm 7$ մկմ: Ամենամեծ չափսեր ունեն չորրորդ մորֆոտիպին պատկանող մակաբույծները՝ $4.9 \pm 0.6 \times 2.3 \pm 0.5$ մկմ: Ամենափոքր չափսեր վարակված էրիթրոցիտն ունի հինգերորդ մորֆոտիպի մոտ՝ $4.95 \pm 0.5 \times 3.7 \pm 0.5$ մկմ: Էրիթրոցիտի կորիզի ամենամեծ դեֆորմացիան առաջացնում է չորրորդ մորֆոտիպը՝ 0.44 մմ², ամենափոքրը՝ առաջինն ու երրորդը՝ 0.29 մմ²: Նման առանձնահատկությունները կարելի է բացատրել զարգացման տարբեր փուլերի առանձնահատկությունների հետ:

Տվյալներից պարզ է դառնում, որ մեր կողմից նկարագրված մորֆոտիպերն իրենցից ներկայացնում են միջանկյալ տիրոջ օրգանիզմում արյան մակաբույծների զարգացման տարբեր փուլեր: Այդ փուլերն են մերոզոնիան, որի արդյունքում առաջանում են բազմաթիվ մերոզոիտներ: Բազմակի անգամ կրկնվելուց հետո մերոզոնիային հաջորդում է գամետոզոնիայի փուլը, որը միջանկյալ տիրոջ օրգանիզմում ընթանում է մինչև գամոնտների առաջացում: Մակաբույծները վարակում են տեր օրգանիզմի էրիթրոցիտները, որը բերում է նրա, ինչպես նաև կորիզի դեֆորմացիայի, ապա քայքայման: Ընթացքը կրկնվում է այնքան, մինչև վերջնական տիրոջ արյունածման արդյունքում մակաբույծները հայտնվում են նրա օրգանիզմում: Այստեղ արդեն գամետոզոնիան ավարտվում է և սկսվում է սպորոզոնիան^a մինչև սպորների առաջացումը: Այսինքն, մեր ուսումնասիրված կենդանիների մոտ գործում է բոլոր սպորավորներին բնորոշ բազմացման օրինաչափությունները: Մեր աշխատանքում ստացած տվյալները հիմնականում համապատասխանում են Թ. Բեյերի տվյալների հետ: Սակայն մակաբույծների չափսերի հետ կապված մենք տեսնում ենք լուրջ տարբերություններ:

3.2. Մակաբույծների մորֆոտիպերի բաշխվածությունն ըստ տեր-օրգանիզմների

1. Հայկական ժայռային մողես (*Darevskia armeniaca*) -

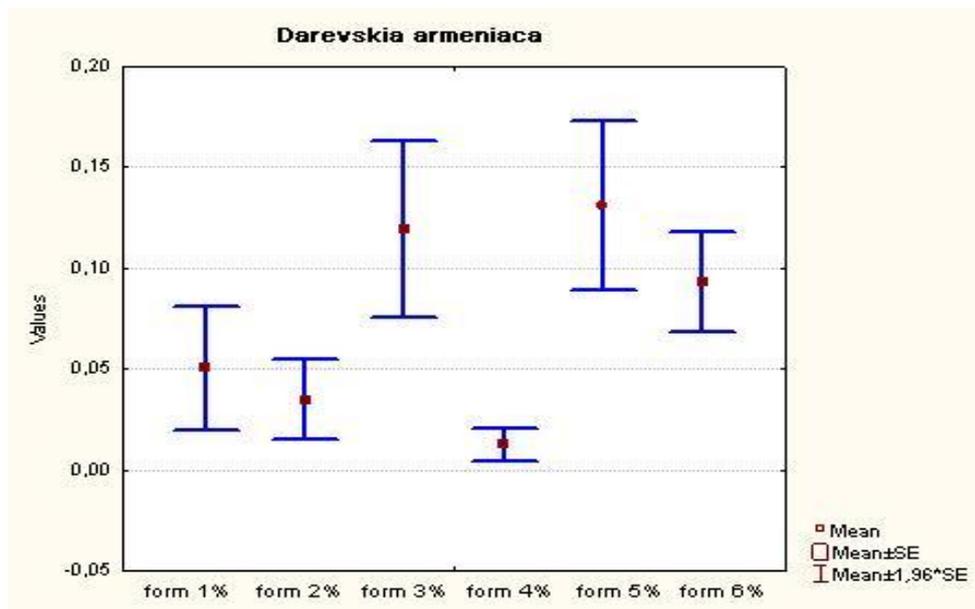
Հայաստանի հանրապետության տարբեր տարածքներում այս տեսակի հանդիպման հաճախությունը տարբեր է: Հիմնականում հանդիպում են 1700-ից մինչև 2200 մետր բարձրությունների վրա: *D. armeniaca*-ի առանձնյակների թվաքանակը 1 կմ երթուղում կարող է հասնել 200-ի: 2003-2012 թթ.-ի ապրիլ-հոկտեմբեր ամիսներին Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետությունների մի շարք շրջաններից ուսումնասիրությունների համար հավաքվել են հայկական ժայռային մողեսի 246 առանձնյակներ: Ուսումնասիրությունը գերազանցապես կատարվել է սեռահասուն առանձնյակների վրա (աղյուսակ 13): Այս ամբողջ թվաքանակից միայն 6-ը են եղել ոչ սեռահասուն և ոչ մեկի մոտ վարակվածություն չի նկատվել (աղյուսակ 13):

Աղյուսակ 13.

***Darevskia armeniaca* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով**

<i>Darevskia armeniaca</i>		մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min – Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Քուչակ	42-69	5/13	3/43	1/14	3/8	13/94	14/276	1/2
Դիլիջան	49-69	6/32	4/3	13/36	0	7/37	17/257	0
Գոգարան	56-69	3/50	1/4	5/140	1/6	5/121	4/14	0
Հանքավան	46-71	3/31	1/16	1/3	2/4	8/95	17/106	2/24
Հրազդան	45-51	0	0	0	0	0	0	0
Զաջուռ	65-66	0	0	0	0	0	0	0
Լճաշեն	57-64	1/3	0	0	1/10	1/16	1/8	2/2
Սոթք	45-67	6/28	1/9	5/85	0	6/24	8/104	1/5
Ստեփանավան	50-69	0	1/2	1/30	0	3/14	5/33	2/12
Տաշիր	46-70	1/7	0	1/25	0	1/3	2/66	1/1

Արյան մակաբույծներն այս տեսակի մոտ հիմնականում հանդիպում են ներերիթրոցիտային վիճակում՝ զարգացման տարբեր փուլերում: Նշված վեց մորֆոտիպերի շրջանակներում արտաերիթրոցիտային դեպքեր չեն գրանցվել: Առավելագույն վարակվածություն դիտվել է երրորդ և հինգերորդ, նվազագույնը՝ չորրորդ մորֆոտիպի մակաբույծներով (գծապատկեր 1):



Գծապատկեր 1. *D. armeniaca*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Հավաքված 240 սեռահասուն առանձնյակների (**n=240**) վարակման **էքստենսիվությունը** (այն է՝ վարակված առանձնյակների թվաքանակի հարաբերությունը առանձնյակների ընդհանուր թվին) $\times 100\%$) կազմել է **38%**, (*D. armeniaca*-ի ուսումնասիրված 240 առանձնյակներից վարակված են եղել 92-ը): Վարակման **ինտենսիվությունը** (այն է՝ մակաբույծների թվաքանակի հարաբերությունը վարակված կենդանիների թվաքանակի վրա) կազմել է **23.4** (աղյուսակ 13):

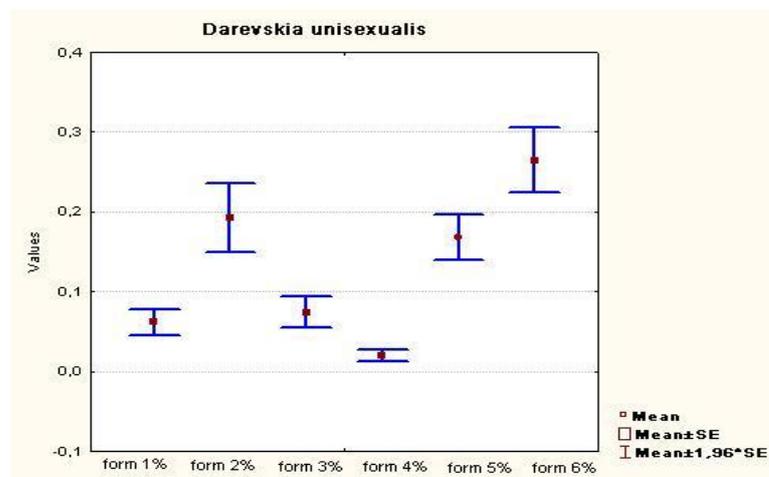
2. Սպիրակափոր ժայռային մողես (*Darevskia unisexualis*) -

Այս տեսակը հանդիպում է լեռնատափաստանային գոտում՝ ծովի մակերևույթից մինչև 2000 մ բարձրության վրա: Հանրապետության տարբեր վայրերում հանդիպման հաճախականությունը տարբեր է: Հիմնականում 1 կմ երթուղում *Darevskia unisexualis*-ի թվաքանակը տատանվում է 30-40 առանձնյակի սահմաններում: Աշխատանքի ընթացքում ուսումնասիրվել են 168 առանձնյակներ, որոնք բացառապես եղել են սեռահասուն կուսածին էգեր (աղյուսակ 14):

***Darevskia unisexualis* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով**

<i>Darevskia unisexualis</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոսիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min – Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Քուլչակ	45-72	2/9	5/31	0	0	6/100	3/52	0
Սպիտակ	51-59	1/1	0	0	1/2	1/10	1/24	0
Ջաջուռ	62-73	1/2	0	0	0	0	1/20	0
Լճափ	41-79	15/126	23/326	20/147	9/40	21/222	28/445	3/17
Ծովակ	48-69	3/17	2/7	5/113	2/4	4/72	4/354	3/23
Վարդենիս	51	0	0	1/2	0	1/4	1/10	0
Նորադուզ	45-79	2/9	0	1/1	0	1/4	2/21	1/2
Հանքավան	45-71	13/71	12/86	4/104	2/147	5/122	8/381	1/14
Հրազդան	57	0	0	1/1	0	0	1/6	0

Գծապատկերում երևում է, որ *Darevskia unisexualis*-ն առավել վարակված է եղել երրորդ և վեցերորդ մորֆոսիպերով, նվազագույն վարակվածություն դիտվել է առաջին և չորրորդ մորֆոսիպերով (գծապատկեր 2):



Գծապատկեր 2 *D. unisexualis*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Darevskia unisexualis-ի ուսումնասիրված 168 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը կազմել է 41.6% (վարակված են եղել 70 առանձնյակ): Վարակման ինտենսիվությունը կազմել է 44.2 (աղյուսակ 14):

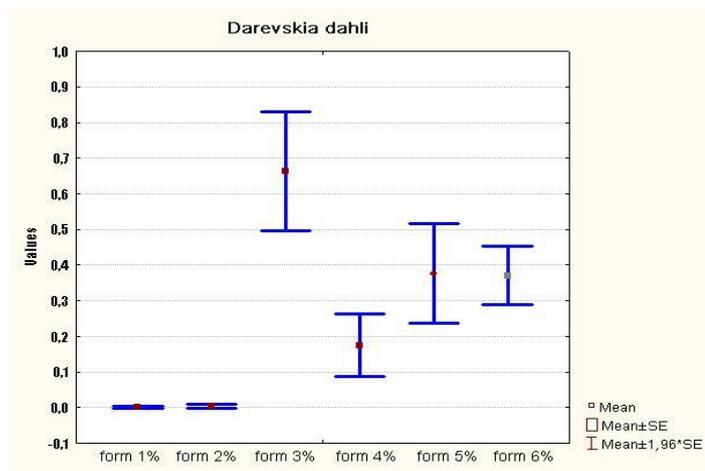
3. Դալիի ժայռային մողես (*Darevskia dahli*) - Հանդիպում է ծովի մակերևույթից 900-1700 մ բարձրության վրա: Գերադասում են լեռնային և լեռնատափաստանային գոտու ժայռերի չափավոր չոր լանջերը: Տեսակի թվաքանակը 1 կմ երթուղում սովորաբար հասնում է մոտ 60-70 առանձնյակի: Ուսումնասիրության համար օգտագործվել են Դալիի մողեսի 68 առանձնյակներ (աղյուսակ 15):

Աղյուսակ 15.

Darevskia dahli մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով

<i>Darevskia dahli</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min-Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Դիլիջան	42-70	0	0	0	0	1/3	2/20	1/2
Գոգարան	58-61	0	0	3/220	1/84	3/142	1/2	1/2
Ստեփանավան	47-70	0	2/20	11/237	5/28	12/99	21/154	1/6
Տաշիր	52-74	3/5	0	2/23	0	4/65	6/173	1/2

Ինչպես երևում է աղյուսակից, *D. dahli* մողեսի վարակվածությունն արյան մակաբույծների առաջին և երկրորդ մորֆոտիպերով եղել է նվազագույն, առավելագույն վարակվածություն դիտվել է երրորդ, ապա հաջորդաբար հինգերորդ և վեցերորդ մորֆոտիպերով (գծապատկեր 3):



Գծապատկեր 3 *D. dahli* - ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով Ուսումնասիրված 68 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը եղել է 41.2%: Վարակված են եղել ուսումնասիրված առանձնյակներից 28-ը: Վարակման ինտենսիվությունը կազմել է 42.2 (աղյուսակ 15):

4. Ռոստոմբեկովի ժայռային մողես (*Darevskia rostombekowi*) -

Հանդիպում է ծովի մակերևույթից 600-1600 մ բարձրության վրա: Գերադասում է չոր և չափավոր չոր ժայռային տարածքները: 1 կմ երթուղում այս տեսակի թվաքանակն առավելագույնս հասնում է 20-30 առանձնյակի: Անհրաժեշտ է նշել, որ այս կենդանու բնակության միջավայրի ոչնչացման հետևանքով դիտվում է թվաքանակի զգալի կրճատում, ինչի պատճառով այն գրանցված է Հայաստանի Կարմիր գրքում:

Ուսումնասիրվել են *D.rostombekowi*-ի 40 առանձնյակներ: Որսված մողեսները եղել են բացառապես սեռահասուն կուսածին առանձնյակներ (աղյուսակ 16):

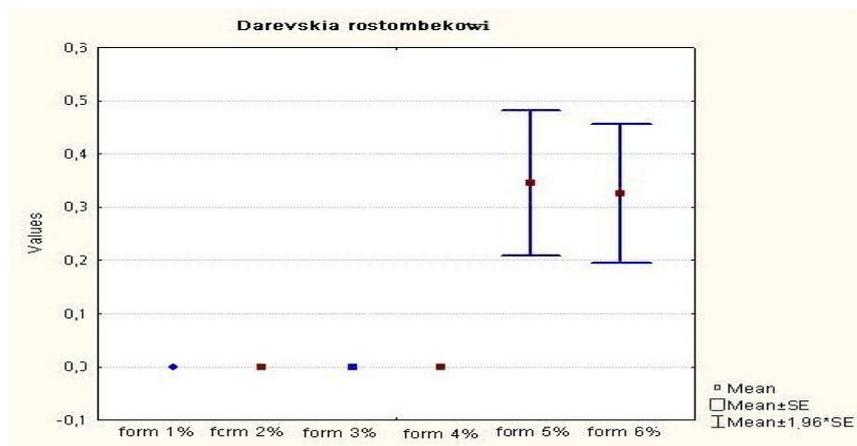
Աղյուսակ 16.

***Darevskia rostombekowi* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու սզերով**

<i>Darevskia rostombekowi</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
		1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն							

	Min - Max							
Դիլիջան	46-74	0	0	0	0	9/48	8/24	1/5
Սպիտակ	51-65	0	0	0	0	6/69	8/85	0
Ծովակ	64-65	0	0	0	0	1/1	1/7	1/1
Սարահարթ	57-59	0	0	0	0	1/4	1/5	1/1

Ուսումնասիրված 40 սեռահասուն առանձնյակների մոտ առաջին, երկրորդ, երրորդ և չորրորդ մորֆոտիպերով վարակվածություն չի դիտվել (աղյուսակ 16), իսկ հինգերորդ և վեցերորդ մորֆոտիպերով վարակվածությունը համեմատաբար բարձր է եղել (գծապատկեր 4):



Գծապատկեր 4. *D. rostombekowi*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

D.rostombekowi-ի 40 սեռահասուն առանձնյակների շրջանում վարակման **էքստենսիվությունը** կազմել է **42.5%**, վարակված են եղել 17 առանձնյակներ: Վարակման **ինտենսիվությունը** կազմել է **14.3** (աղյուսակ 16):

5. Քուռի ժայռային մողես (*Darevskia portschinskii*) - Հանդիպում են ծովի մակարդակից մինչև 1100-1200 մ բարձրության վրա, գերադասում է չոր և չափավոր չոր ժայռերը: Հանդիպման հաճախականությունը կախված տարածքից փոփոխվում է: Հիմնականում 1 կմ երթուղում հանդիպում է միջինում 20-40 առանձնյակ:

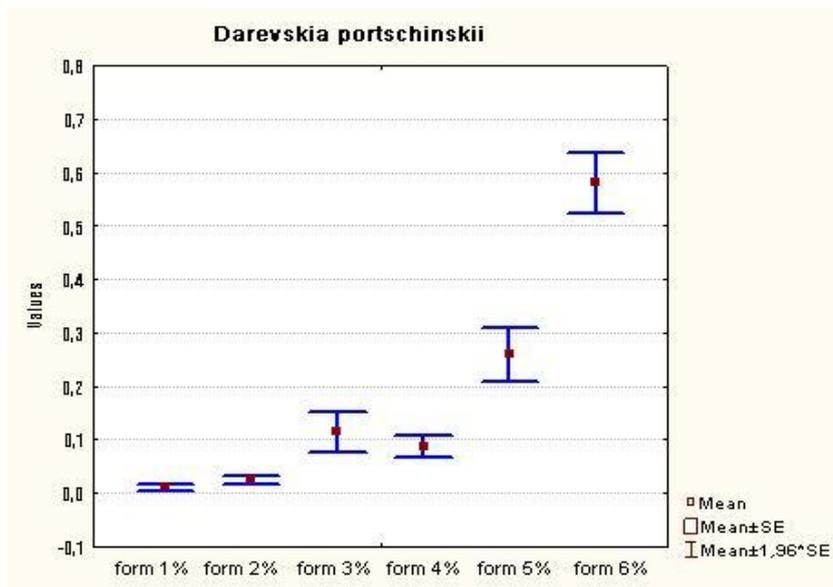
Նշված շրջաններից հավաքվել են 186 երկսեռ առանձնյակներ, որից 124 եղել են արուններ, 56 էգեր և 6 ոչ սեռահասուն ձևեր: Նշենք, որ ոչ սեռահասուն 6 առանձնյակից 2-ի մոտ դիտվել է վարակվածություն: Նրանցից մեկը վարակված է եղել 6-րդ (10 մակաբույծ), մյուսը՝ 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով (2 և 8 մակաբույծ համապատասխանաբար) (աղյուսակ 17):

Աղյուսակ 17.

***Darevskia portschinskii* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով**

<i>Darevskia portschinskii</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
		1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min - Max							
	Դիլիջան (Գոշ)							
Ստեփանավան	41-68 (արու)	0	0	2/8	0	1/2	2/19	0
	63-70 (էգ)	0	0	0	0	0	1/10	0
ԼՂՀ (Զուար)	45-73 (արու)	4/28	3/28	7/177	11/81	15/309	37/760	1/11
	44.5-69 (էգ)	1/15	2/11	2/35	1/2	9/173	15/331	1/14
ԼՂՀ (Զուար)	42-69 (արու)	1/6	6/28	2/6	4/62	4/14	22/361	1/17
	41-61 (էգ)	1/3	3/12	3/289	3/71	4/20	14/180	1/13

D. portschinskii-ի մոտ արյան վեց մորֆոտիպերով վարակվածությունը բաշխվել է հետևյալ կերպ. առավելագույն վարակվածություն դիտվել է համապատասխանաբար վեցերորդ և հինգերորդ, իսկ նվազագույն՝ երկրորդ և առաջին մորֆոտիպերով (զծապատկեր 5):



Գծապատկեր 5 *D. portschinskii*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ուսումնասիրված 180 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը կազմել է **54.5%**, վարակված առանձնյակների թվաքանակը 98-ն է: Վարակման **ինտենսիվությունը** կազմել է **31.2** (աղյուսակ 17):

6. Վալենտինի ժայռային մողես (*Darevskia valentini*) - Հանդիպում

է ծովի մակարդակից 1900-3000 մ բարձրության վրա գտնվող լեռնատափաստաններում և լեռնամարգագետնային գոտում, գերադասելով չափավոր թեք լանջերը և ժայռերի ճեղքերը (աղյուսակ 18): Այս բարձրալեռնային մողեսի հանդիպման հաճախականությունը 1 կմ երթուղում հասնում է 19-25 առանձնյակի:

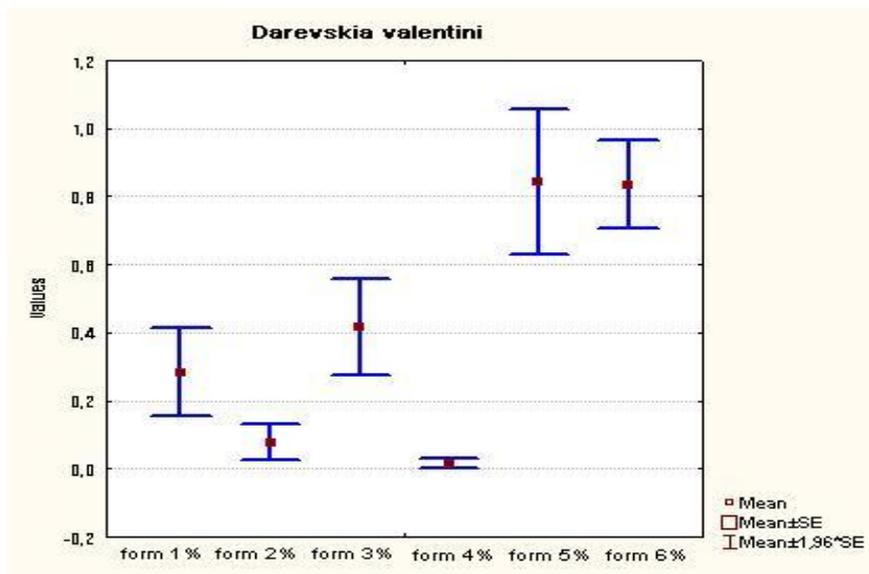
Մեր կողմից հավաքվել են երկսեռ *D. valentini*-ի 122 առանձնյակներ, որոնցից 50 եղել են արուներ, 65-ը՝ էգեր և 7-ը՝ ոչ սեռահասուն առանձնյակներ: Վերջիններիս մոտ վարակվածություն չի նկատվել (աղյուսակ 18):

Աղյուսակ 18.

Darevskia valentini մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով

<i>Darevskia valentini</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոսիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min - Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Քուչակ	57-80 (արու)	5/131	1/2	1/6	2/26	9/103	12/313	2/21
	62-81 (էգ)	4/13	1/33	1/15	1/1	5/127	5/197	2/18
Հանքավան (Թեժ)	80-82 (էգ)	0	0	1/32	0	1/2	1/3	0
Մարտունի	54-67 (արու)	1/3	1/2	1/13	1/1	1/16	1/22	0
	54-68 (էգ)	0	0	1/29	0	1/8	1/23	0
Լճաշեն	41-79 (արու)	2/6	2/7	3/103	1/3	6/297	7/204	1/3
	55-72 (էգ)	1/10	1/3	1/34	0	3/65	4/47	0
Ծովակ	69 (արու)	1/1	1/1	1/18	1/1	1/13	1/26	0
Սոթք	48-74 (արու)	6/39	1/31	3/432	1/13	3/74	8/121	0
	41-75 (էգ)	7/49	1/3	6/77	0	3/28	9/83	0
Սելիմ (Քարվան-սարայ)	49 (արու)	1/1	1/1	1/13	1/2	1/14	1/23	0

D. valentini-ի մոտ առավելագույն վարակվածություն դիտվել է համապատասխանաբար հինգերորդ և վեցերորդ, իսկ նվազագույնը՝ չորրորդ և երկրորդ մորֆոսիպերով (գծապատկեր 6):



Գծապատկեր 6 *D. valentini*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

D. valentini-ի 115 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը կազմել է **67.83%**, վարակված առանձնյակների թվաքանակը 78 է: Վարակման **ինտենսիվությունը** կազմել է **41.76**:

7. Ռադեի ժայռային մողես (*Darevskia raddei*) - Հիմնականում

հանդիպում է հանրապետության հարավային շրջաններում չոր ժայռերի վրա: Մեկուսացված պոպուլյացիաներ կան նաև հյուսիսային շրջաններում: Առանձնյակների թվաքանակը 1 կմ երթուղում հասնում է 40-50-ի: Մեր աշխատանքների համար օգտագործվել են Ռադեի մողեսի 277 երկսեռ առանձնյակներ, որոնցից 145-ը եղել են արուներ, 118-ը՝ էգեր և 14-ը ոչ սեռահասուն առանձնյակներ: Վերջիններից վարակված են եղել միայն 4-ը՝ 5-րդ (51 մակաբույծ) և 6-րդ մորֆոտիպերով (61 մակաբույծ) (աղյուսակ 19):

Աղյուսակ 19.

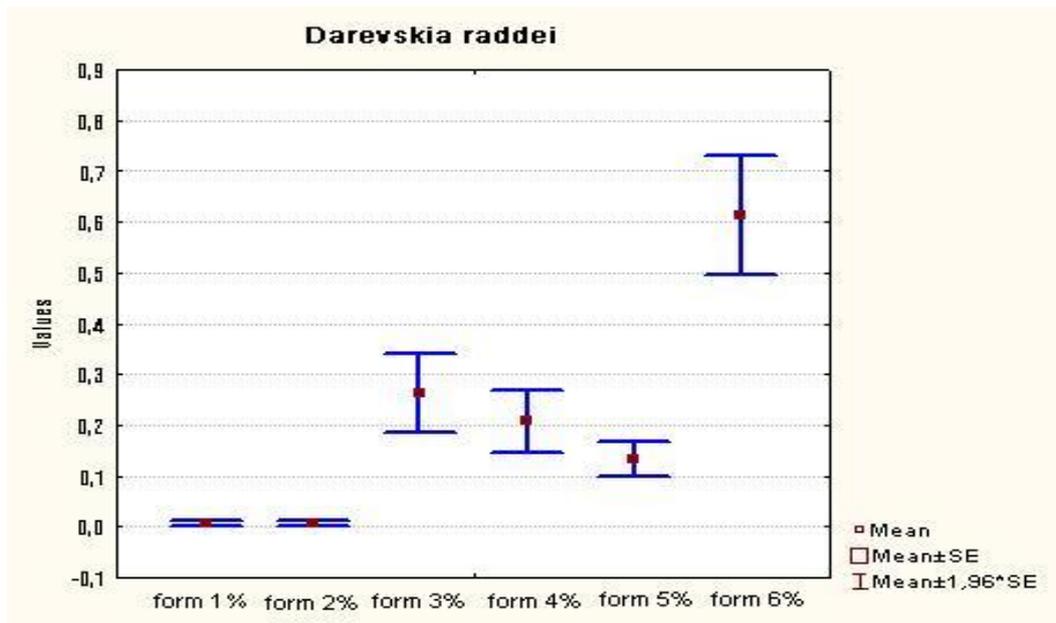
Darevskia raddei մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով

<i>Darevskia raddei</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր	
		1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ		
Բնակության վայրը	Մարմնի երկար- ություն Min - Max								
	Դիլիջան (Գոշ)	49-65 (արու)	2/3	0	3/50	1/4	1/7	3/131	1/19
		44-66 (էգ)	2/3	1/1	5/27	2/36	3/28	9/299	2/17
Գեղարդ		45-63.71 (արու)	1/4	1/15	1/35	1/5	2/269	1/47	0
		43-65 (էգ)	1/3	1/8	1/2	1/1	2/360	1/139	0
Գորիս (Տաթև)		41-66 (արու)	1/3	0	7/314	7/229	6/126	16/159	1/2
		43-79 (էգ)	0	1/6	2/58	3/67	3/43	15/428	1/6
Ջերմուկ		56-59 (արու)	1/5	1/1	1/194	1/49	1/90	1/108	1/3
Կապան		48-69 (արու)	1/2	0	3/4	1/1	3/5	5/15	1/2
		41-79 (էգ)	1/1	0	2/7	1/1	2/8	3/13	1/1
Խոսրով		45-72 (արու)	0	0	0	0	1/9	2/50	0
		54-70 (էգ)	0	0	0	0	0	0	0
Քաջարան		41-65 (արու)	0	0	1/21	0	1/14	1/34	0
		45-65 (էգ)	0	4/17	3/16	13	1/10	5/54	1/9

***Darevskia raddei* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով (շարունակություն)**

Սելիմ	62 (արու)	0	0	0	0	0	0	0
	53-58 (էգ)	0	1/2	2/23	0	0	3/ 59	1/1
Շաքի	45-69 (արու)	3/8	0	0	0	3/77	5/138	0
	65 (էգ)	0	0	0	0	0	1/10	0
Շիկահող	64 (արու)	0	0	0	0	0	0	0
	61-64 (էգ)	0	0	0	0	0	0	0
ԼՂՀ (Զուար)	45-79 (արու)	2/11	3/7	8/236	2/140	7/47	11/579	1/2
	53-79 (էգ)	2/6	0	3/12	4/15	6/18	10/98	1/11
ԼՂՀ (Գանձասար)	41-79 (արու)	2/2	2/4	5/99	2/35	7/42	17/450	1/7
	42-66 (էգ)	4/12	1/2	2/76	2/40	1/23	7/357	1/13
ԼՂՀ (Դադիվանք)	56 (արու)	0	0	1/2	0	1/2	2/18	0

Ինչպես երևում է գծապատկերից, *D. raddei*-ի մոտ արյան մակաբույծների վեց մորֆոտիպերով վարակվածությունը ընթացել է հետևյալ կերպ՝ առավելագույն վարակվածություն դիտվել է վեցերորդ, իսկ նվազագույն վարակվածությունը՝ առաջին և երկրորդ մորֆոտիպերով (գծապատկեր 7):



Գծապատկեր 7. *D. raddei* -ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ուսումնասիրված 263 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը կազմել է **79.09 %**, վարակված առանձնյակների թիվը եղել 211 է: Վարակման ինտենսիվությունը կազմել է **29.82**:

8. Նաիրիի ժայռային մողես (*Darevskia nairensis*) - Հանդիպում է միջին

բարձրություններում, գերադասելով լեռնային շրջանները: Հանդիպման հաճախությունը մեծ չէ, 1 կմ երթուղում առանձնյակների թվաքանակը հասնում է մինչև 50-ի:

Ուսումնասիրության համար օգտագործվել են այս տեսակին պատկանող 159 երկսեռ առանձնյակներ, որոնցից 94 եղել են արուներ, 62-ը էգեր և 3-ը ոչ սեռահասուն: Վերջիններից վարակված են եղել 2-ը, մեկը՝ առաջին (14 մակաբույծ), մյուսը՝ հինգերորդ մորֆոտիպերով (10 մակաբույծ) (աղյուսակ 20):

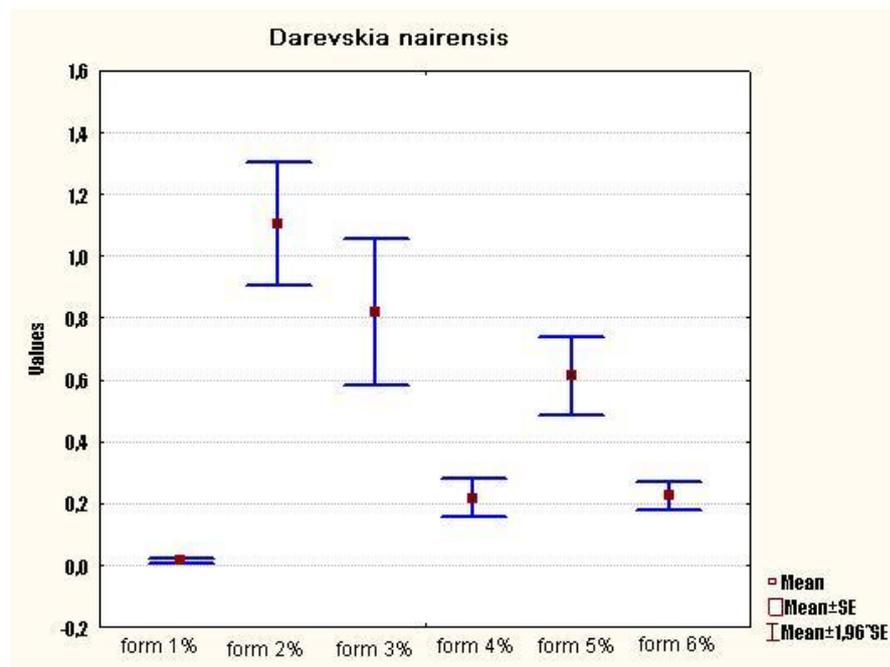
Darevskia nairensis մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով:

<i>Darevskia nairensis</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min - Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Աշտարակ	57 (արու)	0	0	0	1/1	1/3	0	0
Թալին	60-70 (էգ)	0	0	0	0	1/39	1/9	0
Ամբերդ	62-72 (արու)	2/7	7/75	1/105	2/17	3/23	8/147	1/4
	45-70 (էգ)	4/28	4/76	3/80	3/18	3/23	4/120	1/3
Երևան	41-65.35 (արու)	4/11	3/19	11/43	6/42	1/3	16/570	5/61
	45-66 (էգ)	7/14	6/55	11/761	6/50	15/34	15/644	4/43
Ֆանտան	57-68 (արու)	0	1/19	1/181	1/17	1/20	1/26	0
	49-71 (էգ)	0	1/34	1/51	1/4	1/21	1/34	1/1
Ծովակ	64-66 (արու)	1/5	1/42	0	0	1/1	1/31	1/1
	65 (էգ)	1/1	1/4	0	0	0	1/33	0
Լճափ	51-70 (արու)	3/5	6/88	5/102	2/77	5/14	4/31	2/9
	49-72 (էգ)	1/5	3/47	2/63	2/37	4/33	3/65	1/7

Darevskia nairensis մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տզերով (շարունակություն)

Լճաշեն	54-74 (արու)	4/17	15/661	8/396	2/34	14/326	13/124	2/31
	55-69 (էգ)	3/19	1/14	2/9	1/3	3/32	5/109	1/14
Վարդենիս	54-79 (էգ)	0	0	0	0	0	0	0

D.nairensis - ի վարակվածությունն ըստ վեց մորֆոտիպերի ընթացել է հետևյալ կերպ. առավելագույն վարակվածություն դիտվել է երկրորդ և երրորդ, իսկ նվազագույն՝ առաջին և վեցերորդ մորֆոտիպերով (գծապատկեր 8):



Գծապատկեր 8 *D. nairensis*-ի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ուսումնասիրված 156 սեռահասուն առանձնյակների վարակման էքստենսիվությունը կազմել է 71.15%, վարակված առանձնյակների թվաքանակը եղել է 111: Վարակման ինտենսիվությունը կազմել է 53.03 (աղյուսակ 20):

Բացի վերոհիշյալ 8 տեսակից, ուսումնասիրվել է նաև 3 տեսակի հիբրիդներ (*D. nairensis* x *D.unisexuales*, *D.valentni* x *D.unisexuales*, *D.valentini* x *D.armeniaca*)^Բ վարակվածության աստիճանը որոշելու համար:

D.nairensis x *D.unisexuales*-ի հիբրիդային ձևից ուսումնասիրվել է մեկ արու առանձնյակ՝ Լճափի պոպուլյացիայից, որը վարակված է եղել 6-րդ մորֆոտիպով (9 մակարույծ):

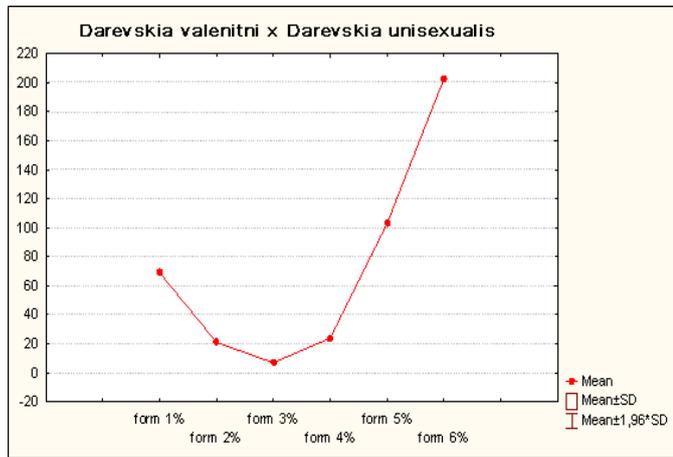
Քուչակի պոպուլյացիայից ուսումնասիրվել են *D.valenitni* x *D.unisexuales*-ի, հիբրիդային ձևից 28 առանձնյակներ, որոնցից 8-ը եղել են արուներ, 19 էգեր և 1 չվարակված ոչ սեռահասուն առանձնյակ (աղյուսակ 21):

Աղյուսակ 21.

***Darevskia valenitni* x *Darevskia unisexuales* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակարույծներով ու տզերով**

<i>D. valentni</i> x <i>D. unisexuales</i>		Մողեսների արյան մակարույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակարույծ)						Տզեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկարություն Min - Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Քուչակ	53-71 (արու)	3/35	1/2	0	2/3	2/8	6/86	0
	49-83 (էգ)	4/34	4/19	2/7	3/21	8/95	11/117	0

Ինչպես երևում է, հիբրիդային ձևերի դեպքում հիմնականում հանդիպում է վարակվածության վեցերորդ, նվազագույնը՝ երրորդ մորֆոտիպը (գծապատկեր 9):



Գծապատկեր 9. *Darevskia valentini* x *Darevskia unisexualis* -ի վարակվածությունը մակաբույծների 6 մորֆոտիպերով

D. valentini x *D. unisexualis*-ի 27 սեռահասուն առանձնյակների վարակման **էքստենսիվությունը** կազմել է **77.8%**, վարակված են եղել 21 առանձնյակներ: Վարակման **ինտենսիվությունը** կազմել է **20.33** (աղյուսակ 21):

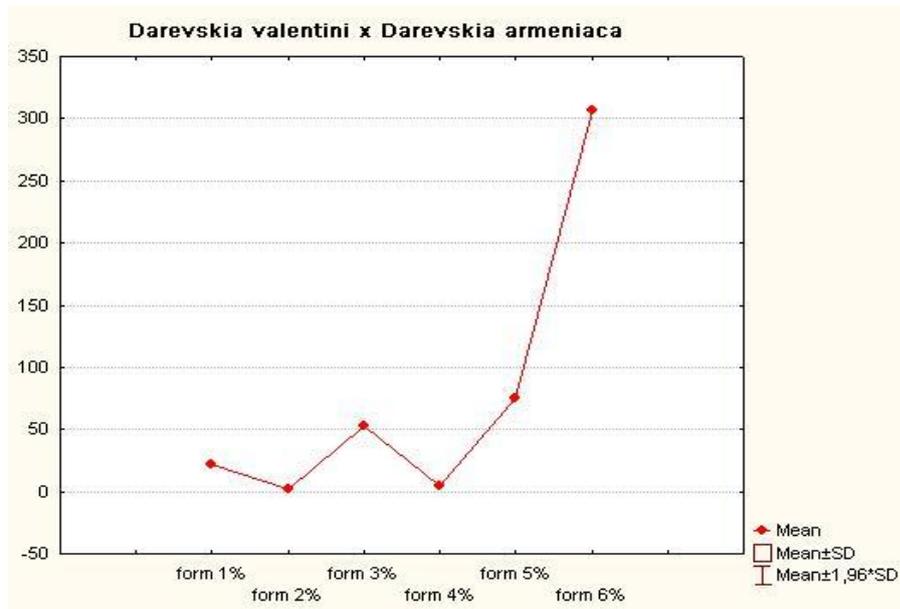
Դիտվել է *D. valentini* x *D. armeniaca*-ի 15 առանձնյակի արյան քսուք՝ 14 էգ և 1 արու (աղյուսակ 22):

Աղյուսակ 22.

Darevskia valentini x *Darevskia armeniaca* մողեսների հավաքի վայրերը, վարակված առանձնյակների քանակը և վարակման աստիճանն արյան մակաբույծներով ու տղերով

<i>Darevskia valentini</i> x <i>Darevskia armeniaca</i>		Մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածությունն՝ ըստ մորֆոտիպերի (մողես/մակաբույծ)						Տղեր
Բնակության վայրը	Մարմնի երկար- ություն Min -Max	1-ին	2-րդ	3-րդ	4-րդ	5-րդ	6-րդ	
Քուչակ	59 (արու)	1/14	0	0	0	1/21	1/35	0
	59-74 (էգ)	1/8	1/2	4/53	1/4	4/54	13/272	0

D. valentini x *D. armeniaca*-ի արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպերով առավելագույն վարակվածությունն դիտվել է վեցերորդ, վնազագույն՝ երկրորդ և չորրորդ մորֆոտիպերով (գծապատկեր 10):



Գծապատկեր 10 *Darevskia valentini* x *Darevskia armeniaca* -ի վարակվածությունը մակաբույծների 6 մորֆոտիպերով

D.valentini x *D.armeniaca*-ի 15 սեռահասուն առանձնյակների վարակման **էքստենսիվությունը** կազմել է **53.3%**, վարակված են եղել 8 առանձնյակներ: Վարակման **ինտենսիվությունը** կազմել է **58.88** (աղյուսակ 22):

Արյան մակաբույծներն այս տեսակի մոտ հիմնականում հանդիպել են ներերիթրոցիտային վիճակում՝ զարգացման տարբեր փուլերում: Նշված վեց մորֆոտիպերի շրջանակներում արտաերիթրոցիտային դեպքեր չեն գրանցվել:

Այսպիսով, մեր աշխատանքից պարզ երևում է, որ տարբեր տեսակների վարակվածությունը մակաբուծային 6 մորֆոտիպերով նույնը չէ, օրինակ՝ *D. aremeniaca*-ի մոտ գերակշռում են երրորդ և հինգերորդ, ապա *D.unisexualis*-ն առավել վարակված է երրորդ և վեցերորդ մորֆոտիպերով և այլն: Ժայռային մողեսների շրջանում մակաբույծների 6 մորֆոտիպերով նվազագույն

վարակվածության միջև նույնպես օրինաչափություն չի նկատվում: Այդ հանգամանքը կարող է կապված լինել մի շարք երևույթների՝ կենդանիների տեսակային առանձնահատկությունների, նյութի հավաքի ժամկետների, կենդանիների բնակության վայրի աշխարհագրության, էկոլոգիական մի շարք գործոնների հետ, որոնք այս կամ այն ձևով ազդում են մակաբույծների տարածվածության և զարգացման տարբեր փուլերի գերակշռման վրա:

Տարբեր տեսակների վարակման էքստենսիվությունն ու ինտենսիվությունն արտահայտված է աղյուսակ 23-ում:

Աղյուսակ 23.

Ժայռային մողեսների վարակվածության էքստենսիվությունն ու ինտենսիվությունը

Տեսակ	էքստենսիվություն, P	ինտենսիվություն, I
<i>D. armeniaca</i>	38%	23.4
<i>D. unisexualis</i>	41.6%	44.2
<i>D. dahli</i>	41.2%	42.2
<i>D. rostombekowi</i>	42.5%	14.3
<i>D. portschinskii</i>	54.5%	31.2
<i>D. valentini</i>	67.83%	41.76
<i>D. reddei</i>	79.09 %	29.82
<i>D. nairensis</i>	71.15%	53.03
<i>D. valentini</i> x <i>D. unisexualis</i>	77.8%	20.33
<i>D. valentini</i> x <i>D. armeniaca</i>	53.3%	58.88

Այսպիսով, ժայռային մողեսներն ու նրանց հիբրիդային ձևերը վարակված են *Hepatozoon sp.* և *Karyolysus sp.*-ի մակաբույծներով: Ինչպես երևում է աղյուսակ 23-ից,

այս տեսակների վարակման ընկալունակությունը նկարագրված 6 մորֆոտիպերով միանշանակ նույնը չէ: Ուսումնասիրված կենդանիների գերակշռող մեծամասնության մոտ ավելի մեծ հակվածություն է նկատվում *Hepatozoon* ցեղի մակաբույծների նկատմամբ, որը կազմում է ժայռային մողեսների արյան մակաբուծաֆաունայի մոտ 90%-ը: Սակայն, մասնակի օրինակներում, ավելի շատ վարակվածություն դիտվում է *Karyolysus sp.*-ի մակաբույծներով: Դա կարող է բացատրվել տեր-օրգանիզմի տեսակային սպեցիֆիկությամբ կամ տվյալ արեալում *Hepatozoon* կամ *Karyolysus sp.*-ի ցեղերի մակաբույծների առավել մեծ տարածվածությամբ: Այս կամ այն մորֆոտիպերի մակաբույծի մեծ քանակի պատճառ կարող է հանդիսանալ նաև այն, որ քսուքների պատրաստման պահը համապատասխանել է ծայրամասային արյան մեջ մակաբույծների զարգացման փուլերից որևէ մեկի գերակշռամբ:

Ինչպես արդեն նշվել է, մեր կողմից ուսումնասիրված 1300 ավել առանձնյակների շրջանում առաջին մորֆոտիպով վարակման էքստենսիվությունը կազմում է 4.6 %, երկրորդով՝ 9.2 %, երրորդով՝ 21.35%, չորրորդով՝ 5.09 %, հինգերորդով՝ 21% և վեցերորդ մորֆոտիպով՝ 41.6%: Վարակված ժայռային մողեսների ընդհանուր քանակի 32%-ը վարակված են մեկ մակաբույծ ձեռով, 35%՝ երկու, 21%՝ երեք, 9%՝ չորս, 2%՝ հինգ մորֆոտիպով: Միաժամանակ վեց մորֆոտիպերով վարակման դեպքեր մեր աշխատանքում չեն արձանագրվել: Ընդ որում, 7 տեսակի ժայռային մողեսների և նրանց հիբրիդային ձևերի շրջանում առավելագույն վարակվածություն դիտվել է երրորդ և վեցերորդ, վնագագույնը՝ երկրորդ և չորրորդ մորֆոտիպերով, իսկ *D. rostombekowi* կուսածին տեսակը վարակված է միայն 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպով:

3.3. Տարբեր լանդշաֆտներում ապրող միևնույն տեսակի ժայռային մողեսների համեմատական վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

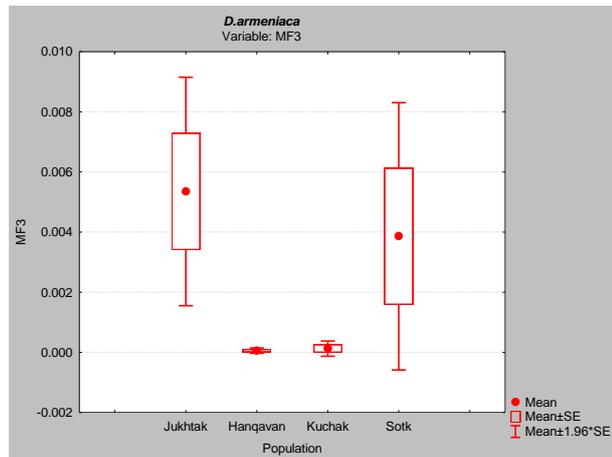
Ժայռային մողեսների կարևոր հատկանիշներից է տարածման լայն գոտիականությունը: Նրանց հատուկ է ուղղահայաց տարածվածություն՝ լեռնատափաստանայինից մինչև ալպիական գոտի: Օրինակ, միևնույն տեսակը կարող է հանդիպել, ինչպես անտառային, այնպես էլ լեռնատափաստանային գոտում, հասնելով նույնիսկ ալպիական գոտի:

Այդ առումով, հետաքրքիր էր պարզել մակաբույծներով նրանց վարակվածության աստիճանը՝ կապված ապրելավայրի բնակլիմայական պայմաններից: Համեմատությունը կատարվել է այն պոպուլյացիաների միջև, որտեղ ձեռք բերված ժայռային մողեսների թվաքանակը գերազանցել է 10 առանձնյակը:

ա/ Կուսածին տեսակներ

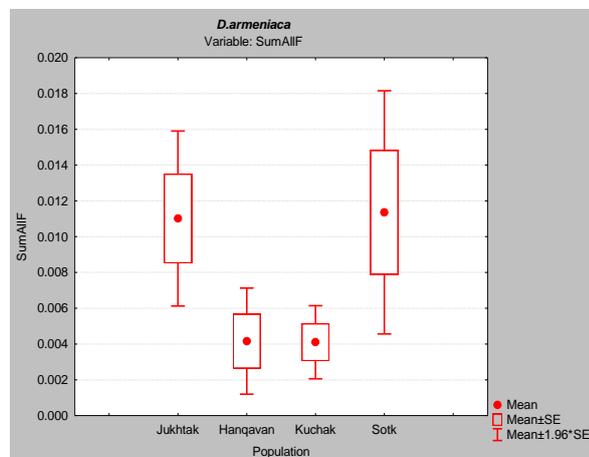
1. ***D. armeniaca*** - տեսակի ժայռային մողեսների արյան մակաբույծներով վարակվածության համեմատությունը կատարվել է չորս՝ Ջուխտակ վանքի, Հանքավանի, Քուչակի և Սոթքի պոպուլյացիաների միջև: Առանձին-առանձին համեմատվել են արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպերով վարակվածության աստիճանները, ցույց է տրվել դրանց բաշխման յուրահատկությունները:

Վեց մորֆոտիպերով վարակվածության պատկերն ըստ տարածքների նույնը չէ: Հավաստի տարբերություն դիտվել է միայն ըստ 3-րդ մորֆոտիպի՝ Ջուխտակ - Հանքավան (**P<0.05**) և Ջուխտակ - Քուչակ (**P<0.01**) պոպուլյացիաներում (զծապատկեր 11):



Գծապատկեր 11. *Darevskia armeniaca*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակվածությունն արյան մակաբույծների 3-րդ մորֆոտիպով

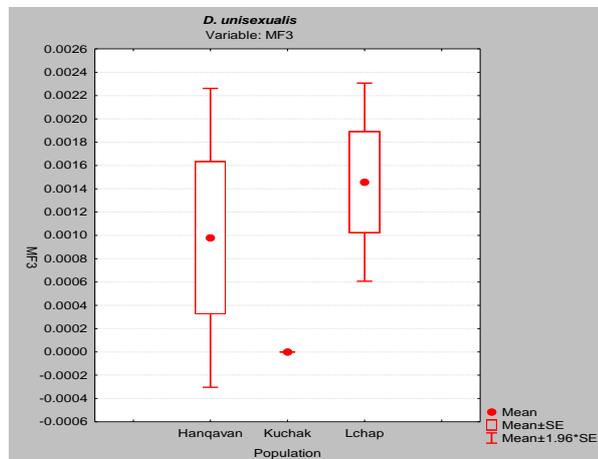
Մյուս մորֆոտիպերն ըստ լանդշաֆտի հավաստի տարբերություն ցույց չեն տվել (N=128), F1, P=0.019; F2, P=0.39; F4, P=0.56; F5, P=0.34; F6, P=0.09) (գծապատկեր 12):



Գծապատկեր 12. *D. armeniaca*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

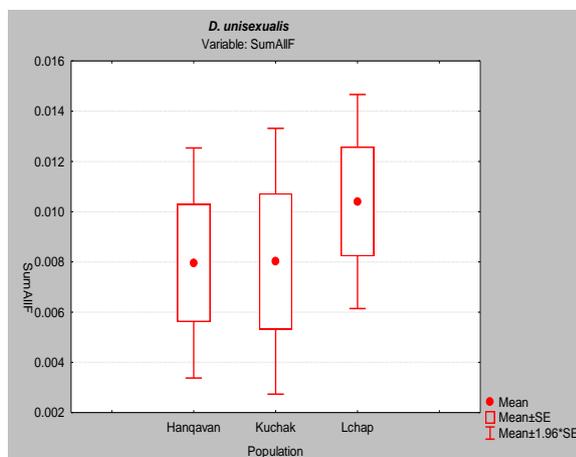
Այսպիսով, բոլոր վեց մորֆոտիպերով վարակվածության համեմատության ժամանակ երևում է, որ առավել մեծ վարակվածություն դիտվել է Սոթքի և Ջուխտակ վանքի, ամենափոքրը՝ Քուչակի պոպուլյացիաներում: *D. armeniaca*-ի անտառային պոպուլյացիայում առավել հաճախ հանդիպում է 3-րդ, իսկ ալպիական գոտում՝ 1-ին մորֆոտիպը: Այսինքն, ընդհանուր վարակվածությունն ու առանձին մորֆոտիպերի բաշխվածությունը կապված է տվյալ լանդշաֆտի աշխարհագրական դիրքից:

2. *Darevskia unisexualis* - ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպերի բաշխվածությունը դիտարկվել է երեք տարբեր՝ Հանքավանի, Քուչակի և Լճափի պոպուլյացիաների միջև: Հավաստի տարբերություն դիտվել է միայն ըստ 3-րդ մորֆոտիպի ($P < 0.05$) (գծապատկեր 13):



Գծապատկեր 13. *D. unisexualis*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակվածությունն արյան մակաբույծների 3-րդ մորֆոտիպով

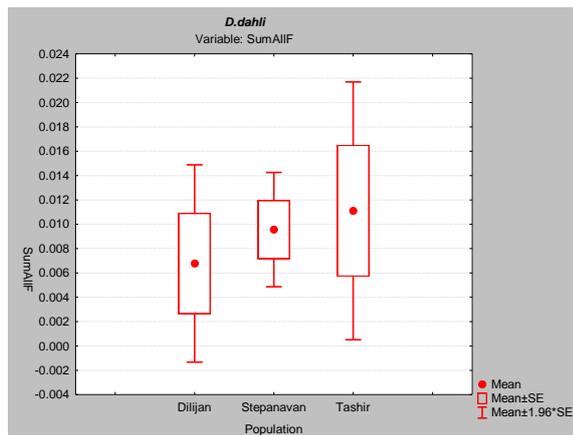
Չնայած մյուս ձևերի միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել, այնուամենայնիվ, նկատելի են որոշակի տենդենցներ: 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերը Քուչակի պոպուլյացիայում չեն հանդիպում, այն դեպքում, երբ 5-րդ ձևն առավել տարածված է հենց Քուչակի պոպուլյացիայում ($N=132$), $F_1, P=0.65$; $F_2, P=0.46$; $F_4, P=0.16$; $F_5, P=0.19$; $F_6, P=0.73$) (գծապատկեր 14):



Գծապատկեր 14. *D. unisexualis*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ծովի մակերևույթից մոտ 1900 մ բարձրության վրա գտնվող Լճափի պոպուլյացիան առավել վարակված է եղել 1-ին և 2-րդ մորֆոտիպերով, իսկ 6-րդ մորֆոտիպը բոլոր պոպուլյացիաներում ունեցել է հավասարաչափ բաշխում:

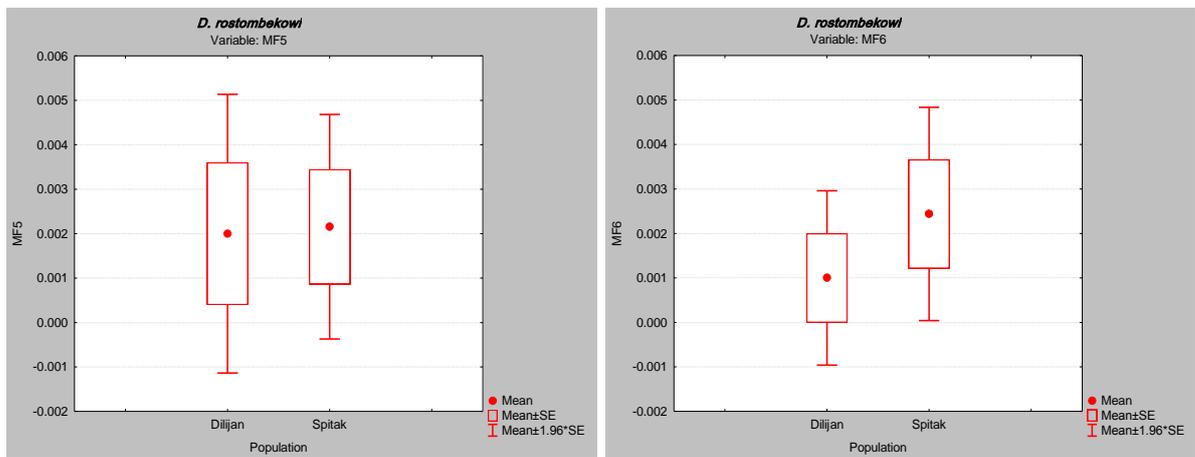
3. *Darevskia dahli* - համեմատվել են այս ժայռային մողեսի երեք՝ Դիլիջանի, Ստեփանավանի և Տաշիրի ժայռային մողեսների պոպուլյացիաների վարակվածության աստիճանն արյան մակաբույծների վեց մորֆոխմբերով: Վարակվածության աստիճանի հավաստի տարբերությունն այս պոպուլյացիաների միջև բացակայել է (N=54) F1, P=0.28; F2, P=0.31; F3, P=0.33; F4, P=0.13; F5, P=0.17; F6, P=0.67), սակայն առանձին ձևերի միջև դիտվել են տարբերություններ (գծապատկեր 15):



Գծապատկեր 15. *D. dahli*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Այսպես. 2-րդ, 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերը բացականում են Դիլիջանի, իսկ 2-րդ և 4-րդը՝ Տաշիրի պոպուլյացիաներում: 1-ին և 5-րդ մորֆոտիպերն առավել հաճախ հանդիպում են Տաշիրի, 2-րդ, 3-րդ և 4-րդը՝ Ստեփանավանի, իսկ 6-րդը՝ Դիլիջանի պոպուլյացիաներում:

4. *Darevskia rostombekowi*: Համեմատվել են այս ժայռային մողեսների երկու՝ Դիլիջանի և Սպիտակի պոպուլյացիաները: Պետք է նշել, որ ուսումնասիրված բոլոր առանձնյակների մոտ արյան մակաբույծների առաջին չորս մորֆոխմբերը բացակայել են (N=28) F5, P=0.15; F6, P=0.06) (գծապատկեր 16, 17):



Գծապատկեր 16, 17. *D. rostombekowi*-ի տարբեր պոպուլյացիաների վարակավածությունն արյան մակաբույծների 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով

5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով վարակավածության միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել, չնայած մի փոքր տարբերությամբ Դիլիջանի պոպուլյացիան առավել վարակված է եղել 5-րդ, իսկ Սպիտակի պոպուլյացիան՝ 6-րդ մորֆոտիպերով:

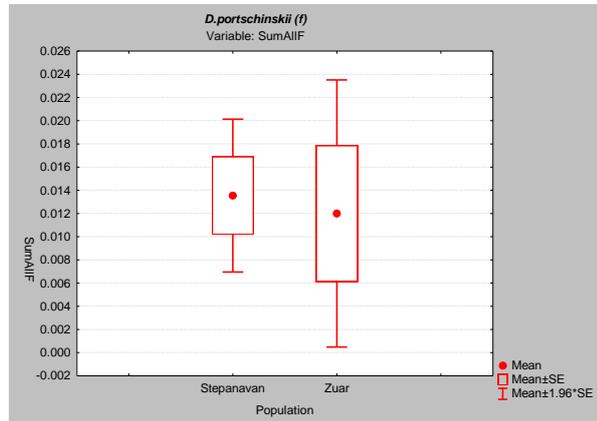
Շատ հետազոտողների կարծիքով, սեռից կախված վարակավածությունը կարող է պայմանավորված լինել սեռերի միջև հորմոնային տարբերությամբ (Grossman, 1985, Schuurs and Verheul, 1990): Այսինքն, տեստոստերոնը և անդրոգենն ունենալով իմունոսուպրեսոր բնույթ, կարող են ազդել իմունային համակարգի վրա, որի արդյունքում արուներն ավելի հակված կլինեն վարակավածությանը, քան էգերը: Այդ պատճառով երկսեռ տեսակի ժայռային մողեսների վարակավածության համեմատությունը կատարվել է առանձին-առանձին՝ էգերի և արուների համար, որպեսզի բացի տարածքային տարբերություններից դիտարկենք նաև տարբեր սեռերի ընկալունակությունների տարբերություններն արյան մակաբույծների նկատմամբ:

բ/ Երկսեռ տեսակներ

5. *Darevskia portschinskii* էգեր

էգերի շրջանում վարակավածության ընթացքը երկու տարբեր՝ Ստեփանավանի և Զուարի պոպուլյացիաներում եղել գրեթե միանման: Եվ չնայած այն փաստին, որ պոպուլյացիաների վարակունակության միջև հավաստի տարբերություններ չի եղել,

(N=48) F1, P=0.83; F2, P=0.89; F3, P=0.84; F4, P=0.39; F5, P =0.06; F6, P=0.06), այնուամենայնիվ, առանձին մորֆոտիպերի տարածվածության միջև եղել են որոշակի տարբերություններ (գծապատկեր 18):

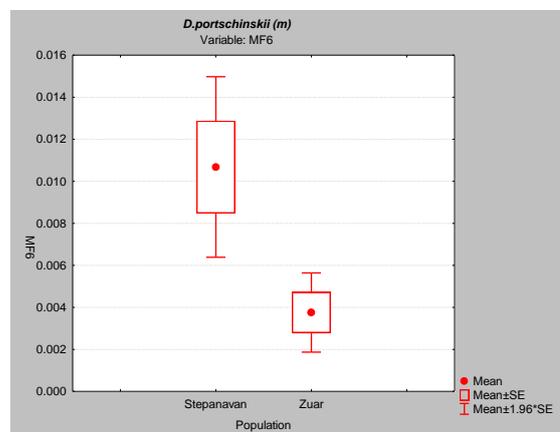
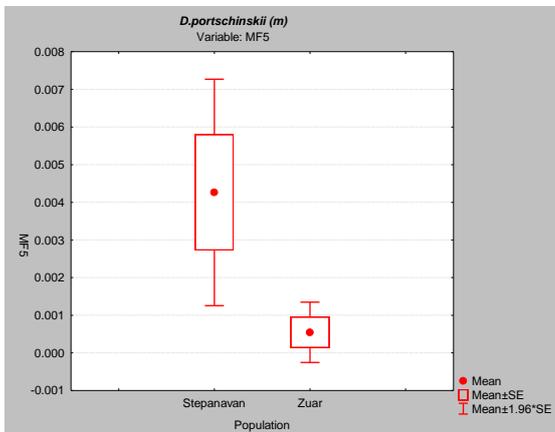


Գծապատկեր 18. *D. portschinskii*-ի տարբեր պոպուլյացիաների էգերի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ստեփանավանի պոպուլյացիան առավել վարակված է 1-ին, 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով, իսկ 4-րդ մորֆոտիպը գրեթե բացակայել է, այն դեպքում, երբ Ջուարի պոպուլյացիան առավել վարակված է եղել 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերով:

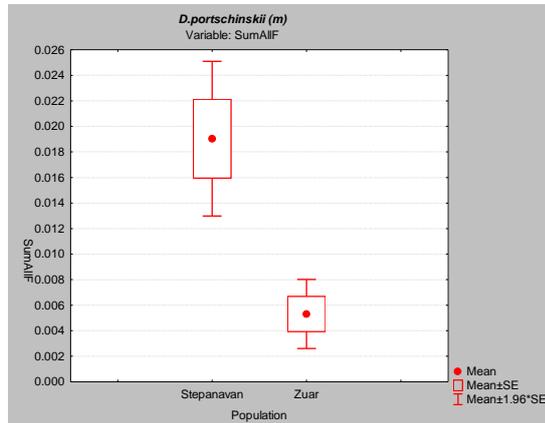
5.1. *Darevskia portschinskii* արուններ

Արունների մոտ դիտվում է հետևյալ պատկերը (գծապատկեր 19, 20).



Գծապատկեր 19, 20. *D. portschinskii* -ի արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծների 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով

Հավաստի տարբերությունն դիտվել է ըստ 5-րդ ($P < 0.01$) և 6-րդ ($P < 0.01$) մորֆոտիպերի, մյուս ձևերի միջև հավաստի տարբերությունը բացակայել է ($N = 89$) $F_1, P = 0.12$; $F_2, P = 0.97$; $F_3, P = 0.15$; $F_4, P = 0.06$) (գծապատկեր 21):

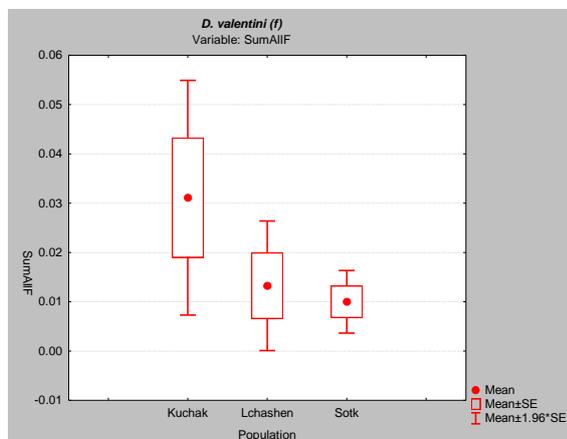


Գծապատկեր 21. *D. portchinskii*-ի արունների վարակվածությունն արյան մակարույծներով

Նշենք սակայն, որ Զուարի պոպուլյացիան 2-րդ մորֆոտիպով մի փոքր ավելի վարակված է եղել Ստեփանավանից, իսկ մնացած ձևերով անհամեմատ ավելի վարակված է եղել Ստեփանավանի պոպուլյացիան:

6. *Darevskia valentini* էգեր

Համեմատված երեք՝ Քուչակի, Լճաշենի և Սոթքի պոպուլյացիաներում էգերի միջև ըստ 6 մորֆոտիպի հավաստի տարբերություն չի դիտվել ($N = 26$) $F_1, P = 0.37$; $F_2, P = 0.86$; $F_3, P = 0.27$; $F_4, P = 0.32$; $F_5, P = 0.06$; $F_6, P = 0.41$) (գծապատկեր 22):

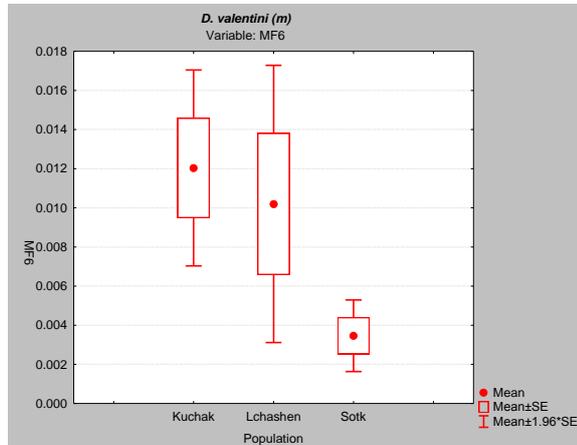


Գծապատկեր 22. *D. valentini*-ի տարբեր պոպուլյացիաների էգերի վարակվածությունն արյան մակարույծներով

Քուչակի պոպուլյացիան առավել վարակված է եղել 2-րդ, 4-րդ, 5-րդ և 6-րդ, Սոթքը՝ 1-ին, իսկ Լճաշենը՝ 4-րդ մորֆոտիպերով, 2-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերը Սոթքի պոպուլյացիայում ընդհանրապես բացակայել է:

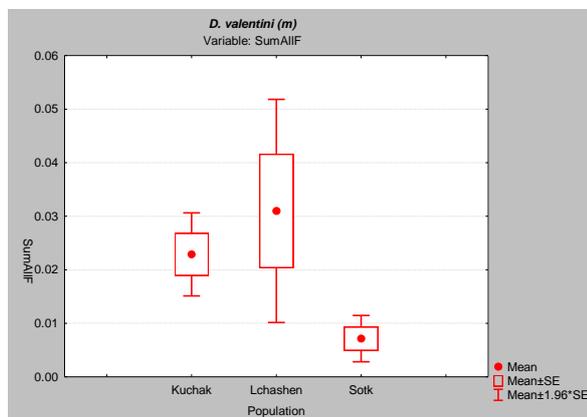
6.1. *Darevskia valentini* արունեճ

Արունների մոտ հավաստի տարբերություն եղել ըստ 6-րդ մորֆոտիպի ($P < 0.05$) (գծապատկեր 23):



Գծապատկեր 23. *D. valentini*-ի արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծների 6-րդ մորֆոտիպով

Մյուս մորֆոտիպերի միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել. ($N = 37$) $F_1, P = 0.25$; $F_2, P = 0.21$; $F_3, P = 0.39$; $F_4, P = 0.32$; $F_5, P = 0.08$), սակայն բաշխվածությունը նույնպես հավասարաչափ չէ (գծապատկեր 24):

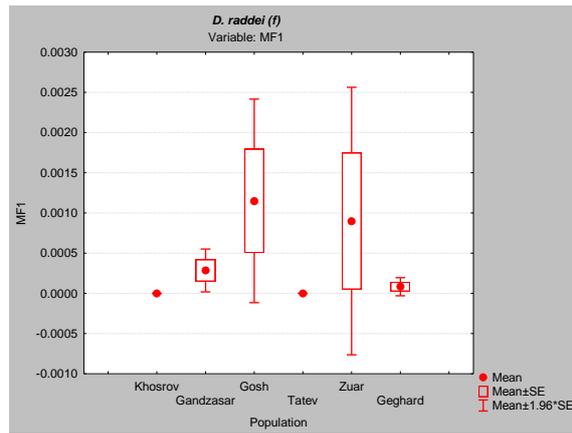


Գծապատկեր 24. *D. valentini* - ի տարբեր պոպուլյացիաների արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Քուչակի պոպուլյացիան առավել վարակված է եղել 1-ին, 4-րդ և 6-րդ, Լճաշենը՝ 2-րդ, 3-րդ և 5-րդ մորֆոտիպերով: Ընդհանուր առմամբ, Սոթքի պոպուլյացիայի վարակվածությունը շատ ցածր է եղել, իսկ 2-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերն այստեղ ընդհանրապես բացակայել են:

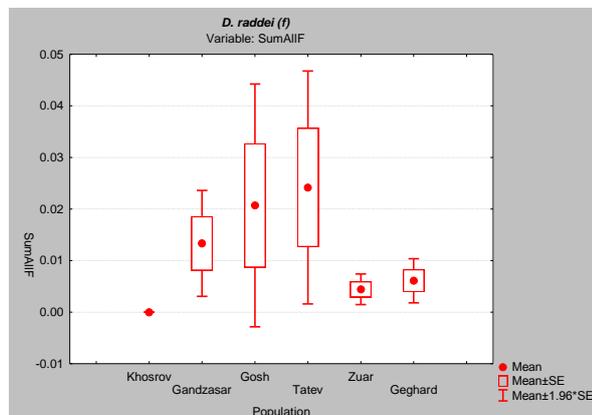
7. *Darevskia raddei* ժայռային մողեսի արյան մակաբույծների վեց մորֆոտիպերով համեմատությունը կատարվել է հետևյալ պոպուլյացիաների միջև՝ Խոսրով, Գեղարդ, Գանձասար, Գոշ, Տաթև և Զուար:

Darevskia raddei էգերի միջև հավաստի տարբերություն դիտվել է միայն ըստ առաջին մորֆոտիպի ($P < 0.01$) (գծապատկեր 25),



Գծապատկեր 25. *D. raddei* էգերի վարակվածությունն արյան մակաբույծների 1-ին մորֆոտիպով

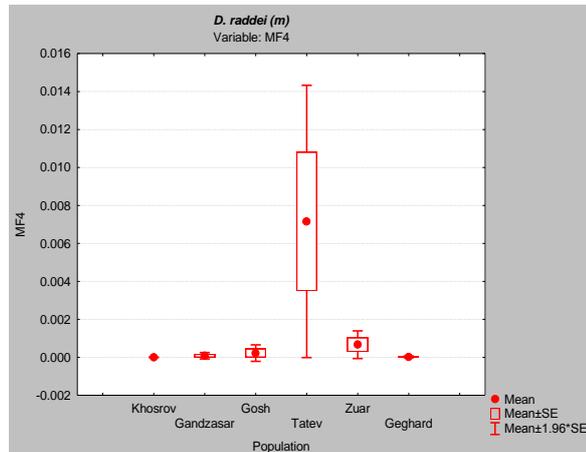
մյուս մորֆոտիպերի միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել ($N = 26$) $F_2, P = 0.44$; $F_3, P = 0.30$; $F_4, P = 0.06$; $F_5, P = 0.24$; $F_6, P = 0.12$): Չնայած առանձին մորֆոտիպերի միջև կան որոշակի տարբերություններ (գծապատկեր 26):



Գծապատկեր 26. *D. raddei* տարբեր պոպուլյացիաների էգերի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

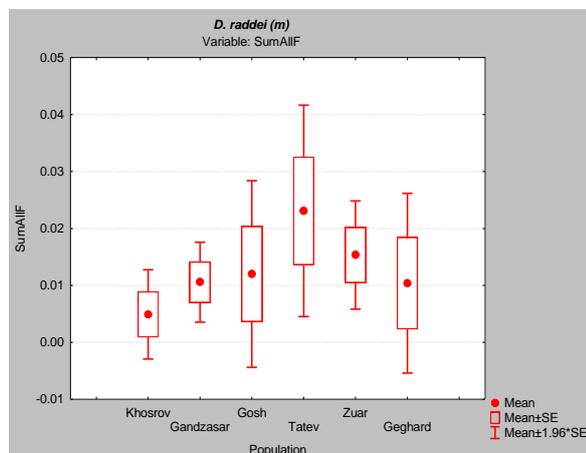
Խոսրովի պոպուլյացիայում ոչ մի մորֆոտիպով վարակվածություն չենք դիտարկել, Գանձասարում բացակայել են 5-րդ, Տաթևում 1-ին, Զուարում 2-րդ, իսկ Գեղարդում 2-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերը: Ընդհանուր առմամբ, համեմատաբար բարձր վարակվածություն դիտվել է Գոշի, Տաթևի և Գանձասարի պոպուլյացիաներում:

7.1. *Darevskia raddei* արունների միջև հավաստի տարբերություն դիտվել է միայն ըստ 4-րդ մորֆոտիպի ($P < 0.01$) գծապատկեր 27),



Գծապատկեր 27. *D. raddei*-ի արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծների 4-րդ մորֆոտիպով

մյուս ձևերի միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել (N=112) F1, P= 0.37; F2, P=0.57; F3, P=0.18; F5, P =0.08; F6, P=0.47) (գծապատկեր 28):

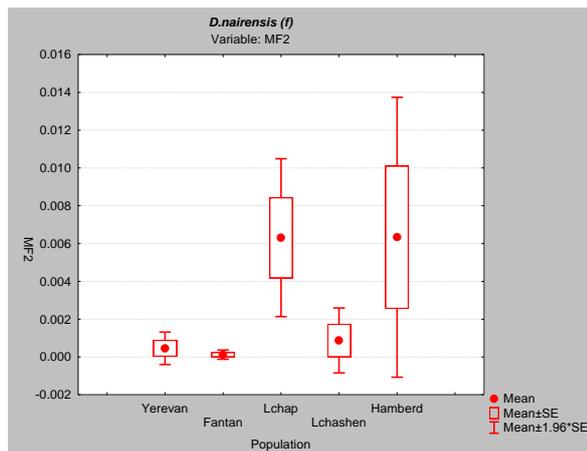


Գծապատկեր 28. *D. raddei* տարբեր պոպուլյացիաների արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

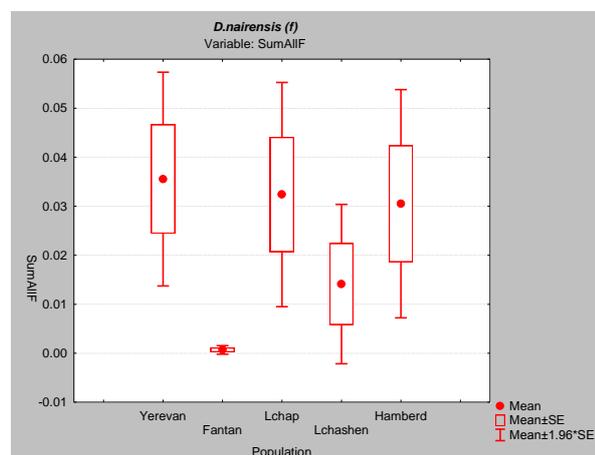
Այստեղ նույնպես վարակվածության առավել մեծ աստիճան դիտվել է Տաթևի, Գոշի և Գանձասարի, իսկ առավել փոքր՝ Խոսրովի պոպուլյացիաներում:

8. *Darevskia nairensis* ժայռային մողեսների վարակվածության համեմատությունը կատարվել է Երևանի, Ֆանտանի, Լճափի, Լճաշենի և Ամբերդի պոպուլյացիաների միջև:

***Darevskia nairensis* էգերի** միջև ըստ 2-րդ մորֆոտիպի հավաստի տարբերությամբ Ֆանտանը տարբերվում է Լճափի պոպուլյացիայից - (**$P < 0.001$**) (գծապատկեր 29, 30):



Գծապատկեր 29. *D. nairensis*-ի էգերի վարակվածությունն արյան մակաբույծների 2-րդ մորֆոտիպով

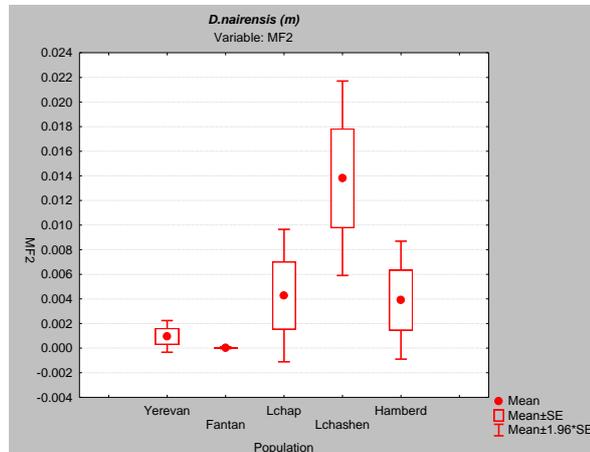


Գծապատկեր 30. *D. nairensis*-ի տարբեր պոպուլյացիաների էգերի վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

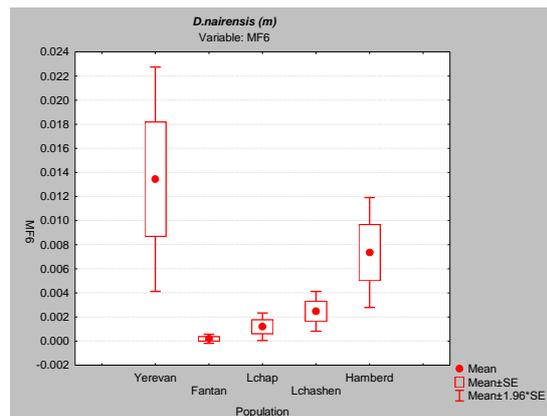
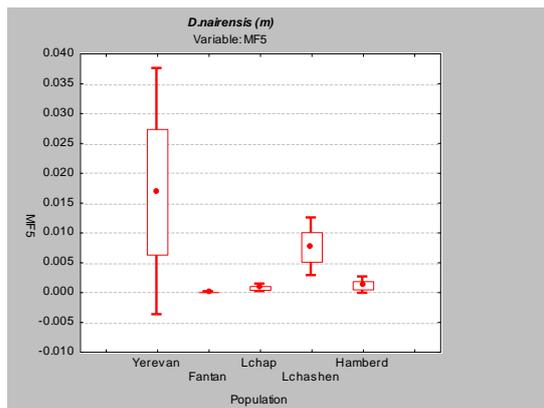
Մյուս մորֆոտիպերի միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել ($N = 53$) $F_1, P = 0.015$; $F_3, P = 0.93$; $F_4, P = 0.08$; $F_5, P = 0.09$; $F_6, P = 0.16$), սակայն Ֆանտանի

պոպուլյացիայում դիտվել է վարակվածության խիստ ցածր աստիճան: Առավել վարակված են եղել Երևանի, Լճափի և Ամբերդի պոպուլյացիաները:

8.1. *Darevskia nairensis* արունների մոտ պոպուլյացիաների միջև հավաստի տարբերություն են տալիս 2-րդ ($P < 0.01$), 5-րդ ($P < 0.01$) և 6-րդ ($P < 0.01$) մորֆոտիպերը, մյուսների միջև հավաստի տարբերություն չի նկատվել ($N = 82$) F_1 , $P = 0.19$; F_3 , $P = 0.13$; F_4 , $P = 0.15$) (գծապատկեր 31, 32, 33):

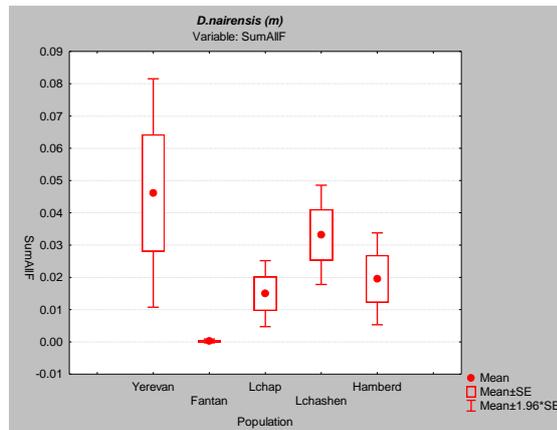


Գծապատկեր 31. *D. nairensis*-ի արունների վարակվածությունն արյան մակարույծների 2-րդ մորֆոտիպով



Գծապատկեր 32, 33. *D. nairensis*-ի արունների վարակվածությունն արյան մակարույծների 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպով

2-րդ մորֆոտիպով հավաստի տարբերվել են Ֆանտան-Լճաշեն և Լճաշեն-Երևան, 5-րդ մորֆոտիպով՝ Ֆանտան-Լճաշեն և Լճափ-Լճաշեն պոպուլյացիաները, իսկ 6-րդով^a Ֆանտանը տարբերվել է Լճափի, Լճաշենի, Երևանի և Ամբերդի պոպուլյացիաներից (գծապատկեր 34):



Գծապատկեր 34. *D. nairensis*-ի տարբեր պոպուլյացիաների արունների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Ամենամեծ վարակվածությունը եղել էր Երևանի, Լճափի և Ամբերդի պոպուլյացիաներում, իսկ Ֆանտանի պոպուլյացիայում 2-րդ, 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերն ընդհանրապես բացակայում են:

Այսպիսով, արյան մակաբույծների մորֆոտիպերը տարբեր պոպուլյացիաներում ունեն տարբեր բաշխվածություններ, ինչը պայմանավորված է տվյալ տարածքի բնակլիմայական պայմանների, աշխարհագրական դիրքի, ժայռային մոդելների տեսակային յուրահատկությունների հետ: Տարբեր մորֆոտիպերի գերակշռությունը կարող է կապված լինել նաև արյան մակաբույծների զարգացման ժամանակաշրջանի, այս կամ այն փուլի երկարատևության, վերջնական տերերի քանակի և ակտիվության հետ: Բոլոր դեպքերում արուններն անհամեմատ ավելի վարակված են եղել, քան էգերը, ինչը ևս մեկ անգամ հաստատում է գրականության տվյալները (Salvador, et al., 1997; Appleby, et al., 1999; Dowell, 2001):

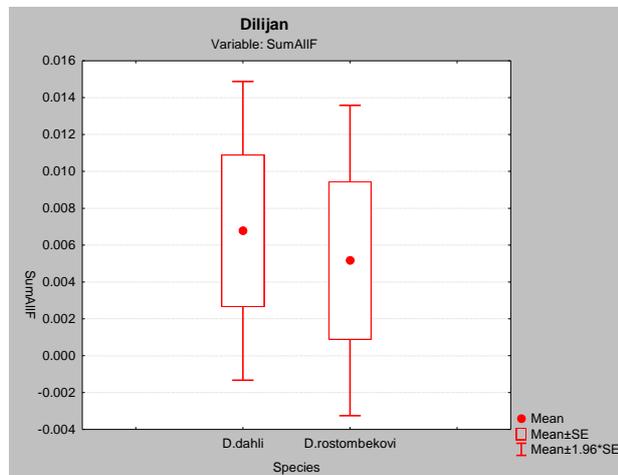
3.4. Միևնույն լանդշաֆտներում ապրող տարբեր տեսակի ժայռային մոդելների համեմատական վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Վերը նշված արդյունքերը ստանալուց հետո հետաքրքիր էր պարզել նաև, թե արյան մակաբույծներով վարակվածության տեսանկյունից ինչպես են իրենց դրսևորում տարբեր տեսակները, որոնք զբաղեցնում են միևնույն լանդշաֆտը:

Համեմատության համար կրկին վերցվել են այն պոպուլյացիաները, որտեղ կենդանիների թվաքանակը գերազանցել է 10 առանձնյակը:

Այն բոլոր պոպուլյացիաներում, որտեղ հանդիպում են երկսեռ և կուսածին տեսակներ, սեռի գործոնը բացառելու, ինչպես նաև կուսածին և երկսեռ տեսակների վարակվածությունների միջև տարբերությունները տեսնելու համար համեմատությունը կատարվել է միայն էգերի միջև: Այսպես, առաջինը դա.

1. Դիլիջանի պոպուլյացիան է, որտեղ հանդիպում են *D.dahli* և *D.rostombekowi* տեսակները: Այս երկու կուսածին տեսակների վարակվածությունների միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել (N= 23) F1, P=0.24; F2, P=1; F3, P=0.13; F4, P=0.38; F5, P=0.64; F6, P=0.06), սակայն առանձին-առանձին վեց մորֆոտիպերի միջև եղել են որոշակի տարբերություններ (գծապատկեր 35):

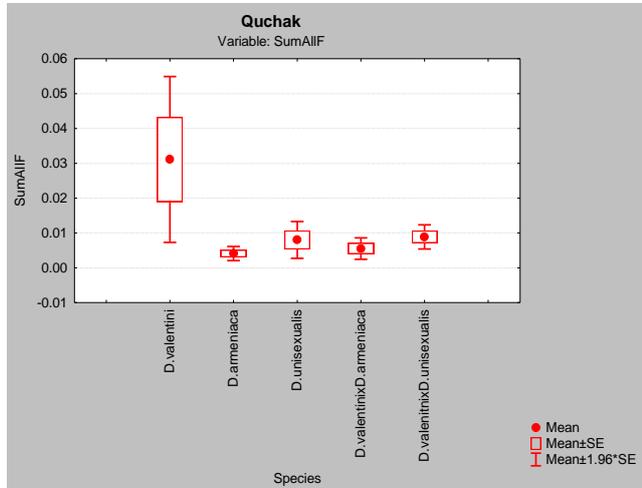


Գծապատկեր 35. *D. dahli* և *D. rostombekowi* տեսակների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Երկու տեսակների մոտ էլ 2-րդ, 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերը բացակայել են, 1-ին մորֆոտիպը բացակայել է *D.dahli*-ի մոտ: Վերջինս առավել վարակված է եղել 1-ին և 6-րդ, իսկ *D.rostombekowi*-ին՝ 5-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով:

2. Քուչակի պոպուլյացիայում համեմատվել են *D. valentini*, *D. armeniaca*, *D. unisexualis* տեսակները և *D.valentini* x *D. armeniaca* և *D. valentini* x *D. unisexualis*

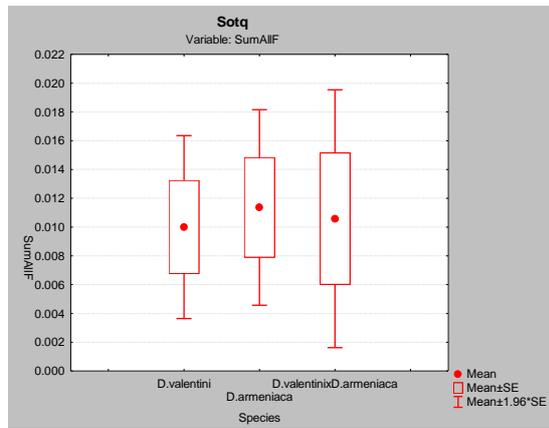
հիբրիդները: Չնայած, որ հավաստի տարբերություն տեսակների միջև չի դիտվել (N=125) F1, P=0.24; F2, P=0.22; F3, P=0.32; F4, P=0.29; F5, P=0.22; F6, P=0.033), այնուամենայնիվ առանձին տեսակների միջև եղել են մի շարք տարբերություններ (զճապատկեր 36):



Գճապատկեր 36. *D. valentini*, *D.armeniaca*, *D. unisexualls* և *D.valentini* x *D. armeniaca* *D. valentini* x *D. unisexualls* տեսակների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Բոլոր դեպքերում առավել վարակված է եղել *D. valentini* տեսակը: Կուսածին տեսակներն ամենաքիչն են եղել վարակված բոլոր վեց մորֆոտիպերով, իսկ հիբրիդներն իրենց վարակվածությամբ գրավել են միջանկյալ տեղ երկսեռ և կուսածին տեսակների միջև՝ մի փոքր ավելի նման լինելով կուսածիններին:

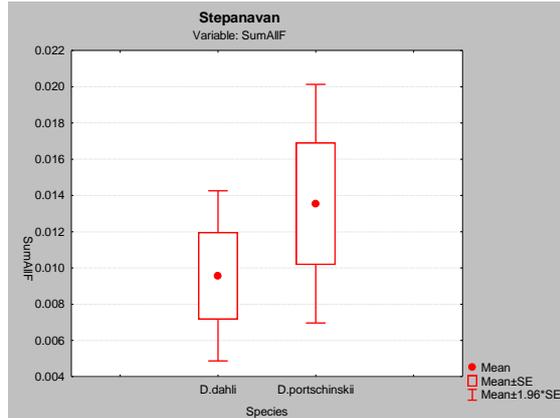
3. Սորքի պոպուլյացիայում համեմատվել են *D.valentini*, *D.armeniaca* և *D.valentini* x *D. armeniaca* տեսակները: Երեք տեսակների արյան մակաբույծների վեց մորֆոտիպերով վարակվածությունների միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել (N= 41) F1, P=0.22; F2, P=0.44; F3, P=0.34; F4, P=0.52; F5, P=0.12; F6, P=0.44), սակայն առանձին ձևերի բաշխվածության միջև եղել են որոշակի տարբերություններ (զճապատկեր 37):



Գծապատկեր 37. *D. valentini*, *D.armeniaca* և *D.valentini* x *D. armeniaca* տեսակների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Այսպես. *D.valentini*-ին առավել վարակված է եղել 1-ին և 6-րդ, *D.armeniaca*-ն՝ 2-րդ և 3-րդ, իսկ *D.valentini* x *D. armeniaca*-ն՝ 4-րդ և 6-րդ մորֆոտիպերով: Ընդ որում, *D.valentini* x *D. armeniaca*-ի մոտ բացակայել է 2-րդ, իսկ *D.valentini*-ի և *D.armeniaca*-ի մոտ 4-րդ մորֆոտիպը:

4. Ստեփանավանի պոպուլյացիայում համեմատվել են *D.dahli* և *D. portschinskii* տեսակները (գծապատկեր 38).



Գծապատկեր 38. *D. dahli* և *D. portschinskii* տեսակների վարակվածությունն արյան մակաբույծներով

Բոլոր վեց մորֆոտիպերի բաշխվածության միջև հավաստի տարբերություն չի դիտվել (N= 54) F1, P=0.92; F2, P=0.89; F3, P=0.052; F4, P=0.20; F5, P=0.55; F6, P=0.14), սակայն *D. portschinskii*-ն ընդհանուր առմամբ ավելի վարակված է եղել, քան *D.dahli*-ին: Վերջինս մի փոքր ավելի վարակված է եղել 3-րդ և 4-րդ մորֆոտիպերով, իսկ մյուս մորֆոտիպերը գերակշռել են *D. portschinskii*-ի մոտ:

Այսպիսով, ժայռային մողեսների կուսածին և երկսեռ տեսակների արյան քսուքներում հայտնաբերված արյան մակաբույծների մորֆոտիպերի ձևաբանական ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպերը կուսածին, երկսեռ և հիբրիդային տեսակների մոտ ունեն անհավասարաչափ բաշխում: Կուսածին տեսակների մոտ առավել գերակշռողը *Hepatozoon* ցեղի մակաբույծներն են, իսկ երկսեռ ձևերի վարակվածությունը երկու ցեղի մակաբույծներով էլ հավասարաչափ բարձր է: Ընդհանուր առմամբ կուսածին ձևերն ավելի քիչ են վարակված, քան երկսեռները, իսկ հիբրիդների վարակվածությունը կրում է միջանկյալ բնույթ:

Այն, որ բազմացման երկսեռ եղանակն առաջացել է էվոլյուցիոն առումով ավելի շուտ, վկայում է այն մասին, որ այն իրենից ներկայացնում է ավելի կատարելագործված բազմացման եղանակ: Սակայն նրա հետ մեկտեղ շարունակվում է գոյություն ունենալ և ծաղկուն կերպով զարգանալ կուսածին բազմացումը: Երկսեռ օրգանիզմների ծագումը բերում է գեների վերահամակցման, այսինքն նոր գենետիկական հավաքակազմերի ստեղծման, ինչն էլ մեծացնում է օտարածին մարմինների դեմ ավելի արդյունավետ պայքարելու հնարավորությունը: Այսինքն, օտարածին տարբեր օրգանիզմներ ավելի հեշտ են վնասում կուսածին տեսակներին, որոնց գենոտիպն անփոփոխ ժառանգվում է սերդեսերունդ, քան երկսեռ ձևերին, որոնք մշտապես առաջացնում են նոր գենետիկական հավաքակազմեր: Սակայն մեր կողմից կատարված աշխատանքից պարզ է դառնում, որ գեների վերահամակցումն ու նոր գենոտիպերի ստեղծումն էական դեր չեն խաղում, ընդհակառակը, միևնույն գենետիկական հավաքակազմն ունեցող տեսակներն էվոլյուցիայի ընթացքում մակաբույծների հետ եկել են էկոլոգիական հավասարակշիռ մի վիճակի, որը փոխառակապես է երկու տեսակների համար միաժամանակ:

Վան Վալենի կողմից առաջարկված (Leigh, Van Valen, 1973) “Կարմիր թագուհու” վարկածն ինչ-որ առումով կրկնում է բնական ընտրության երևույթը: Այսինքն, էվոլյուցիայի ընթացքում գոյատևում են ավելի հարմարված տեսակները, նրանք, որոնք կարողանում են դիմակայել այլ տեսակների հետ մրցավազքի

ժամանակ: Կուսածին տեսակները ավելի շատ հանդիպում են մեկուսացված տարածքներում, որտեղ ուժեղ կենսաբանական փոխազդեցություններ չկան, հետևաբար, չկա նաև կենսաբանական մրցավազքի կարիք: Դա ևս մեկ անգամ հաստատում են Հայաստանում լայն տարածված և ծաղկուն կերպով բազմացող կուսածին ժայռային մողեսները, որոնք ոչ միայն չեն զիջում, այլև իրենք թվաքանակով և մակաբույծների նկատմամբ ավելի քիչ ընկալունակության առումով գերազանցում են իրենց երկսեռ հարևաններին:

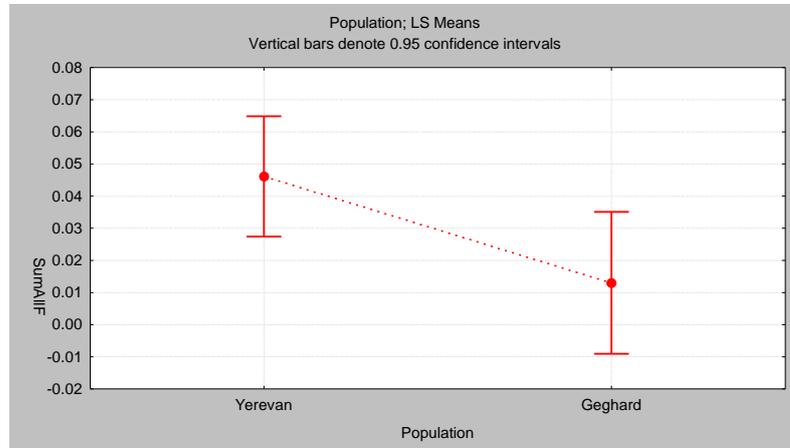
Պարզ է դառնում, որ բազմացման կուսածին եղանակը բնության մեջ անհամեմատ ավելի շահավետ է, քան երկսեռ բազմացումը, ինչը հաստատվում է մի շարք գիտնականների (Даревский, 1982; Даниелян Ф, 1989; Даревский, Даниелян, 1969; Առաքելյան, 2012) և մեր աշխատանքում ստացված արդյունքների միջոցով: Կազմված լինելով միայն էգերից, պոպուլյացիայի բոլոր առանձնյակներն ընդունակ են սերունդ տալու: Կուսածին տեսակները խնայում են հակառակ սեռի գտնելու, գրավելու և բեղմնավորման համար ծախսվող էներգետիկ ռեսուրսները: Թույլ գունավորումը նրանց ավելի աննկատ է դարձնում ինչպես մրցակիցների, այնպես էլ թշնամիների համար: Պոպուլյացիայից մեկուսացված նույնիսկ մեկ առանձնյակը միանգամայն այլ պայմաններում կարող է սկիզբ տալ նոր պոպուլյացիայի:

Կուսածին տեսակներն էվոլյուցիայի ընթացքում ձեռք են բերել իմունային կայունություն մակաբույծների նկատմամբ, որը նույնպես ժառանգվում է սերունդներին: Նոր մակաբույծներն ու օտարածին այլ մարմիններ վարակելով այս տեսակներին, չեն կարողանում ամբողջությամբ այն ոչնչացնել, իսկ մնացած, թեկուզ փոքր թվով առանձնյակները շատ արագ կարողանում են վերականգնել իրենց թվաքանակը և պոպուլյացիան պահել անհրաժեշտ մակարդակի վրա:

3.5. Վարակվածության ընթացքը կախված էկոլոգիական գործոններից

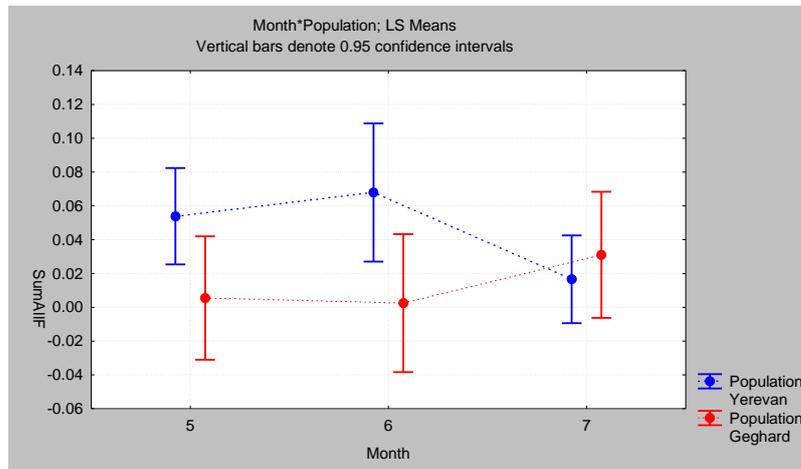
Սեզոնայնությամբ պայմանավորված վարակվածության զարգացումն ու փոփոխությունները ցույց տալու համար 2011թ. երեք ամիսների ընթացքում (մասիս, հունիս, հուլիս) Երևանի Հրազդանի կիրճի և Գեղարդի տարածքներից

համապատասխանաբար կատարվել է *D.nairensis* և *D.raddei* տեսակների բացառապես սեռահասուն առանձնյակների հավաք: Յուրաքանչյուր ամիս հավաքվել են 10-ական մողեսներ և մի շարք ասպեկտներով կարատվել է նրանց վարակվածության համեմատում: Նշենք, *D.nairensis* տեսակի մոտ նկատվում է անհամեմատ ավելի մեծ վարակվածություն, քան *D.raddei*-ի (զծապատկեր 39):



Գծապատկեր 39. Երևանի և Գեղարդի պոպուլյացիաների վարակվածության համեմատությունն արյան մակաբույծների վեց մորֆոտիպերով

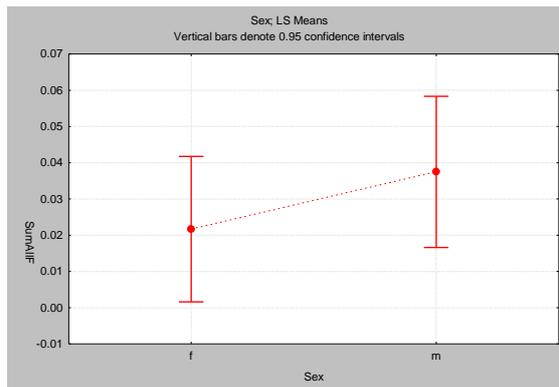
Երեք ամիսներին վարակվածության ընթացքի փոփոխությունը երևում է զծապատկեր 39-ում. *D.nairensis* ժայռային մողեսի պոպուլյացիայում մայիսի սկզբին, մողեսների առաջին հավաքի ժամանակ, վարակվածությունը եղել է ցածր, այնուհետև աստիճանաբար, մինչև հուլիսի կեսերը դիտվել է վարակվածության աճ: Վարակվածության ամենաբարձր աստիճանը դիտվել է հունիսի 15-ին հավաքված առանձնյակների փորձանմուշներում, իսկ արդեն հուլիսին հավաքված առանձնյակների քուրքներում դիտվել է վարակվածության խիստ ցածր աստիճան (զծապատկեր 40):



Գծապատկեր 40. Երևանի և Գեղարդի պոպուլյացիաների վարակվածության համեմատությունը երեք ամիսների ընթացքում

D.raddei-ի մոտ վարակվածության դեպքերը մայիս ամսին գրեթե բացակայում են: Հունիսի սկզբին այն գրեթե մարում է և իր գագաթնակետին է հասնում հունիսի վերջին: Հուլիսին կրկին դիտվում է վարակվածության մարում:

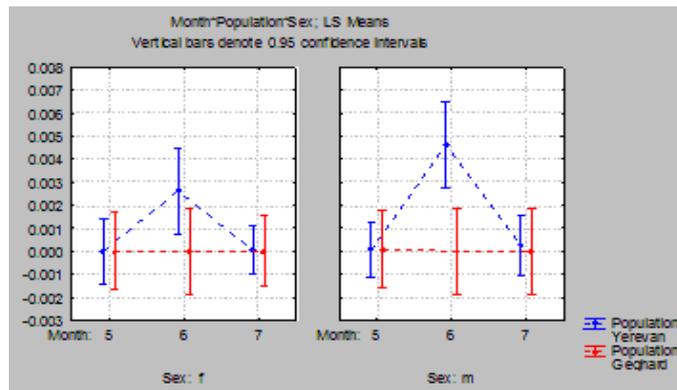
Էգ և արու առանձնյակների համեմատությունից երևում է, որ տարբեր ժամանակաշրջաններում ավելի վարակված են եղել արուները (գծապատկեր 41):



Գծապատկեր 41. Երևանի և Գեղարդի պոպուլյացիաների վարակվածության ընթացքի համեմատությունն արուների և էգերի միջև

Դա առավել արտահայտված է մայիսի սկզբի և հունիսի հավաքների ժամանակ: Էգերի վարակվածությունն ընթանում է ավելի մեղմ, բռնկում դիտվում է միայն 2-րդ և 3-րդ մորֆոտիպերով: Մայիսի վերջին էգերի և արուների միջև վարակվածության տարբերությունը կրճատվում է, իսկ արդեն հուլիսի վերջին երկու

սեռերի մոտ էլ դիտվում է վարակվածության կտրուկ նվազում ընդհուպ մինչև մարում (գծապատկեր 42):



Գծապատկեր 42. Երևանի և Գեղարդի պոպուլյացիաների վարակվածության ընթացքի համեմատությունն արուների և էգերի միջև երեք ամիսների ընթացքում

Երևանի պոպուլյացիայում հունիսի կեսերին դիտվում են ամենամեծ բռնկումները: Չնայած Գեղարդի պոպուլյացիայում վարակման ընթացքն ունի ավելի մեղմ բնույթ, այնուամենայնիվ, առավել մեծ վարակվածություն դիտվում է հունիսի վերջին: Դա պայմանավորված է նրա աշխարհագրական դիրքով: Գտնվելով ավելի բարձր, քան Երևանի պոպուլյացիան է, այստեղ առավել մեծ բռնկումների շրջանը սկսվում է երկու շաբաթ ավելի ուշ:

Այսպիսով, պոպուլյացիաների քնից դուրս գալու ժամանակաշրջանում նրանց մոտ վարակվածություն չի նկատվել, այնուհետև դիտվել է աստիճանական աճ, որն իր գագաթնակետին է հասել հունիս ամսին, որից հետո կրկին դիտվել է վարակվածության նվազում և մարում: Դա առավել վառ արտահայտված է արուների մոտ և այդ ժամանակահատվածը համընկնում է նրանց բացմացման շրջանի, հետևաբար նաև ամենամեծ ակտիվության հետ:

Պարզ է դառնում, որ ուսումնասիրված երկսեռ ժայռային մողեսների *D.nairoensis* և *D.raddei*-ի տեսակներն իրարից տարբերվում են արյան մակաբույծների զարգացման ընթացքով և վարակվածության աստիճանով, սակայն մողեսների երկու տեսակների մոտ էլ 6-րդ մորֆոտիպով խիստ վարակվածությունը կարող է կապված լինել տեսակային առանձնահատկությունների կամ այս փուլի զարգացման երկարատևության հետ:

Երկսեռ ժայռային մողեսներ *D.nairoensis* և *D.raddei* տեսակների վարակվածության նման տարբերությունները մնում է կապել նրանց ապրելավայրի, վերջինիս բնակլիմայական պայմանների և դրա հետ կապված մի շարք հետևյալ գործոնների հետ.

1. Երևանը գտնվում է ծովի մակերևույթից 900-1300 մ, իսկ Գեղարդը 1950 մ բարձրության վրա: Երևանի կլիման չորային է, այդ ժամանակաշրջանում օդի միջին ջերմաստիճանը կարող է հասնել մինչև 30°C-ի, իսկ Գեղարդինը՝ 18°C: Երևանի համեմատ (խոնավություն՝ 60 %, տեղումների քանակ՝ 310 մմ) բարձր է Գեղարդի տեղումների քանակը և օդի հարաբերական խոնավությունը (խոնավությունը 66%, տեղումների քանակը 400-500 մմ): Երևանի լանդշաֆտը չոր կիսաանապատային է, Գեղարդինը՝ խոնավ տափաստանային:
2. Երևանի հավաքած ողջ նյութը խիստ վարակված է եղել էկտոմակաբույծներով: Գեղարդի պոպուլյացիայում տզեր չեն հայտնաբերվել: Նյութի հավաքի ժամանակաշրջանը համընկնում է տզերի ձվերից թրթուրների դուրս գալու հետ, որոնք էլ հանդիսանում են ակտիվ սնվող փուլ և վարակման հիմնական աղբյուր:
3. Անհրաժեշտ է նշել ևս մի կարևոր գործոն. այն է անթրոպոգեն գործոնի ազդեցությունը (արդյունաբերական թափոններ, քիմիական նյութեր, կանաչապատ տարածքների կրճատում), ինչը բերում է շրջակա միջավայրի ընդհանուր (օդի, հողի, ջրի) աղտոտման: Կենդանիների բնական կենսամիջավայրերի ամբողջականության խախտումը և կրճատումն առաջ են բերում սթրեսային իրավիճակներ, որոնք էլ թուլացնում են իմունային համակարգը և ակտիվացնում մակաբույծներին: Այդ առումով Երևանի կլիմայի անմխիթար վիճակն անհամեմատելի է Գեղարդի տարածքի հետ: Այս ամենն էլ, իր հերթին, ցույց է տալիս արյան մակաբույծների կախվածությունը շրջակա միջավայրի պայմաններից:

3.6. Ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների վերջնական տերերը

Աշխատանքի ընթացքում մողեսների մարմնի ողջ մակերեսից հավաքվել և ուսումնասիրվել է տզերի մոտ 500 առանձնյակ: Հավաքված ողջ նյութը մշակվել է, պատրաստվել են մշտական պատրաստուկներ: Կատարվել է նրանց մանրադիտակային ուսումնասիրություն (նկար 16):



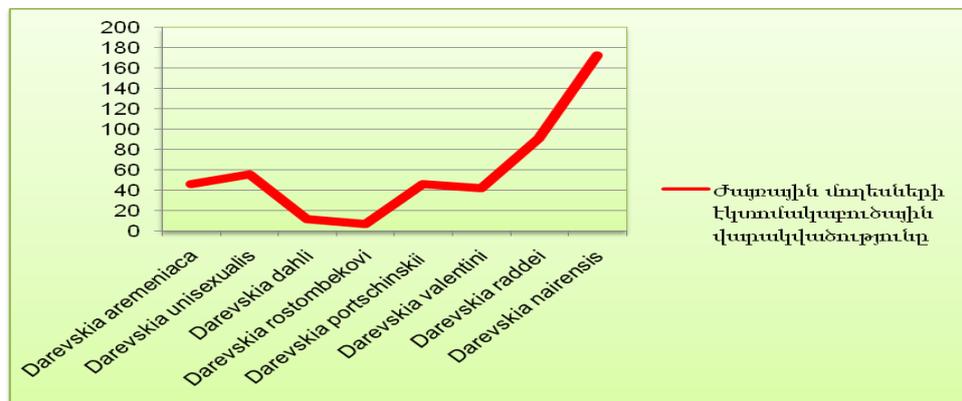
ՆԿ. 16. *Hirstiella trombidiformis*
տեսակի տզի թրթուրը

Հայտնի է, որ տզերն անցնում են զարգացման 4 փուլերը^a ձու, թրթուրային փուլ, նիմֆա և հասուն փուլ (իմագո): Իր հերթին, նիմֆան իր մեջ ընդգրկնում է զարգացման 3 հասակ՝ պրոտոնիմֆա, դեյտոնիմֆա և տրիտոնիմֆա: Աշխատանքի ընթացքում պարզվեց, որ հավաքված տզերի ողջ նյութը կազմված էր միայն թրթուրային ձևերից և դրա առաջին ապացույցն ուսումնասիրվող նյութի մոտ երեք զույգ վերջույթների առկայությունն էր: Մենք գիտենք, որ հողվածոտանիների տիպի, խելիցերավորների ենթատիպին պատկանող այս կենդանիների միայն թրթուրային ձևերին է բնորոշ այդ առանձնահատկությունը, իսկ արդեն նիմֆալ, ապա իմագինալ փուլերը բնորոշվում են չորս զույգ վերջույթների առկայությամբ: Որպես հիմք ընդունելով մի շարք գրական տվյալներ (Беклемишев, 1970; Svahn, 1975; Wozniak, De Nardo, 2000) պարզվեց, որ մեր կողմից ուսումնասիրվող կենդանիները հանդիսանում է Trombidiidae ընտանիքին պատկանող մողեսային տիզ՝ *Hirstiella trombidiformis* տեսակը: Դրանով էլ բացատրվում է մյուս փուլերի բացակայությունը. մողեսային տիզը հանդիսանում է ֆակուլտատիվ մակաբույծ, եթե թրթուրը վարում է ակտիվ մակաբուծային կենսակերպ, ապա նիմֆային և իմագինալ փուլերը գիշատիչ են, ապրում են հողում և սնվում են մանր հողվածոտանիներով և նրանց ձվերով (Wozniak, De Nardo, 2000): Մեր կողմից հայտնաբերված տզերի չափսերը հիմնականում տատանվում էր 0.5-0.6 մմ սահմաններում: Հազվադեպ հանդիպել են խոշոր՝ մինչև 1.2-1.3 մմ չափսերով առանձնյակներ:

Տզերը բարդ կենսական շրջան ունեցող արյան մակաբույծների վերջնական տերեր (Филиппова, 1958 Федоров, 1970): Արյան մակաբույծներն անցնում են տզին արյունաձծման գործընթացի ժամանակ: Մողեսները վարակվում են արյունաձծման

գործընթացի ժամանակ կամ վարակված տզով սնվելիս (Wozniak, De Nardo, 2000): Տզի օրգանիզմ անցնելուց հետո գամոնտները վերածվում են մակրո- և միկրոգամետների, տեղի է ունենում բեղմնավորում: Առաջանում է զիգոտ, որը թափանցում է տզի ստամոքսի էպիթելային բջիջներ, այնտեղ ցիստավորվում և վեր է ածվում օօցիստի: Հետագայում տեղի է ունենում կորիզի բազմակի կիսում և օօցիստը փլուզվում է բազմաթիվ սպորոզոիտների, որոնք անցնում են տզի թքագեղձեր և արյունածծման ժամանակ անցնում մողեսի օրգանիզմ: Այնտեղ հաջորդաբար անցում են հյուսվածքային (յարդ) և էրիթրոցիտային շիզոգոնիա: Առաջացած մերոզոիտները սկիզբ են տալիս սեռական ընթացին՝ ընդհուպ մինչև գամոնտների առաջացում (Svahn, 1975):

Տարբեր տեսակի ժայռային մողեսների վարակվածությունը տզերով արտահայտվում է հետևյալ կերպ (գծապատկեր 43).



Գծապատկեր 43. Ժայռային մողեսների վարակվածությունը տզերով

Այսպիսով, *Hirstiella trombidiiformis* տզով առավելագույն վարակվածությունն դիտվում է *Darevskia nairensis*-ի և *D. raddei*, իսկ նվազագույնը՝ *D.dahli* - ի և *D. rostombekowi* մոտ: Պարզ է դառնում, որ որքան կենդանին ավելի վարակված է տզերով, այնքան ավելի բարձր է արյան մակաբույծներով վարակվածության աստիճանը: Հետևաբար, հենց տզի և մողեսի օրգանիզմում էլ ընթանում է արյան մակաբույծների բարդ կենսաշրջանը:

ԵՋՐԱԿԱՑՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐ

1. Հայաստանի և Լեռնային Ղարաբաղի հանրապետություններում հանդիպող երկսեռ և կուսածին ժայռային մողեսների մոտ հայտնաբերվել են *Karyolysus* և *Hepatozoon* ցեղերին պատկանող արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպեր, որոնցից յուրաքանչյուրը բնորոշվում է միայն իրեն հատուկ կառուցվածքային և տեր-բջջի վրա ունեցած ազդեցության յուրահատկությամբ Տրվել է այդ մորֆոտիպերի ամբողջական ձևաբանական բնութագիրը:
2. Արյան մակաբույծների 6 մորֆոտիպերի բաշխվածությունը ժայռային մողեսների շրջանում տարբեր է, ինչը կապված է կենդանիների տեսակային յուրահատկության, նյութի հավաքի ժամկետների, կենդանու կենսամիջավայրի էկոլոգիական պայմանների հետ. առավելագույն վարակվածություն դիտվում է երկսեռ տեսակներ *D. raddei* և *D. nairensis*-ի, իսկ նվազագույնը՝ կուսածին *D. armeniaca* տեսակի մոտ:
3. Ժայռային մողեսների երկսեռ տեսակների արուններն ավելի վարակված են, քան էգերը, ինչը պայմանավորված է արական հորմոնների իմունաճնշող գործառույթի և արունների ավելի մեծ ակտիվության հետ՝ հատկապես բազմացման շրջանում:
4. Տարբեր լանդշաֆտներում ապրող ժայռային մողեսների միևնույն տեսակների մակաբուծային վարակվածության միջև հստակ տարբերություններ չեն դիտվել, սակայն, ընդհանուր առմամբ, մյուս լանդշաֆտային գոտիների համեմատությամբ անտառային և ալպիական գոտիներում դիտվում է վարակվածության ավելի բարձր աստիճան:
5. Միևնույն լանդշաֆտը զբաղեղնող տարբեր տեսակների միջև վարակվածության վիճակագրորեն հավաստի տարբերություն չի դիտվում, բացառապես Քուչակի պոպուլյացիայի, որտեղ երկսեռ տեսակներն ավելի վարակված են, քան կուսածինները: Միևնույն սիմպատրիկ պոպուլյացիայում հանդիպող հիբրիդներն իրենց վարակվածությամբ միջանկյալ տեղ են գրավում կուսածին և երկսեռ տեսակների միջև:
6. Տարբեր լանդշաֆտներում երկսեռ տեսակներ *D. raddei*-ի և *D. nairensis*-ի վարակվածությունն ունի սեզոնային բնույթ՝ կապված քնից դուրս գալու, առավելագույն ջերմաստիճանի, ինչպես նաև մարդածին գործոնի և բազմացման ակտիվության հետ:
7. Որպես ժայռային մողեսների արյան մակաբույծների տարածող և վերջնական տեր հայտնաբերվել է *Hirstiella trombidiformis* տեսակի տիզը:

Օգտագործված գրականության ցանկ

1. Առաքելյան, Մ., 2012, Հայաստանի հանրապետության և հարակից տարածքների սողունների որոշ տեսակների սիմպատրիկ պոպուլյացիներում ընթացող միկրոէվոլյուցիոն գործընթացները, Ավոտոեֆերատ, Երևան
2. Հարությունյան, Թ.Կ., Ժայռային մողեսների (*Darevskia raddei* և *Darevskia portchinskii*) մակաբույծներով վարակվածությունը՝ կախված սեռից և տեսակից, LXIII, 2, 2011, էջ 6-11
3. Պողոսյան Դ.Ա., Խոեցյան Ա.Վ., 2008, Հայկական լեռնաշխարհի լանդշաֆտները և ֆիզիկաաշխարհագրական շրջանները, ԵՊՀ հրատարակչություն, Երևան 2008, էջ 240
4. Սարգսյան, Ն., Հարությունյան, Թ., 2012, Հայաստանի ժայռային մողեսների համեմատաբան վարակվածությունը հելմինթներով և արյան մակաբույծներով Հայաստանի կենսաբանական հանդես, հատոր, LXIV, 3, էջ 6-9
5. Վարդանյան, Ա., 2002թ., Հայաստանի անապատացման դեմ պայքարի գործունեության ազգային ծրագիր
6. Азелл, Даревский, 1974; Доказательство гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta*// Журнал общей биологии.1974, 35 (4): ст. 553-561
7. Аракелян М.С., Мартиросян И.А., Рысков А.П., Петросян В.Г., Асланян А.В., Даниелян Ф.Д., Даревский И.С., Токарская О.Н. Изменчивость мини- и микросателлитных маркеров в популяциях партеногенетической скальной ящерицы *Darevskia rostombekowi*. Генетика, 2002, 38: ст. 828-835
8. Арзамасов, И.Т., 1961, Иксодовые клещи. Минск: АН БССР, ст. 238.
9. Астафьев, Б. А. и Петров, О. Е. (1992). "Эволюционно-генетическая теория паразитизма/." Усп. совр. биол. Т. 112, вып. 2: ст.163 -175.
10. Балашов, Ю.С., 1967, Кровососущие клещи (Ixodidae) переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, ст. 320.
11. Балашов, Ю.С., 1992, Особенности паразитарной системы клещ позвоночное животное// Паразитология. Т. 26, вып. 3. ст.185 - 197.
12. Балашов, Ю.С., 2000, Термины и понятия, используемые при изучении популяций и сообществ паразитов // Паразитология. Т. 34. Вып. 5, ст. 361.

13. Банников, А. Г., Даревский, И. С., и др. (1977). "Определитель земноводных и пресмыкающихся фауны СССР " Просвещение, М, ст. 414.
14. Бейер, Т.В., Селиванова, Г.В. 1969; Цитофотометрическое исследование количества ДНК в ядрах гемогрегарин из диплоидных и триплоидных скальных ящериц Армении; Цитология, Том XI; ст. 739-743.
15. Бейер, Т.В. 1979, Взаимодействие между кокцидией *Caquolysus* sp. и клетками печени скальных ящериц в период зимней спячки; Цитол., Том XXV; ст. 295-300.
16. Бейер Т. В., Сидоренко Н. В., 1972. Цитохимическое исследование гемогрегарин из рептилий Армении. II. Сдвиги в содержании гемоглобина и общих белков в эритроцитах скальных ящериц, зараженных гемогрегаринами // Паразитология. - Т. 6 N 4 . ст. 385-390
17. Бейер, Т. В. и Сидоренко, Н. В. (1973). "Цитохимическое исследование гемогрегарин из рептилий Армении. III. Активность дегидрогеназ у гемогрегарин из периферической крови скальных ящериц и в зараженных эритроцитах" Цитология, Том XV: ст. 598-605
18. Бейер, Т. В. и Сидоренко, Н. В., (1984). "Изменения ультраструктуры внутриэритро-цитарных мерозоитов гемогрегарин в процессе их превращения в гамонтов " Цитология Т. 26, № 2: ст. 132-137
19. Беклемишев, В.Н., 1956, Возбудители болезней как члены биоценозов. Зоологический журнал. Т. 35. № 12. - ст. 1765-1779.
20. Беклемишев, В.Н., (1958). "Определитель членистоногих, вредящих здоровью человека" М.: Мысль: ст. 308.
21. Беклемишев, В. Н. (1970). "Биоценологические основы сравнительной паразитологии" М: ст. 502.
22. Беляков, В. Д. (1986). "Общие закономерности функционирования паразитарных систем (механизмы саморегуляции)" Паразитология, Т. 20, вып. 4: ст.249 - 255.
23. Беляков, В.Д., Голубев, Д.Б., Каминский, Г.Д., Тец, В.В., 1987., Саморегуляция паразитарных систем, Л., Медицина. ст. 240.
24. Бердыев, А. Б., (1998). "Обзор типов паразито-хозяйственных отношений иксододных клещей." Паразитология, Т. 32, вып. 6: ст. 481.
25. Беэр, С.А. 1996. Паразитизм // Природа. № 12. - ст. 19-26.

26. Беэр, С.А. 1997, Основы паразитологического мониторинга // Мониторинг биоразнообразия М., Наука. ст.189-195.
27. Брегетова Н.Г. 1952, Сбор и изучение гамазовых клещей. М.; JL, ст. 39.
28. Бреев, К.А., 1972, Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. JL: Наука, ст. 70.
29. Бреев К.А., Минарж, Я.К., 1979, О статистической характеристике хозяинно-паразитарных отношений обыкновенного подкожного овода крупного рогатого скота (*Hypoderma bovis*) в разных частях ареала // Паразитология. Т. 13, вып. 2. ст. 93 -102.
30. Винарская Н. П. (2012), эктопаразиты прудовой ночницы (*Myotis dasycneme* boie, 1825) и двцветного кожана (*Vespertilio murinus* linnaeus 1758 non schreber 1775) среднего УРАЛА, Научный диалог, 2, ст. 23-30.
31. Гиляров, А.М. 1990. Популяционная экология. М.: Изд-во МГУ. - ст. 191.
32. Гинецинская, Г.А., Добровольский, А.А., 1978, Частная паразитология: Паразитические простейшие и плоские черви. М., 300 ст.103.
33. Гребельный, С. Д., (2005). "Много ли на свете клональных видов. Часть 1. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов", Журн. Зоологии беспозвоночных Т. 2. Вып 1: ст.79-102.
34. Даниелян, Ф. Д., (1971). "Сравнительное изучение численности и миграций партеногенетических и бисексуальных скальных ящериц Армянской ССР." Зоол. журн. Т. 10. Вып. 1: ст.145-147
35. Даниелян, Ф.Д. Теория гибридного происхождения партеногенеза в группе кавказских скальных ящериц. Дисс. док. биол. наук. Ереван,1989, ст. 337.
36. Даниелян, Ф.Д., Аракелян М.С., Механизмы видообразования в симпатрических популяциях некоторых рептилий Армении и Нагорного Карабаха. Материалы международной научной конференции "Биологическое разнообразие и проблемы охраны фауны Кавказа" 26-29 сентября, Ереван, Армения, 2011: ст. 42-44
37. Даревский, И. С., (1962). "О происхождении биологической роли естественного партеногенеза в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Evermann) "Зоол. журн.Т. 18 вып. 3: ст. 397-408

38. Даревский И.С, 1982, Замечательные скальные ящерицы. - Природа, 3, ст. 33-44. 42.
39. Даревский И.С, 1957, Систематика и экология скальных ящериц *Lacerta saxicola Eversmann*, распространенных в Армении// Зоол. Сб. АН Арм. ССР, 10, ст. 28-57.
40. Даревский, И. С. (1967). "Скальные ящерицы Кавказа" Л.: Наука: ст. 214.
41. Даревский, И. С. и Даниелян, Ф. Д. (1967). "Сравнительное изучение питания скальной ящерицы (*Lacerta saxicola Eversmann*) в условиях-Армении." Биология: ст. 82-85.
42. Даревский, И. С., Даниелян, Ф. Д. (1969). "Диплоидные и триплоидные особи в потомстве партеногенетических самок скальной ящерицы, естественно спаривавшихся с самцами близких бисексуальных видов" Доклады АН СССР. 184, N3: ст. 727-730.
43. Догель, В.А., 1947, Курс общей паразитологии. 2-е дополненное издание. Л.: Гос. учебно-педагогическое изд-во Мин-ва просвещения РСФСР, ст. 372.
44. Догель, В.А., 1962., Общая паразитология. 3-е издание, переработанное и дополненное Полянским Ю.И. и Хейсиным Е.М. Л.: Изд-во ЛГУ, ст. 402.
45. Догель, В. А. (1962). "Общая протозоология." Д.: ЛГУ: ст. 460.
46. Земская, А.А., 1951, Биология и развитие клещей сем. *Dermanyssidae*, паразитирующих на рептилиях, в связи с проблемой возникновения пастбищного паразитизма // Бюлл. МОИП, отд. биол. Т. 56, вып. 3. ст. 42-57.
47. Земская, А. А., (1973). "Паразитические гамазовые клещи и их медицинское значение. "М.: Медицина: ст.160.
48. Казарян Л.В., Вартанян Л.К., Асланян А. Новые хозяева нематоды *Spauligodon saxicolae* Sharpilo, 1961, распространенные на территории Армении. // Материалы региональной научной конференции, посвященной 60-летию института зоологии НАН РА "Исследование и охрана животного мира южного Кавказа". Ереван, 2003: ст. 67-68.
49. Казарян Л.В., Вартанян Л.К. Скребни скальных ящериц некоторых районов Армении. Матриалы I республиканской молодежной научной конференции. 2000: ст.19-20.

50. Казарян Л.В., Вартанян Л.К. Данные о фауне гельминтов змей некоторых районов Армении. Матриалы II республиканской молодежной научной конференции, 2001: ст.171-173
51. Кеннеди, К., 1978, Экологическая паразитология. М.: Мир. ст. 230.
52. Кеннеди, К. Р. (1981). "Динамика паразитоценозов в британских пресноводных экосистемах" Л., Экологические аспекты паразитологии Т. 108: ст. 9-22.
53. Контримавичус, В.Л.,1982. Паразитизм и эволюция экосистем // Журн. Общ. биол. Т.43. N. 3. ст. 291-302.
54. Красильников, Е. Н., (1967). "Паразиты скальных ящериц Кавказа" Сб. Научн. Работ Волгоградск. пед. инст. (2). ст. 84-90.
55. Краснощеков, Г.П., 1995, Экологическая концепция паразитизма // Журн. общ. биол. 1995. Т. 56, № 1., ст. 18-31.
56. Ланге, А. Б., 1969, Подотряд Тромбидиформные клещи (Trombidiformes), с. 103-114. В кн.: Зенкевич Л. А. (ред.) Жизнь животных. Т. 3. Беспозвоночные. - М.: Просвещение, ст. 575.
57. Марков, Г. С., Лукина, Г. П. и др. (1964). "К паразитофауне пресмыкающихся Северного Кавказа" Уч. Записки Волгоградского гос. пед. Института № 16: ст. 99 - 105.
58. Назарова, Н.С., 1961, Биологический цикл *Spirocercaluri* (Rud., 1809) II Гельминтол. сб. Горьковский пединститут. № 2. ст. 121 -132.
59. Нигматуллин, Ч.М., 2001, Телеономия экологических систем // VIII съезд Гидробиологического общества РАН (16-23 сентября 2001 г., Калининград). Тезисы докладов. Т. 1. Калининград: Изд-во АтлантНИРО., ст. 60-61.
60. Норкина А.С., (2010), иксодовые клещи рода *dermasentor* в Оренбургской области, известия Оренбургского государственного аграрного университета, Т. 1., ст. 186-187.
61. Павлов, Ю. Л. и Иешко, Е. П., (1986). "Модель распределения численности паразитов." Доклады АН СССР РТ. 289, вып. 3: ст. 746 - 748.
62. Подшивалов, А. А., Ни Г. В., 2002., Паразиты крови птиц Оренбургской областа Н Материалы Меж рег. науч. конф.« Паразитологические исследования в Сибири Дальнем Востоке», Новосибирск, ст.149.

63. Пианка, Э. Р. 1981., Эволюционная экология/ Яблоков А.В., Юсуфов А.Г., 1976., Эволюционное учение / М: Высшая школа, 1976, ст. 335.
64. Ройтман, В.А., 1981, Популяционная биология гельминтов пресноводных биоценозов // Итоги науки и техники. Зоопаразитология. Т. 7. М.: винити., ст. 43-88.
65. Сергеева Е.Г., Беэр С.А., 2000. Факторы паразито-хозяйинной специфичности // Актуальные проблемы общей паразитологии: Исследования научной школы академика К.И. Скрябина. М.: Наука., ст. 192-204.
66. Сердюкова, Г.В. 1956, Иксодовые клещи фауны СССР. М.; Л, ст. 230
67. Сонин, М.Д., Беэр, С.А., Ройтман, В.А., 1999, Некоторые биосоциальные аспекты изучения разнообразия паразитических организмов // В сб.: Взаимоотношения паразита и хозяина М., ИНПА РАН. ст. 93-100.
68. Федоров, В.Г., 1970, О кровососущих клещах на амфибиях и рептилиях в Западной Сибири // Акарологическое совещание: Тез. докл. Киев, 4.2., ст. 185-186.
69. Филиппова, Н. А., (1958). "Материалы по личинкам и нимфам под семейства Ixodidae." Паразитол. сб. АН СССР. 18: ст.10 - 77.
70. Хайрутдинов, Соколина, (2007), Зараженность прыткой Ящерицы *Lacerta Agilis* гемогрегариной *Karyolysus Lacertae* (Danilewsky, 1889), ученые записки казанского государственного университета, Том 149, ст. 103-112.
71. Цейтлин, Д.Г., 1982, Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., ст. 200 -207.
72. Шульц, Р. С. (1967). "Паразитизм и его эволюция. "Чтения памяти академика Е.Н. Павловского. Алма-Ата: ст. 3 - 26.
73. Шульц, Р.С., Гвоздев, Е.В, 1972, Основы общей гельминтологии. Т. 2. Биология гельминтов. М.: Наука. - ст. 516.
74. Amo, L., Fargallo, J. A., et al., (2005). "Prevalence and intensity of blood and intestinal parasites in a field population of a Mediterranean lizard, *Lacertalepida*." *Parasitology Research*, 96: 413-417.
75. Anderson, L.L., Ford J.J., Melampy, R.M., Maintenance of pregnancy in rats on deficient diets. *J Reprod Fertil.* 1974 May; 38(1): 11-20.

76. Anderson, R. M. and Gordon, D. M., (1982). "Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities "Parasitology" 85: 373-398.
77. Appleby, B. M., Anwar, M. A., et al. (1999). "Short-term and long-term effects of food supply on parasite burdens in tawny owls, *Strix aluco*." *Funct Ecol* 13: 315-321.
78. Arakelyan, M. S. (2002). "The study of age, growth and Longevity in the triploid hybrids of rock lizards of the genus *Darevskia* in Armenia." *Russian Journal of Herpetology* Vol. 9, No. 1: 63-68.
79. Arakelyan, M., 2004. Comparison of parasitic infestation in parthenogenetic and bisexual species of rock lizards// 5th International Symposium on the laceratids, Lipari, Aeolian Island, Sicily, Italy, 7-11 May: 3
80. Arakelyan, M., 2007, The ratio of blood parasite between hybrids of rock lizards of genus *Darevskia* // 14th European Congress of Herpetology, Porto, Portugal: 19-23
81. Arneberg, P., Skorping, A., et al. (1998). "Host densities as determinants of abundance in parasite communities." *Proc R Soc Lond B* 265: 1283-1289.
82. Bajer, A., Pawelczyk, A., et al. (2001). "Factors affecting the component community structure of haemoparasites in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from the Mazury Lake District region of Poland." *Parasitology* 122: 43-54.
83. Ball, G. H., (1967). "Some blood sporozoans from east African reptiles." *Journal of Protozoology* 14: 198-210.
84. Ball, G. H., J. Chao, and S. R. Telford, Jr. 1969. *Hepatozoon fusifex* sp. n., a hemogregarine from *Boa constrictor* producing marked morphological changes in infected erythrocytes. *J. Parasitol.* 55: 800–813.
85. Bell, G., (1982). "The Masterpiece of Nature: The Evolution and Genetics of Sexuality." University of California Press, Berkeley: 378
86. Bennett, G.F., Okia, N.O., Ashford, R.G., Campbell A.G., Avian Haemoproteidae. II. *Haemoproteus enucleator* sp. n. from the kingfisher, *Ispidina picta* (Boddaert)., *J Parasitol.* 1972 Dec; 58(6):1143-1147
87. Bennett, G. F. and Cameron, M. (1974). "Seasonal prevalence of avian hematozoa in passeriform birds of Atlantic Canada." *Can. J. Zool.* 52: 1259-1264.

88. Beyer, T.V., 1976, Cytochemical studies on the haemogregarines of Armenian reptiles. I. DNA in the nuclei of some Karyolysus species from the rock_lizards *Lacerta armeniaca* and *L. saxicola nairensis*, ACTA PROTOZOOLOGICA V.6: 80-86
89. Beyer, T.V. 1977, Electron microscope study of *Karyolysus* sp. (Sporozoa: Adeleida: Haemogregarinidae) and of changes induced in the infected cell. *Protistologica*, 13: 57-66
90. Beyer, T.V., Grikiene, J.S., and Sidorenko, N.V., *Sarcocystis ovifelis* (Eimeriidae, Sporozoa, Apicomplexa): Modes of Asexual Reproduction in the Cyst Stages, *Progr. in Protozool. Abstr. VI Int. Congr. Protozool.*, Warszawa, 1981: 27.
91. Cifferri, R. (1952). The criteria for definition of species in mycology. *Ann. nat. col., Bed.* 30: 122.
92. Cleaveland, S., Hess, G.R., Dobson, A.P., Laurenson, K.M., McCallum, H.I., Roberts, M.G., Woodroffe, R., 2002. The role of pathogens in biological conservation. In: Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, H., Dobson, A.P. et al. (Eds.), *The Ecology of Wildlife Diseases*. Oxford University Press, Oxford: 139-150.
93. Crews, D. and Fitzgerald, K. (1980). "Sexual" behavior in parthenogenetic lizards (*Cnemidophorus*)." *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 77(No. 1): 499-502.
94. Crews, D., Grassman, M., et al. (1986). "Behavioral facilitation of reproduction in sexual and unisexual whiptail lizards." *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* Vol. 83: 9547-9550.
95. Crews, D. (1998). "On the organization on individual differences in sexual behaviour." *Amer. Zool.* 38(1): 118-132
96. Crofton, A model of host-parasite relationships. 1971, Dec; 63(3): 343-64.
97. Cuellar, O. (1971). "Reproduction and the mechanism of meiotic restitution in the parthenogenetic lizard *Cnemidophorus uniparens*." *Journal of Morphology* 133(2): 139-165.
98. Cuellar O., 1977, Animal parthenogenesis // *Science* 26 August 1977: Vol. 197. no. 4306: 837 - 843
99. Danilewskii, V. I., (1885.). "De Hapatozoon der Kaltbluter." *Arch. Mikr. Anat.*, 24: 588-598.

100. Danielyan F., Arakelyan M., Stepanyan I., The progress of microevolution in hybrids of rock lizards of genus *Darevskia* // *Biological Journal of Armenia*, 2008, 1-2 (60): 147-156.
101. Darevskiy, I.S., Danielyan F.D., 1968; Diploid and triploid progeny arising from natural mating of parthenogenetic *Lacerta armeniaca* and *L. unisexualis* with bisexual *L. saxicola valentini*. *Journal of Herpetology* 2: 65-69
102. Darevskiy, I.S., Kulikova V.N., 1961, Nartliche Phartenogenese in der polymorphen Gruppe der Kaukasischen Felseidechse (*Lacerta saxicola* Evesmann) // *Zoologische Jahrbucher. (Abteilung fur Systematik, Oecologie und Geographie der Tiere)*. Bd.89: 119-176.
103. Darevskiy, I.S., Kupriyanova, L.A. 1993. Two new all-female lizard species of the genus *Leiolepis* CUVIER 1829 from Thailand and Vietnam // *Herpetozoa* 6: 3-20.
104. Darevsky, I.S., Kupriyanova, L.A., Uzzell, T. 1985. Parthenogenesis in reptiles // *Biology of the Reptilia / Eds R.M.Dawley and J.P.Bogart. N.Y., 1985. V.15: 412—526.*
105. Davies, A. J. and Johnston, M. R. L. (2000). "The biology of some intraerythrocytic parasites of fishes, amphibia and reptiles." *Adv Parasitol* 45: 1-107.
106. Dawkins, R., 1990. Parasites, desiderata lists and the paradox of the organism. *Parasitology* 100: 63-73.
107. Dowell, S. F. (2001). "Seasonal variation in host susceptibility and cycles of certain infectious diseases." *Emerg Infect Dis* 7: 369-374
108. Fargallo, J. A. and Merino, S., (2004). "Clutch size and haemoparasite species richness in adult and nestling blue tits." *Ecoscience* 11: 168-174.
109. Fontaneto, D. and Ricci, C., (2004). "Rotifera: Bdelloidea. In: Yule C.M. & Yong H.S. (eds.), / *Freshwater invertebrates of the Malaysian Region.*" *Academy of Sciences Malaysia, Kuala Lumpur, Malaysia: 121-126.*
110. Forbes, M. R. L. (1993). "Parasitism and host reproductive effort." *Oikos* 67: 444-450.
111. Forbes, M., P. J. Weatherhead, et al. (1994). "Blood parasites of blue grouse: variation in prevalence and patterns of interspecific association." *Oecologia* 97: 520-525.

112. Francis, H. (2000). "The Red Queen Principle", in: F. Heylighen, C. Joslyn and V. Turchin (editors): Principia Cybernetica Web (Principia Cybernetica, Brussels), URL: [http:// pespmc1.vub.ac.be/REDQUEEN.html](http://pespmc1.vub.ac.be/REDQUEEN.html)".
113. Fuller, C. A. (1996). "Population dynamics of two species of *Eimeria* (Apicomplexa: Eimeriidae) in deer mice (*Peromyscus maniculatus*): biotic and abiotic factors."]. *Parasitol.* 82: 220-225.
114. Galvani, A.P., 2003. Epidemiology meets evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 18: 132-139.
115. Garrido, M., Perez-Mellado V., (2012), Prevalence and intensity of blood parasites in insular lizards, *A journal of comparative zoology*, Volume 252, Issue 4: 588-592.
116. Groot, T. V., Bruins, M. E., and Breeuwer, J. A. J., (2003): "Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*." *Heredity* 90.2: 130-135
117. Grossman, C. J., 1985. Interactions between the gonadal steroids and the immune system. - *Science* 227: 257-261.
118. Gulland, F.M.D., 1995, Impact of infectious diseases on wild animal populations, a review. In: Grenfell, B.T., Dobson, A.P. (Eds.), *Ecology of Infectious Diseases in Natural Populations*. Cambridge University Press, Cambridge, MA: 20–51.
119. Gustafsson, L., Nordling, D., et al. (1994). "Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds." *Philos Trans R Soc Lond B* 346: 323-331.
120. Hamilton, W. D. and Zuk, M. (1982). "Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?" *Science* 26 August 218: 384-387.
121. Hamilton, W. D., Axelrod, R. et al. (1990). "Sexual reproduction as an adaptation to resist parasites." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 87: 3566-3573.
122. Hanley, K. A., Bolger, D. T., et al. (1994). "Comparative ecology of sexual and asexual gecko species (*Lepidodactylus*) in French Polynesia." *Evolutionary Ecology*, 8: 438-454.
123. Hardy, L.M, Cole, C.J, Townsend, C.R., 1989. Parthenogenetic reproduction in the Neotropical unisexual lizard, *Gymnophthalmus underwoodi* (Reptilia: Teiidae) //Journal of Morphology September 1989, Volume 201, Issue 3: 215-234.

124. Harutyunyan, T., Arakelyan, M., Danielyan, F. 2010, Sex defferences in loads of blood parasites among lizards of Darevskia genus, 7-th international symposium on the lacertid of the Mediterranean Basin, Palma, Balearic Islands, Spain, 06-09 September: 33
125. Harutyunyan, T.K., Danielyan, F.D., Arakelyan, M.S. Morphotypes of blood parasites of rock lizards of Armenia, Proceedings of the YSU, 2015, 2: 45-49.
126. Herman, C. M., (1968). "Blood parasites of North American waterfowl." Trans. N. Am. Wildl. Nat. Resour. Conf.33: 348-358.
127. Hoare, C. A. 1932. On protozoal. blood parasites collected in Uganda. With an account of the life cycle of the crocodile haemogregarine. Parasitology 24: 210-224.
128. Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, J.A.P., Dobson, A.P., 2002. Ecology of Wildlife Diseases. Oxford University Press, Oxford: 45-62.
129. Kearney, Michael, Rebecca Wahl, and Kellar Autumn. (2005). "Increased capacity for sustained locomotion at low temperature in parthenogenetic geckos of hybrid origin." Physiological and Biochemical Zoology 78.3: 316-324.
130. Keymer, A. E. and Read, A. F., (1991). "Behavioural ecology: the impact of parasitism. In: Bolis, L. (Ed.), Parasitism: Coexistence or Conflict?" Oxford University Press, Oxford: 37-61.
131. Kinney, M.E.; Wack, R.F.; Grahn, R.A.; Lyons, L. (2013). "Parthenogenesis in a Brazilian rainbow boa (*Epicrates cenchria cenchria*)". *Zoo Biology* 32: 172-176.
132. Klein, S. L., Gamble, H. R., et al. (1997). "Sex differences in *Trichinella spiralis* infection are not mediated by circulating steroid hormones in voles." *Horm._Behav.* 32: 30-39.
133. Klein, S. L. (2000). "The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior." *Neurosci. Biobehav. Rev.* 24: 627-638.
134. Lang, J. D., (1996). "Factors affecting the seasonal abundance of ground squirrel and wood rat fleas (Siphonaptera) in San Diego County." *California. J. Med. Entomol.* 33: 790-804.
135. Leigh, Van Valen (1973). "A new evolutionary law." *Evolutionary Theory* 1: 1-30.

136. Lewis, J. E. and Wagner, E. D., 1964. *Hepatozoon sauromali* sp. n., a hemogregarine from the chuckwalla (*Sauromalus* spp.) with notes on the life history. *J. Parasitol.* 50: 11–14.
137. Lynch, M., Gabriel W., 1983, Phenotypic Evolution and Parthenogenesis // *The American Natur.*, Vol 122, No 6 (Dec., 1983): 645-764
138. Macintire, D. K., Vincent-Johnson, N., et al., (1997). "Hepatozoonosis in dogs: 22 cases (1989-1994)." *Journal of the American Veterinary Medical Association* 210: 916-922.
139. Mathew, J. S., Van Den Bussche, R. A., et al. (2000). "Phylogenetic relationships of *Hepatozoon* (Apicomplexa: Adeleorina) based on molecular, morphologic, and life-cycle characters." *Journal of Parasitology* 86: 366-372.
140. Miller, A. P., (1997). "Parasitism and the evolution of host life history. In: Clayton DH, Moore J (eds) *Host-parasite evolution: general principles and avian models.*" Oxford University Press, Oxford: 105-127.
141. Miller, W. W., (1908). "*Hepatozoon perniciosum* (n.g., n.sp.); a haemogregarine pathogenic for white rats, with a description of the sexual cycle in the intermediate host, a mite (*Laelaps echidninus*)." *Hyg. Lab. Bull.*, 46: 1-51.
142. Mittwoch, U., (1978). "Parthenogenesis". *Journal of Medical Genetics* Vol. 16: pp. 165-181.
143. Moco, T. C., Dwyer, L. H., et al. (2002). "Morphology and morphometric analysis of *Hepatozoon* spp. (Apicomplexa: Hepatozoidae) of snakes." *Mem. Do Inst. Oswald.*, 97: 1169-1176.
144. Moler, P. E. and Butler, J. F. (2008). "*Hepatozoon* species of the timber rattlesnake in Northern Florida: Description of a new species, evidence of salivary gland oocysts, and a natural cross-familial transmission of an *Hepatozoon* species." *Journal of Parasitology* 94: 520-523.
145. Morand, S., Poulin, R., 2000. Nematode parasite species richness and the evolution of spleen size in birds. *Can. J. Zool.* 78: 1356–1360.
146. Moritz, C. (1991). "The Origin and Evolution of Parthenogenesis in *Heteronotia binoei* (Gekkonidae): Evidence for Recent and Localized Origins of Widespread Clones " *Genetics*, Vol 129: 211-219.

147. Morrison, D. A. (2009). "Evolution of the Apicomplexa: Where are we now?" *Trends in Parasitology* 25: 375-382.
148. Moulia, C., (1999). "Parasitism of plant and animal hybrids: Are facts and fates the same?" *Ecology* 80: 392-406.
149. Nacas, P. (2004): *Chameleons Nature's Hidden Jewels*. Second Edition. Lanesboro, MN (Zoo Book Sales): 348
150. Nordling, D., Andersson, M., et al. (1998). "Reproductive effort reduces specific immune response and parasite resistance." *Proc. R. Soc. Lond. B* 265: 1291-1298.
151. Norris, K., Anwar, M., et al. (1994). "Reproductive effort influences the prevalence of haematozoan parasites in great tits." *J. Anim. Ecol.* 63: 601-610.
152. Norval, R. (1975). "Studies on the ecology of *Amblyomma marmoreum* Koch 1844 (Acarina: Ixodidae)." *Journal of Parasitology* 61, (4): 737-742.
153. Nosowitz D., (November 9, 2010). "Scientists discover self-cloning lizard species on Vietnamese restaurant menu". *Popular Science*: 350.
154. Oppliger, A. and Clobert, J. (1997). "Reduced tail regeneration in the common lizard, *Lacerta vivipara*, parasitized by blood parasites." *Funct. Ecol.* 11: 652-655.
155. Oppliger, A., Clobert, J., et al. (1998). "Environmental stress increases the prevalence and intensity of blood parasite infection in the common lizard *Lacerta vivipara*." *Ecol Lett* 1: 129-138
156. Pearson, Paul N. (2001). "Red Queen hypothesis." *Encyclopedia of Life Sciences* <http://www.els.net>.
157. Pham, X. D., Otsuka, Y., Suzuki, H., Takaoka, H. (2001) Detection of *Orientia tsutsugamushi* (Rickettsiales: Rickettsiaceae) in unengorged chiggers (Acari: Trombiculidae) from Oita Prefecture, Japan, by nested polymerase chain reaction. *Journal of Medical Entomology* **38** (2): 308-311.
158. Pianka, E. R. (1970). "On r- and K-Selection." *The American Naturalist* 174 (s1). doi: 10.1086/599080.<http://www.jstor.org/pss/10.1086/599080>. Vol. 104, No. 940: 592-597.
159. Price, P. W. (1980). "Evolutionary Biology of Parasites." Princeton University Press, Princeton: 256.

160. Proctor, H. (1998). Trombidiformes. Trombidiform mites. in *Tree of Life Web Project* (tolweb.org)
161. Promislow, D.E.L., Montgomerie, R. and Martin, T. E., 1992. Mortality and the costs of sexual dimorphism in birds. *Proc. R. Soc. - Lond. B* 250: 143-150.
162. Ray, R. and Choudhary, A., (1984). "Haemogregarines of Indian Anurans." Technical Monograph No. 10, Zoological Survey of India, Kolkata: 27-32.
163. Real L.A., 1996. Sustainability and the ecology of infectious disease. *Bioscience* 46: 88-97.
164. Reichenow, E., 1910, Haemogregarina stepanowi. Die Entwicklungs geschichte einer Hamogregarine. *Arch. Protistenkunde* 20: 251–350
165. Reynolds, R.G.; Booth, W.; Schuett, G.W.; Fitzpatrick, B.M.; Burghardt, G.M. (2012). "Successive virgin births of viable male progeny in the checkered gartersnake, *Thamnophis marcianus*". *Biological Journal of the Linnean Society* **107** (3): 566-572.
166. Rhen, T. and Crews, D. (2007). "Chapter 1. Why are there two sexes? / Sex Differences in the Brain (13): 3-15.
167. Ridley, M. (1995). "The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature." Penguin Books, ISBN 0-14-024548-0.
168. Robin, L. A. 1936a. Cycle evolutif d'un Hepatozoon de Gecko verticillatus. *Ann. Inst. Pasteur Paris* 56: 376–394.
169. Salvador, A., Veiga, J. P., et al. (1997). "Testosterone supplementation in subordinate, small male lizards: consequences for aggressiveness, color development, and parasite load." *Behav Ecol* 8: 135-139.
170. Santos, M. M., De, V., et al. (2005). "Seasonal variation of Hepatozoon spp. (Apicomplexa, Hepatozoidae) parasitemia from Boa constrictor amarali (Serpentes, Boidae) and Hydrodynastes gigas (Serpentes, Colubridae)." *Parasitology Research* 97: 94-97.
171. Schall, J. J. and Pearson, A. R. (2000). "Body condition of a Puerto Rican anole, *Anolis gundlachi*: effect of a malaria parasite and weather variation." *J. Herpetol.* 34: 489-491.

172. Schall, J. J., Pearson, A. R., et al. (2000). "Prevalence of malaria parasites (*Plasmodium floridense* and *Plasmodium azurophilum*) infecting a Puerto Rican lizard (*Anolis gundlachi*): a nine-year study." *J. Parasitol.* 86: 511-515.
173. Schuurs, A. H. W. M., and Verheul, H. A. M., 1990. Effects of gender and sex steroids on the immune response. - *J. Steroid Biochem.* 35: 157- 172.
174. Sloboda, M., Kamler, M., et al., (2007). "A new species of Hepatozoon (Apicomplexa: Adeleorina) from *Pythonregius* (Serpents: Pythonidae) and its experimental transmission by a mosquito vector." *J. Parasitol.*, 93: 1189-1198.
175. Smallridge, C. J. and Bull, C. M. (2000). "Prevalence and intensity of the blood parasite *Haemolivia mariae* in a field population of the skink, *Tiliqua rugosa*." *Parasitol. Res.* 86: 563-569.
176. Smallridge, C. J. and Bull, C. M. (2000). "Prevalence and intensity of the blood parasite *Hemolivia mariae* in a field population of the skink lizard *Tiliqua rugosa*." *Parasitology Research* 86: 655-660.
177. Smallridge, C. J. and Bull, C. M., (1999). "Transmission of the blood parasite *Haemolivia mariae* between its lizard and tick hosts." *Parasitol. Res.* 85: 858-863.
178. Smith, T. G., (1996). "The genus *Hepatozoon* (Apicomplexa: Adeleina." *J. Parasitol.* 82: 565-585.
179. Sorci, G., (1996). "Patterns of haemogregarine load, aggregation and prevalence as a function of host age in the lizard *Lacerta vivipara*." *J Parasitol* 82: 676-678.
180. Stone, G. N. & Stone, G., (1995). Female foraging responses to sexual harassment in the solitary bee *anthophora plumipes*: *Animal Behaviour.* 50: 405-412.
181. Svahn, K., (1975). "Blood parasites of the genus *Karyolysus* (Coccidia, Adeleidae) in Scandinavian lizards. Description and life cycle." *Norwegian Journal of Zoology* 23: 277-295.
182. Teather, K. L., and Weatherhead, P. J., 1989. Sex-specific mortality in nestling great-tailed grackles. *Ecology* 70: 1485-1493.
183. Telford, S. R., Jr. 1973a. Malaria parasites of the "borriquerro" lizard, *Ameiva ameiva* (Sauria: Teiidae) in Panama. *J. Protozool.* 20: 203-207.
184. Telford, S. R., Jr. 1980. The saurian malarias of Venezuela: *Plasmodium* species from iguanid and teiid hosts. *Int. J. Parasitol.* 10: 365-374.

185. Telford, S. R. and Mc Laughlin, G. L. (1994). "Description of the vertebrate stages of a hemogregarine species naturally infecting Mojave Desert sidewinders (*Crotalus cerastes*)." *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 25: 103-110.
186. Telford, S. R., Wozniak, E. J. et al. (2001). "Haemogregarine specificity in two communities of Florida snakes, with description of six new species of Hepatozoon (Apicomplexa: Hepatozoidae) and a possible species of haemogregarina (Apicomplexa: Haemogregarinidae)." *J.Parasitol.*87: 890-905.
187. Telford, S. R. (2008). "Hemoparasites of the reptilia." Color and text. Boca Raton: CRC Press: 376.
188. Telford, J. S. R. (2010). "Three new Hepatozoon species (Apicomplexa: Hepatozoidae) infecting the Florida kingsnake, *Lampropeltis gerulafloridana*." *J. Parasitol.*, 96: 162-169.
189. Tinsley, R. C., (1989). "The effects of host sex on transmission success." *Parasitol. Today*: 190-195
190. Vandell, A., (1928). "La parthenogenese géographique contribution a l'etude biologique et cytologique de la parthenogenese naturelle." *Bull Biol France Belg* 62: 164-281.
191. Veiga, J. P., Salvador, A., et al. (1998). "Reproductive effort affects immune response and parasite infection in a lizard: a phenotypic manipulation using testosterone." *Oikos* 82: 313-318.
192. Vrijenhoek, R. C., and Parker, E. D. (2009). "Geographical Parthenogenesis: General Purpose Genotypes and Frozen Niche Variation." *Lost Sex*. Berlin: Springer Publications: 99-131.
193. Walker, D. E., 2004, Hidden in plain sight: mites in the canopy. In: M. Lowman, H. B. Rinker (eds.) *Forest Canopies*. Academic Press: 224-241.
194. Wang, C. C. and Hopkins. S. H. 1965. Haemogregarina and Haemoproteus (Protozoa, Sporozoa) in blood of Texas freshwater turtles. *J. Parasitol.* 51: 682-683.
195. Watts, P. C., Buley, K. R., et al. (2006). "Parthenogenesis in Komodo dragons." *Nature* 444: 1021-1022.
196. Williams, N. A., Mahrt, J. L., et al. (1980). "The ecology of blood parasites in blue grouse from Vancouver Island, British Columbia." *Can. J. Zool.* 52, 58: 2175-2186.

197. Wolinska, J., Lively, C. M., et al. (2008). "Parasites in hybridizing communities: the Red Queen again?" *Trends in Parasitology* 24: 121-126
198. Wozniak, E. J., Kanitz, C., et al. (1996). "Demonstration of common and stage-specific anti-Hepatozoon moccassini antibodies in experimentally infected unnatural lizard hosts." *Int. J. Parasitol.* 26: 131-133.
199. Wozniak, E. J., and DeNardo, D. F. 2000. The biology, clinical significance, and control of the common snake mite, *Ophionyssus natricis*, in captive reptiles. *Journal of Herpetological Medicine and Surgery* 10: 4-10.
200. Wynn, Addison H., Charles J. Cole, and Alfred L. Gardner. (1987). "Apparent triploidy in the unisexual brahminy blind snake, *Ramphotyphlops braminus*. *American Museum novitates*: 28-68.
201. Zuk, M., 1990. Reproductive strategies and disease susceptibility: an evolutionary viewpoint. *Parasitol. Today* 6: 231-233.
202. Zuk, M., and McKean, K.A., 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. - *Int. J. Parasitol.* 26: 1009-1024.