



UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET
DEPARTMAN ZA BIOLOGIJU I EKOLOGIJU



Borislav Čabrilo

Diverzitet faune i ekologija intestinalnih nematoda žutogrlog miša (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) na teritoriji Srbije

-doktorska disertacija-

Novi Sad, 2017

Zahvalnica

Pre nego što započnem sa izlaganjem rezultata i zaključaka svog istraživanja, imam potrebu, dužnost, a više od svega zadovoljstvo da se zahvalim svima koji su, na ovaj ili onaj način, potpomogli u nastanku doktorske disertacije koju držite u svojim rukama. Neki od njih su zasluge stekli krajnje neposredno, kroz neizmernu pomoć tokom rada i pisanja. Neki od njih, pak, nogom nisu kročili u moju laboratoriju ali su oblikovali i nastavljaju da oblikuju moj život van nje. I jedni i drugi su beskrajno važni i dragoceni.

Imati mentora koji je stručan, strpljiv, spreman za konstruktivnu kritiku i lak za saradnju je privilegija. Imati dva – to je već sreća retkih. Stoga se za početak moram zahvaliti svojim mentorima, vanrednoj profesorici dr Oliveri Bjelić Čabrilo i naučnom saradniku dr Vladimiru Jovanoviću za formiranje čvrstog kostura na kojem počiva ova disertacija. Njihov doprinos se ogleda u nesebičnom ustupanju njihovog bogatog znanja, deljenju korisnih saveta i žrtvovanju bezbrojnih uloženi sati, ne samo tokom izrade ovog doktorata već i u ostalim aspektima mog istraživanja i rada. Sve ovo vreme delovali su isključivo za moju dobrobit, i na tome sam im izuzetno zahvalan.

Jedno veliko hvala zaslužilo je i troje ljudi koji su, ne uvek istovremeno, ali zajednički manje-više konstantno bili prisutni tokom mojih osnovnih, master i doktorskih studija, a koji upotpunjuju komisiju za odbranu ove disertacije. Za negovanje mog interesovanja za biologiju, savete i kritike, velikodušnu pomoć u radu i prijatne razgovore, zahvaljujem se redovnoj profesorici dr Ester Popović, docentu dr Laslu Baršiju i naučnoj savetnici dr Jeleni Blagojević.

Nije preterivanje reći da ova disertacija ne bi bila moguća bez osoblja Odeljenja za genetička istraživanja Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu. Ne samo da su odradili mukotrpan posao prikupljanja uzoraka i genetičke analize domaćina, već su svaki moj boravak u njihovoj instituciji učinili zanimljivim i lepim iskustvom, prihvatajući me kao jednog od svojih. Samim time, zahvaljujem se Ivani Budinski, Tanji Adnađević, Mariji Rajičić, Vidi Jojić, Vanji Bugarski Stanojević, Gorani Stamenković i (poslednjem, samo zato što dame imaju prednost) Mladenu Vujoševiću.

Daleko od toga da je tuđe slađe: ni u laboratoriji za ekologiju životinja u Novom Sadu nije nedostajalo sjajnih ljudi koji su mi pomagali tokom rada, olakšavali loše dane i činili dobre dane još boljim. Stoga, Dini Tenji, Marijani Lazić, Mirjani Mudrić, Nikoli Baranu, Aleksandri Belančić, Vanji Balać, Nori Seker, Žoltu Horvatu, Branki Bilbiji, Divni Đokić i Milanu Miljeviću dugujem sledeću turu zahvaljivanja.

I na kraju, kao poslednji, paradoksalno, dolaze svi oni koji su u mom životu na prvom mestu. Oni bez kojih ne bi bilo osobe koja stoji iza napisanih redova, bez čije ljubavi, podrške, razumevanja i posvećenosti verovatno ne bih dogurao do mesta na kom se trenutno nalazim. To su moji prijatelji, Vanja Ljubić, Marko Brković, Ivana Đurđev, Mirko Krtolica i Dario Abram, koji čvrsto stoje uz mene bez obzira na to da li ih poznajem četvrt veka ili manje od godinu dana, i moji roditelji, Zoran i Zlata Čabrilo, koji su podjednako čvrsto uz mene još od samog početka. Reč „hvala“ ne može da opiše šta prema njima osećam i koliko im dugujem, ali je jedino što mogu da im ponudim kao izraz svoje zahvalnosti.

Sadržaj

UVOD	1
OPŠTI DEO.....	3
Razdeo Nematoda: Opšte odlike i parazitizam	3
Struktura populacija i zajednica helminata	6
Podaci o domaćinu	12
MATERIJAL I METODE.....	15
Uzorak.....	15
Genetička analiza domaćina.....	15
Postupak parazitološke pretrage.....	16
Determinacija nematoda.....	17
Analiza kvantitativne strukture nematofaune	18
Analiza biološke strukture nematofaune	20
Analiza diverziteta i sličnosti zajednica nematoda.....	20
Analiza polne strukture nematofaune.....	21
Analiza uticaja pola domaćina i prisustva B hromozoma na prevalencu infekcije	22
Analiza uticaja faktora na abundancu parazitske infekcije	22
REZULTATI.....	23
Prikaz faune nematoda	23
Kvantitativna struktura nematofaune	54
Struktura zajednica nematoda	65
Biološka struktura nematofaune.....	72
Diverzitet i sličnost zajednica intestinalnih nematoda	76
Polna struktura nematofaune.....	79
Uticaj pola domaćina na prevalencu infekcije	83
Uticaj genetičke strukture domaćina na prevalencu infekcije.....	85
Analiza uticaja faktora na abundancu intestinalnih nematoda	87

DISKUSIJA.....	92
Fauna nematoda žutogrlog miša.....	92
Kvantitativna struktura nematofaune	98
Struktura zajednica nematoda	103
Biološka struktura nematofaune.....	106
Diverzitet i sličnost zajednica intestinalnih nematoda	107
Polna struktura nematofaune	109
Uticaj spoljašnjih i unutrašnjih faktora na prevalencu i abundancu parazitske infekcije	112
ZAKLJUČCI.....	119
LITERATURA.....	121
BIOGRAFIJA.....	134

Uvod

Pod parazitima se podrazumevaju organizmi koji stupaju u bliski odnos sa drugom vrstom, koja predstavlja njihovog domaćina, i u ovom recipročnom odnosu parazit ubira direktnu korist a domaćin trpi direktnu štetu. Istim rečima se može opisati i odnos između grabljivca i plena ali paraziti, za razliku od predatora, ne ubijaju svoje domaćine, i dovoljno su malih dimenzija da značajan deo svog života provedu na, ili u telu svog domaćina. Iza ove jednostavne definicije parazita krije se zapanjujuća brojnost i raznolikost. Među višećelijskim životinjama, vrste koje se uklapaju u striktnu definiciju parazita prisutne su u velikom broju razdela, a pretpostavka je da se parazitizam tokom evolucije životinja javio najmanje 60 puta (Poulin i Morand, 2000). Određene grupe parazitskih organizama su doživele procvat i danas su zastupljene velikim brojem specifičnih vrsta. Unutar nekih grupa, parazitski predstavnici su čak brojniji od njihovih slobodnoživećih srodnika (Poulin i Morand, 2000). Jedna od takvih grupa unutar ekološke kategorije helminata su i valjkasti crvi (ph. Nematoda), kod kojih većina poznatih vrsta spada u parazite širokog spektra vrsta beskičmenjaka i kičmenjaka (Morand i sar., 2006). Izuzetno jednostavan osnovni plan građe nematoda (Weischer i Brown, 2000) je kod parazitskih vrsta modifikovan u niz karakterističnih morfoloških i anatomskih oblika, dovodeći do neverovatne raznovrsnosti recentnih parazitskih vrsta (Anderson, 2000). Iako se mogu naći u različitim tkivima i organima svojih domaćina, nematode prvenstveno parazitiraju u svim delovima gastrointestinalne cevi, od jednjaka do zadnjeg creva (Chubb i sar., 2010). Samim time, intestinalne nematode su bile predmet velikog broja studija kod različitih vrsta domaćina.

Među sisarima, glodari se, zbog svoje brojnosti i rasprostranjenosti i često prisnog odnosa sa čovekom, izdvajaju kao pogodni objekti parazitoloških istraživanja koja se tiču crevnih nematoda. Faunistička istraživanja su pokazala da su glodari domaćini velikog broja vrsta intestinalnih nematoda, koje mogu biti više ili manje specifične u odnosu na vrstu koju zaražavaju (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Behnke i sar., 1999, 2001b, 2008a, 2008b; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Krasnov i sar., 2005; Ondriková i sar., 2010). Njihova distribucija unutar jedinki jedne populacije domaćina ne prati princip slučajnosti, već se po pravilu nagomilavaju u malom broju domaćina, što često dovodi do visokog stepena agregacije (Shaw i Dobson, 1995; Leung, 1998; Wilson i sar., 2002). Struktura zajednica crevnih nematoda, i helminata uopšte, podrazumeva više hijerarhijskih nivoa, počev od zajednica unutar jedne jedinice domaćina, pa sve do ukupnog broja vrsta parazita koje se javljaju duž areala domaćina; sastav i stabilnost ovih zajednica razlikuje se u zavisnosti od nivoa koji se razmatra (Bush i sar., 1997; Behnke i sar., 2008a, 2008b). Među crevnim nematodama, vrste sa direktnim razvićem su često uspešnije i zastupljenije od onih koje zahtevaju prisustvo prelaznih domaćina, što određuje biološku strukturu njihovih zajednica (Lewis, 1987; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003). Odnos polova i polni dimorfizam u veličini su kod crevnih nematoda gotovo bez izuzetka u korist ženki, za šta je moguće pružiti ekološka, imunološka i evolutivna objašnjenja (Poulin, 1997; Müller-Graf i sar., 1999; Tarasovskaya, 2008; Kloch i sar., 2015). Veliki broj međusobno povezanih unutrašnjih i spoljašnjih faktora utiče na kvalitativni i kvantitativni sastav zajednica crevnih parazita, uključujući lokalitet i karakteristike staništa, period uzorkovanja, pol, uzrast i genetiku domaćina i prisustvo drugih vrsta parazita (Zuk i McKean, 1996; Abu-Madi i sar., 1998, 2000; Behnke i sar., 1999, 2001a, 2005; Ferrari i sar., 2004, 2007; Adnađević i sar., 2014).

Za teritoriju Srbije postoji ograničen broj studija posvećenih karakteristikama intestinalne nematofaune glodara. Jedan od prvih radova vezan za našu zemlju opisuju zajednicu parazitskih nematoda glodara u Vojvodini, na području Zrenjanina, Sombora i

Kikinde (Mészáros i sar., 1983). Tokom osamdesetih godina objavljeni su podaci i iz doline Tise i brdsko-planinskog dela Srbije (Mikeš i sar., 1986; Habijan-Mikeš i Mikeš, 1989, citirano u Habijan-Mikeš, 1990). Nakon toga, ova problematika privlači značajniju pažnju domaćih autora tek nekoliko decenija kasnije, kada se pojavljuju nova istraživanja helmintofaune i nematofaune različitih vrsta glodara. Helminthe kućnog miša i mrkog pacova na području Beograda sa posebnim akcentom na suburbana i urbana staništa obradili su Kataranovski i sar. (2008, 2011). Na Fruškoj gori, riđa voluharica je bila predmet proučavanja intestinalne nematofaune (Bjelić Čabrilo i sar., 2011). Publikovani su i radovi o helmintofauni odabranih vrsta glodara na teritoriji Zasavice (Bjelić Čabrilo i sar., 2013), te o helmintofauni i zoonotskom potencijalu hrčka u Vojvodini (Bjelić Čabrilo i sar., 2015). U peripanonskom delu Srbije, na tri lokaliteta, analiziran je diverzitet zajednica nematoda žutogrlog miša i poređen njihov sastav duž geografskog gradijenta (Čabrilo i sar., 2016). Žutogrli miš je bio predmet i istraživanja interakcije zajednice crevnih nematoda sa imunim odgovorom i ekspresijom gena (Adnađević i sar., 2014).

I pored povećanog interesovanja za problematiku intestinalne helmintofaune i nematofaune glodara, za Srbiju i dalje nedostaju podaci o prisustvu i rasprostranjenju različitih vrsta parazita, te o kvalitativnom i kvantitativnom sastavu zajednica nematoda i uticaju faktora na parametre infekcije. Poznavanje intestinalne nematofaune glodara i razumevanje činilaca koji je strukturiraju značajni su sa više različitih aspekata. Paraziti doprinose ukupnom biodiverzitetu istraživnog područja i predstavljaju dodatne stavke u katalogima vrsta, čime se stiče potpunija slika o raznovrsnosti faune određene teritorije i stvara osnova za poređenje sa drugim zemljama. Razumevanje odnosa parazita i domaćina, kao i međusobnih odnosa samih parazita, predstavlja ključnu komponentu rasvetljavanja prirode i evolucije parazitizma uopšte, i objašnjava načine na koje svaka vrsta u sistemu ispoljava uticaj na druge. Pored opštih interesa bioloških disciplina, neosporno je da se parazitološka istraživanja mogu posmatrati i sa antropocentrične tačke gledišta. Glodari su domaćini velikog broja vrsta nematoda, od kojih neke predstavljaju izazivače zoonoza čoveka i domaćih i divljih životinja. U svetlu povećanog kontakta između čoveka i glodara, veoma je značajno znati koje vrste nematoda su kod njih prisutne, koji faktori utiču na njihovu brojnost i u kojim tipovima staništa se njihovo prisustvo očekuje, što su neophodne informacije za njihov monitoring i odabir eventualnih mera prevencije.

Cilj ove disertacije je karakterizacija intestinalne nematofaune žutogrlog miša (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) na teritoriji Srbije južno od Save i Dunava, sa akcentom na diverzitetu i ekološkim karakteristikama intestinalnih nematoda. To podrazumeva dokumentaciju prisustva svih vrsta koje su konstatovane u uzorku, analizu njihove kvantitativne, biološke i polne strukture, opis sastava njihovih zajednica, analizu biodiverziteta, i ispitivanje uticaja odabranih spoljašnjih (lokalitet, nadmorska visina) i unutrašnjih (pol, uzrast i genetika domaćina, prisustvo drugih vrsta parazita) faktora na parametre infekcije nematodama. Kao jedna od najopsežnijih studija ovog karaktera u Srbiji, ovaj rad teži da poveća količinu dostupnih podataka za ovaj deo Balkanskog poluostrva i doprinese boljem razumevanju diverziteta i ekologije intestinalnih nematoda glodara na evropskom i globalnom nivou.

Opšti deo

Razdeo Nematoda: Opšte odlike i parazitizam

„Ukratko, kada bi sva materija u svemiru osim nematoda bila kao rukom odnešena, naš svet bi i dalje bio grubo prepoznatljiv. Ukoliko bismo taj svet mogli da istražimo, kao bestelesne prikaze, videli bismo njegove planine, brda, doline, reke, jezera i okeane u vidu sloja nematoda. Lokacije gradova bi se mogle razaznati, jer bi na mestu svake nakupine ljudskih bića postojala odgovarajuća nakupina određenih nematoda. Drveće bi i dalje stajalo, poput redova utvara, omeđujući naše ulice i drumove. Mogli bismo uočiti i mesta gde su se nalazile razne biljke i životinje i, ukoliko bismo imali dovoljno znanja, u mnogim slučajevima bismo čak mogli odrediti i o kojim vrstama se radilo proučavajući njihove nekadašnje parazite.“

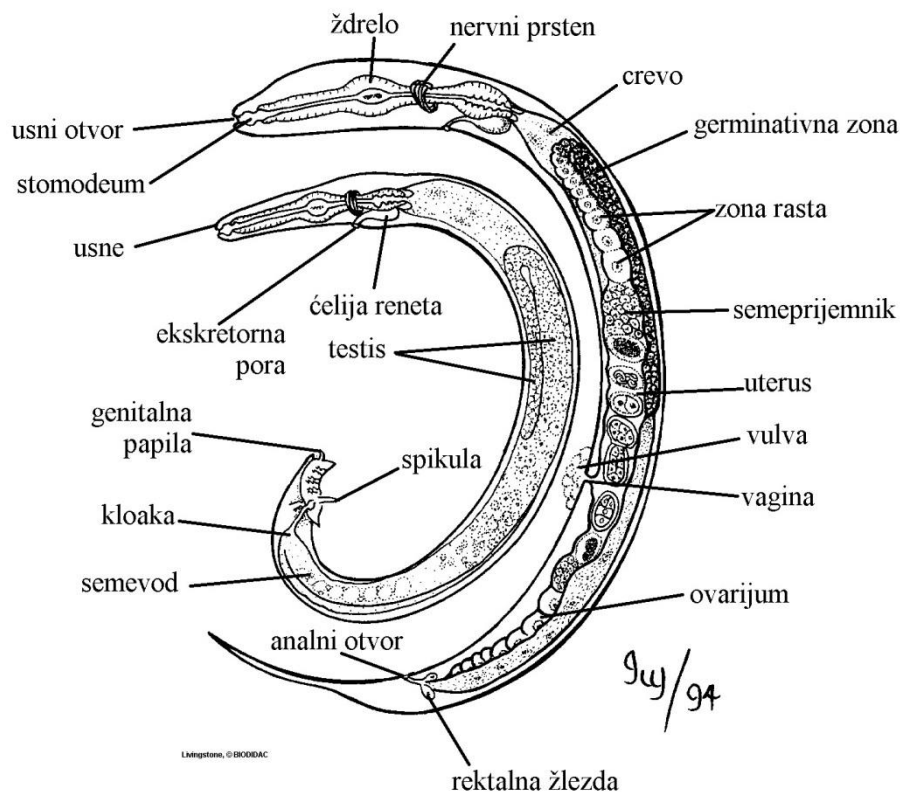
N. A. Cobb, američki nematolog (1915)

Razdeo valjkastih crva ili nematoda (ph. Nematoda) obuhvata preko 25000 poznatih vrsta svrstanih u 2829 rodova i 267 familija (Hodda, 2011). Izuzetno raznovrsne i nezamislivo brojne, nematode nastanjuju sve tipove staništa. Oko 10000 vrsta valjkastih crva su slobodnoživeće, bilo da se radi o zemljišnim, slatkovodnim ili morskim. Većina poznatih nematoda spada u parazite, pri čemu na beskičmenjacima parazitira oko 3500, a na kičmenjacima oko 12000 vrsta (Morand i sar., 2006). U skladu sa izuzetnim bogatstvom vrsta, raznolikost parazitskih nematoda i njihovih životnih strategija je ništa manje nego zadivljujuća (Anderson, 2000).

Valjkasti crvi su bilateralno simetrični organizmi cilindričnog oblika, suženi na oba kraja, čiji su osnovni organski sistemi u vidu cevi i plutaju u tečnošću ispunjenoj šupljini (pseudocelomu). Na površini tela nalazi se višeslojna kutikula vrlo složene građe koja je produkt lučenja hipodermisa. Hipodermis se sastoji od jednog sloja ćelija koje su sa velikim brojem različitih funkcija. Mišićne ćelije nematoda raspoređene su u jednom uzdužnom nizu i, jedinstveno među životinjama, pružaju nastavke prema nervnom sistemu koji je vrpčastog tipa. Crevni trakt je euproktan, sa analnim otvorom kod ženki i kloakom kod mužjaka. Prednji deo creva je visoko varijabilan u zavisnosti od načina života i ishrane. Kod valjkastih crva odsustvuju respiratorni, cirkulatorni i tipični ekskretorni organi. Reprodukcijska je uvek polna, uz prisustvo oba pola (gonohoristička ili hermafroditna) ili partenogenetska. Gonade su cevaste; kod ženskog pola se otvaraju u spoljašnju sredinu preko otvora vulve, a kod mužjaka se završavaju kloakom. Mužjaci poseduju sekundarne polne odlike u vidu kopulatornog organa spikule i, kod nekih predstavnika, kopulatorne burse koja pridržava ženku tokom inseminacije (Slika 1) (Weischer i Brown, 2000).

Klasifikacija nematoda po široko prihvaćenom sistemu podrazumeva poddelu u dve klase: Secernentea i Adenophorea, pri čemu većina parazitskih nematoda pripada prvoj klasi (Anderson, 2000). Filogenetske studije sprovedene krajem XX i početkom XXI veka ukazuju na srodnost nematoda sa zglavkarima, unutar klade Ecdysozoa koja obuhvata beskičmenjake koji se presvlače (Dunn i sar., 2008). Molekularna istraživanja su takođe dovela do izmenjenog shvatanja o odnosima unutar razdela, te se često navodi postojanje tri klase Nematoda: Enoplea, Dorylaimea i Chromadorea (Hodda, 2011). Parazitizam se među valjkastim crvima javljao nezavisno unutar različitih grupa, i pretpostavlja se da je evoluirao najmanje sedam puta (Morand i sar., 2006). Takođe se smatra da je pojava parazitizma kod nematoda bila uslovljena izlaskom na kopno, sa naknadnim prelaskom određenih vrsta u akvatične cikluse razvića koji obuhvataju vodene insekte, rakove i ribe (Anderson, 2000). Brojni preduslovi su omogućili evoluciju parazitskog načina života kod valjkastih crva. Njihova tkiva su, u funkcionalnom smislu, veoma plastična, što može dovesti do pojave novih funkcija pod odgovarajućim pritiscima sredine. Nematode poseduju i brojne preadaptacije

neophodne za parazitizam. Između ostalog, tu spadaju tolerancija suboptimalnih uslova (npr. niske koncentracije kiseonika i prisustvo digestivnih enzima), postojanje visoko otpornih juvenilnih stadijuma, kao i anatomske (stilet) i etološke (negativni geotropizam) karakteristike (Weischer i Brown, 2000). Lewis (1987) na osnovu odlika razvića parazitskih nematoda rekonstruiše verovatan evolutivni redosled njihovog pojavljivanja. On polazi od fakultativnih parazitskih oblika, poput predstavnika roda *Pelodera*, koji naseljavaju zemljište ali pod određenim uslovima razvijaju parazitske stadijume. Sledeći korak su oblici sa direktnim razvićem kod kojih je infektivni stadijum jaje, gde spadaju vrste rodova *Syphacia*, *Aspicularis*, *Trichuris* i *Capillaria*, a zatim oblici kod kojih se iz jajeta u spoljašnjoj sredini izleže slobodnoživeći juvenilni oblik koji u prirodi postaje infektivan (na primer kod roda *Heligmosomoides*). Poslednja etapa je smeštanje juvenilnih stupnjeva u telo jednog ili više prelaznih domaćina, što se dogodilo kod parazitskih nematoda sa indirektnim razvićem kao što su one iz roda *Porrocaecum*.



Slika 1. Prikaz opšte anatomije valjkastih crva kod mužjaka (levo) i ženke (desno) (biodidac.bio.uottawa.ca; izmenjeno).

Razviće valjkastih crva podrazumeva prisustvo jaja i četiri juvenilna stupnja (L1-L4), te četiri presvlačenja, pri čemu poslednjim presvlačenjem nastaje peti, adultni stadijum (ženke i mužjaci) u kome polni organi i sa njima povezane strukture postaju potpuno razvijeni i funkcionalni (Kulišić, 2001). Kod parazitskih nematoda zastupljeno je, gotovo bez izuzetka, pravilo infektivnog L3 stupnja, odnosno invadiranje domaćina se dešava na početku razvoja trećeg juvenilnog stadijuma (Anderson, 2000). L3 juvenilne jedinice (filariformne) se ne hrane, za razliku od ranijih stadijuma (rabditiformnih), ali su sposobne da opstanu i u suboptimalnim uslovima duži period vremena. Razvoj definitivnih odlika odraslog organizma započinje u kasnom L3 stadijumu i nastavlja se u L4 fazi, kada je već moguće razlikovati polove (Anderson, 2000; Kulišić, 2001). Pored slobodnoživećih juvenilnih oblika kao infektivni stadijum mogu funkcionisati i juvenilni stadijumi unutar prelaznih domaćina, ili embrionisana jaja (Kulišić, 2001).

Parazitski valjkasti crvi mogu imati direktan i indirektan razvojni ciklus. Direktan ciklus se ostvaruje bez prisustva prelaznih domaćina, a takve nematode su označene kao monoksene, ili kao geohelmini. Indirektno razviće podrazumeva prisustvo prelaznih domaćina. Takve nematode pripadaju grupi heteroksenih, odnosno biohelminata (Anderson, 2000; Kulišić, 2001). U razvojnem ciklusu parazitskih nematoda se mogu javiti i paratenični domaćini, unutar kojih je razvoj juvenilnih stupnjeva zanemarljiv ili se uopšte ne odvija, i koji imaju ulogu u transportu parazita do definitivnih domaćina (Anderson, 2000).

Definitivni (konačni) domaćini se mogu zaraziti valjkastim crvima na različite načine. Direktna infekcija se može ostvariti perkutano ili peroralno. Infektivni L3 stadijum može dospeti u telo domaćina i preko prelaznog domaćina, ili hematofagnog insekta. Jaja se mogu uneti koprofagijom, ili prilikom timarenja. Kod nekih vrsta nematoda definitivni domaćin se zarazi putem kanibalizma, hraneći se lešinom zaražene životinje. Moguća je i autoinfekcija, kao i prenos na potomstvo putem placentalne krvne razmene ili majčinog mleka kod sisara (Anderson, 2000; Morand i sar., 2006).

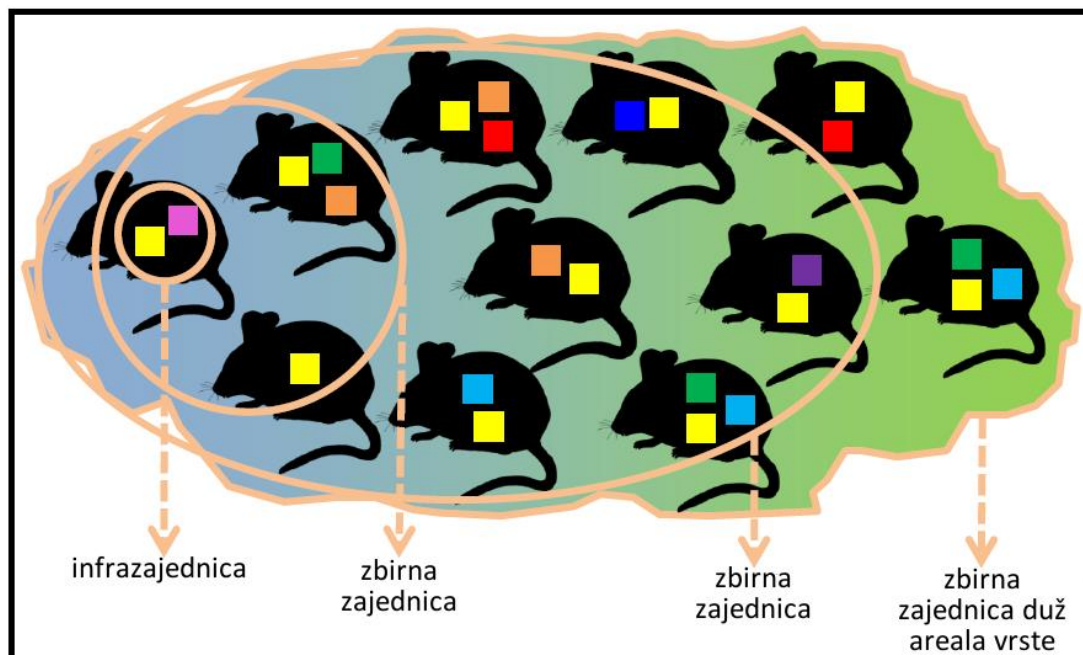
Među parazitskim nematodama, najznačajnije mesto zauzimaju one vrste koje su paraziti digestivnog trakta. Od 764 poznata roda parazitskih valjkastih crva, kod 430 (56,3%) adultne jedinke žive u intestinumu, bilo da se radi o lumenu ili mukozu (uz slepo crevo, kloaku i Fabricijevu bursu kod ptica). Kod još 153 roda (20%) polno zreli paraziti su locirani u mukozu, submukozu ili lumenu želuca, a kod 18 rodova (2,4%) u jednjaku i bukalnoj šupljini. Samim time, adulti gotovo 80% rodova parazitskih nematoda predstavljaju parazite digestivnog sistema u najširem smislu. Značajno manji broj nematoda parazitira u respiratornom sistemu (10,5% rodova), potkožnim i drugim tkivima (9,9%), telesnim dupljama (4,6%), krvnim sudovima i šupljini srca (2,9%), jetri, žučnoj kesi, žučnim kanalima, pankreasu i pankreasnim izvodima i ribljem mehuru (2%) i urogenitalnom sistemu (1,4%) (Chubb i sar., 2010).

Široka zastupljenost intestinalnih nematoda, i helminata uopšte, nije nimalo iznenađujuća, s obzirom na dug tok njihove evolucije i prednosti života u crevnom traktu. Dve ključne odlike koje su omogućile razvoj složenih životnih ciklusa kod parazitskih organizama verovatno potiču iz najranijeg perioda evolutivne istorije životinja. Kao prvo, pojava euproktnog crevnog sistema, u vidu cevi koja je otvorena na oba kraja, stvorila je čitav niz prostornih niša koje su paraziti mogli da nasele, a ujedno obezbedila i kontakt sa spoljašnjom sredinom preko analnog otvora ili otvora kloake, preko kojeg se jaja parazita oslobađaju iz tela domaćina. Kao drugo, pojava grabljivog načina života je dovela do uspostavljanja lanaca ishrane koji su omogućili unos infektivnih stadijuma parazita trofičkim putem. Ilustrativna je činjenica da većina poznatih parazitskih nematoda nastanjuje upravo digestivni trakt domaćina iako su one uglavnom paraziti sa direktnim razvićem. Evolutivna prednost parazitiranja u crevu je prvenstveno vezana za reprodukciju: prisustvo analnog otvora omogućava lako i efikasno oslobađanje jaja u životnu sredinu, gde stiču infektivnost ili daju infektivne stadijume (Chubb i sar., 2010).

Struktura populacija i zajednica helminata

Bez obzira na značajne razlike u načinu života, pojam populacije kod parazitskih organizama ima isto značenje kao i kod slobodnoživećih, i odnosi se na prostorno i vremenski definisanu grupu jedinki iste vrste. Grupa jedinki određene vrste helminta koja se nalazi u jednom domaćinu u određeno vreme naziva se infrapopulacijom. Viši organizacioni nivo parazitskih populacija su zbirne populacije, koje predstavljaju prostorno i vremenski određenu grupu svih jedinki date vrste parazita koje pripadaju određenom razvojnom stadijumu (npr. zbirne populacije adultnih nematoda unutar jedne vrste domaćina na jednom lokalitetu). Za sve razvojne stadijume jedne vrste parazita koje nastanjuju određeno stanište u određeno vreme, u parazitologiji se koristi termin suprapopulacija (Bush i sar., 1997).

Zajednice helminata se, kao i populacije, mogu posmatrati na više nivoa, pri čemu najniži nivo predstavlja skup vrsta parazita koje se nalaze unutar jedne jedinice domaćina. U parazitologiji, za ovaj hijerarhijski nivo koristi se termin infrazajednica. Veći broj infrazajednica unutar jedne populacije domaćina se može sabrati u zajednicu višeg nivoa, označenu kao zbirna zajednica. Konačna suma svih zbirnih zajednica određene vrste domaćina duž čitavog njenog areala u suštini predstavlja faunu helminata date vrste, odnosno najviši organizacioni nivo zajednica helminata (Slika 2) (Bush i sar., 1997; Behnke i sar., 2008a). Podaci o broju vrsta nematoda po jedinki žutogrlog miša, dakle, predstavljaju podatke o strukturi infrazajednica intestinalnih nematoda, dok na nivou lokaliteta i teritorije Srbije možemo govoriti o zbirnim zajednicama crevnih nematoda vrste *A. flavicollis*, koje su deo celokupne faune nematoda koja parazitira na ovoj vrsti domaćina.



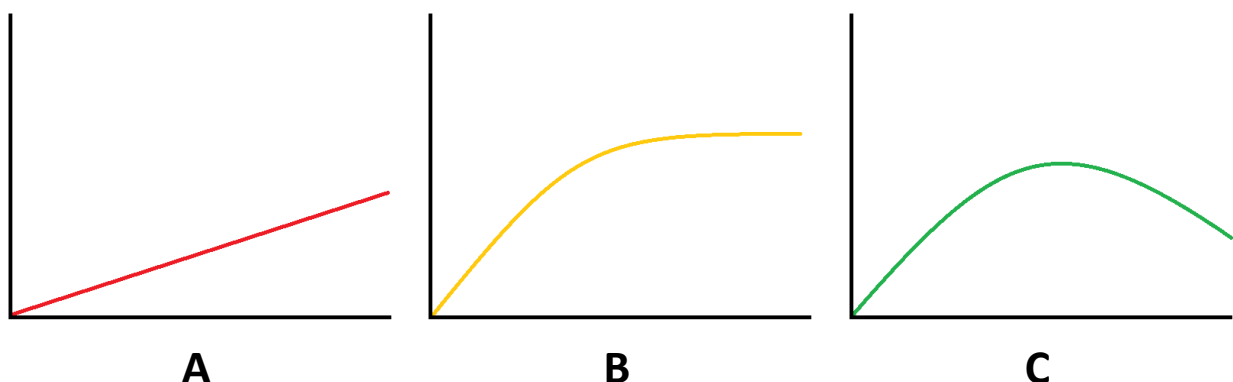
Slika 2. Shematski prikaz strukture parazitskih zajednica. Svaki kvadrat predstavlja populaciju određene vrste parazita unutar jedinice domaćina (infrapopulaciju), a različite boje označavaju različite vrste. Infrazajednice parazita se mogu sabirati duž rastućeg prostornog gradijenta u sve inkluzivnije zbirne zajednice, sve do ukupne zajednice (faune) parazita date vrste domaćina duž čitavog areala.

Faktori koji utiču na strukturu nematofaune

Širok spektar varijabilnosti koji je prisutan u sastavu parazitofaune određene vrste domaćina nastaje pod uticajem velikog broja faktora. Neki od njih imaju nezavisan i neposredan efekat, nevezan za dejstvo ostalih činilaca. Drugi, pak, deluju u interakcijama koje mogu biti manje ili više kompleksne. Osnovna podela ovih faktora jeste na unutrašnje i spoljašnje. Unutrašnji faktori su vezani za same domaćine i variraju unutar njihovih populacija. U ovu grupu spadaju pol, uzrast, te genetičke i hormonalne razlike; zajednički, ovi činioci određuju podložnost i otpornost domaćina infekciji. S druge strane, spoljašnji faktori su posledica neizbežne varijabilnosti u ekosistemu, bilo prostorne (razlike u kvalitetu i karakteristikama mikrostaništa) ili vremenske (promenljivost uslova u zavisnosti od godišnjeg doba ili godine uzorkovanja). Utvrditi koji od ovih faktora su značajni u oblikovanju zajednica parazita, i u kojoj meri su značajni, nije nimalo jednostavno. Rezultati statističkih analiza koje testiraju efekat faktora su podložne subjektivnoj interpretaciji koja se može razlikovati od autora do autora. Pored toga, moguće je uočiti uticaj ili interakciju koja realno ne postoji, ali koja se pojavila kao rezultat dejstva faktora koji nije uključen u analizu (Behnke i sar., 1999). Imajući u vidu ograničenja ovakvog analitičkog pristupa, u ovoj studiji je testiran uticaj odabranih faktora na prevalencu i abundancu parazitske infekcije.

Uzrast domaćina

Uticaj uzrasta domaćina na brojnost parazita je prilično raznolik, ali se mogu uočiti određeni šabloni. Ukoliko se konstruiše kriva odnosa srednjeg intenziteta infekcije i uzrasta domaćina, ona može zauzeti tri oblika. Prvi tip krive je linearan: sa povećanjem uzrasta povećava se i intenzitet infekcije. Ovakav odnos je prisutan kada je mortalitet parazita zanemarljiv, te sa prolaskom vremena njihova brojnost samo raste (Slika 3A). Drugi tip krive se odlikuje rastom koji se zaustavlja u asimptoti koja je određena ravnotežom između nataliteta i mortaliteta parazita (Slika 3B). U ovom slučaju su priliv parazita i njihova stopa smrtnosti konstantni tokom vremena. Kod trećeg tipa krive, postoji uzlazni trend sve do postizanja maksimuma kod jedinki određenog uzrasta, nakon čega se situacija preokreće i intenzitet opada kod starijih jedinki, kao rezultat većeg mortaliteta parazita pod uticajem stečenog imuniteta domaćina (Slika 3C) (Hudson i sar., 2006). Pored toga, moguće je i odsustvo uticaja uzrasta domaćina kod određenih parazitskih grupa, u skladu sa njihovim životnim strategijama.



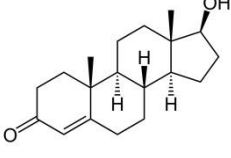


Slika 3. Hipotetičke krive odnosa intenziteta parazitske infekcije (y osa) i uzrasta domaćina (x osa) (po Hudson i sar., 2006; izmenjeno).

Pol domaćina

Još od utemeljenja parazitologije kao discipline početkom XX veka, pitanje uticaja pola domaćina na nivo infekcije je pobuđivalo interesovanje istraživača. Osnovni uzroci koji su u studijama korišćeni da bi objasnili uočene razlike se mogu podeliti na dve grupe: ekološke i fiziološke, pri čemu druga grupa obuhvata heterogametnu hipotezu i hipotezu stresa i hormonalnih uzroka (Tabela 1). Heterogametna hipoteza je u današnje vreme odbačena zbog uverljivih dokaza koji joj se protive. Budući da podrazumeva da je heterogametni pol sam po sebi podložniji parazitskoj infekciji, njen krajnje jednostavan test jeste poređenje sisara i ptica. Ukoliko je hipoteza tačna, kod ptica bi se očekivala suprotna tendencija u odnosu na sisare; međutim, veliki broj terenskih i eksperimentalnih studija je dosledno nalazio više nivove parazitske infekcije i kraći životni vek mužjaka kod obe navedene grupe kičmenjaka, opovrgavajući heterogametnu hipotezu (Zuk i McKean, 1996). S druge strane, ekološki uzroci i uticaj stresa i hormona su i dan danas osnovni faktori na koje se pozivaju parazitolozi prilikom tumačenja razlika u infestiranosti između mužjaka i ženki domaćina.

Tabela 1. Uzroci razlika u zaraženosti između mužjaka i ženki domaćina (po Zuk i McKean, 1996).

Ekološki uzroci	Fiziološki uzroci			
 <p>Različit nivo parazitizma mužjaka i ženki posledica je razlika u njihovoj ekologiji. Mužjaci i ženke se mogu razlikovati u svojoj ishrani, izboru mikrostaništa, reproduktivnom ponašanju i drugim ekološkim karakteristikama, i te razlike mogu dovesti do češćih i intenzivnijih infekcija kod jednog pola.</p>	 <p><i>Heterogametna hipoteza</i></p> <p>Kod heterogametnog pola se mogu ispoljiti štetni recesivni aleli koji su prikriveni kod homogametnog pola. Njihov negativni efekat može dovesti do izraženije infekcije kod heterogametnog pola.</p>	 <p><i>Hipoteza stresa i hormonalnih uzroka</i></p> <p>Izlaganje stresu kod životinja često dovodi do pojave bolesti. Steroidni polni hormoni, pogotovo testosteron, ispoljavaju imunomodulatorno dejstvo na organizam domaćina. Razlike u nivou stresa i hormonskom profilu mogu dovesti do razlika u parazitizmu između mužjaka i ženki.</p> <table border="1" data-bbox="975 1489 1394 1585"> <tr> <td data-bbox="975 1489 1173 1585">Direktan uticaj steroidnih hormona</td> <td data-bbox="1177 1489 1394 1585">Indirektan uticaj steroidnih hormona</td> </tr> </table>	Direktan uticaj steroidnih hormona	Indirektan uticaj steroidnih hormona
Direktan uticaj steroidnih hormona	Indirektan uticaj steroidnih hormona			

Uopšteno govoreći, kada je prisutna razlika među polovima domaćina u nivou parazitizma, mužjaci su zaraženiji, odnosno odlikuju se većim prevalencama i abundancama parazita. Iako se ova razlika objašnjava preko fizioloških ili ekoloških mehanizama, u njenoj pozadini se nalazi diferencijalno delovanje prirodne selekcije na mužjake i ženke. Kod kičmenjaka, mužjaci su često vrlo kompetitivni jer je njihov reproduktivni uspeh visoko varijabilan: u ekstremnim situacijama jedan mužjak može biti otac većine potomaka u narednoj generaciji, ostavljajući ostale bez mogućnosti parenja. S tim u vezi se kod mužjaka često javlja agonističko ponašanje (borbe za ženke), uz formiranje ornamentalnih struktura za koje je ključno dejstvo testosterona, koji negativno utiče na imunitet. Iz navedenog se može zaključiti da je prirodna selekcija mužjake mnogih vrsta dovela u nezavidan položaj: oni mogu ili ulagati u razvoj sekundarnih polnih karakteristika i obezbediti sebi reprodukciju po

cenu slabljenja svog imuniteta, ili ulagati u imunokompetentnost čime smanjuju verovatnoću zaraze ali rizikuju da ostanu bez potomstva. Uopšteno govoreći, reproduktivni uspeh ženki kičmenjaka vezan je za njihovu dugovečnost, zbog čega su one selekcionisane za razvijeniji imunitet. Reproductivni uspeh mužjaka zavisi od verovatnoće parenja, i prirodna selekcija će favorizovati povećanje te verovatnoće čak i po cenu skraćenog životnog veka usled gubitka imune sposobnosti. Navedeni princip predstavlja temelj na kojem počinjavaju razlike u parazitizmu između polova (Zuk i McKean, 1996; Rolff, 2002; Stoehr i Kokko, 2006; Nunn i sar., 2009; Zuk, 2009).

B hromozomi

Jedna od genetičkih komponenti domaćina koja može ispoljiti uticaj na strukturu parazitofaune jesu B hromozomi. B hromozomi predstavljaju prekobrojne hromozome pridodate standardnom kariotipu koji se javljaju u genomu eukariota, i nađeni su kod oko 1800 vrsta biljaka, životinja i gljiva (Borisov, 2014). I pored toga što su objedinjeni zajedničkim nazivom, ovi genetički elementi pokazuju izuzetnu raznovrsnost u svojoj strukturi i ponašanju (Houben i sar., 2014). U suštini, jedino što im je svima zajedničko jeste da nisu neophodni za normalan rast i razvoj organizma (Zima i Macholán, 1995; Camacho i sar., 2000; Blagojević i Vujošević, 2004; Blagojević i sar., 2009; Vujošević i sar., 2009; Jojić i sar., 2011). Heterohromatičnost, ne-Mendelovsko nasleđivanje i odsustvo rekombinacije sa hromozomima osnovnog kariotipa (A hromozomima) su česte, ali ne i univerzalne odlike B hromozoma (Jones i Ress, 1982).

I pored toga što je njihovo postojanje poznato nauci već više od stotinu godina (Camacho i sar., 2000), o poreklu, održavanju i ulozi B hromozoma se još uvek ne zna dovoljno (Jojić i sar., 2011). Preovlađujuće shvatanje je da su nastali od A hromozoma, bilo iste ili neke druge vrste (Camacho i sar., 2000; Blagojević i Vujošević, 2004; Vujošević i Blagojević, 2004; Banaei-Moghaddam i sar., 2015). Pretpostavlja se da se formiraju kao rezultat duplikacije dela genoma i naknadnih hromozomskih translokacija, pri čemu novonastali „proto-B“ hromozomi imaju ograničenu sposobnost rekombinacije sa standardnim komplementom; kod njih dolazi do akumulacije mutacija i mobilnih genetičkih elemenata koji dovode do degeneracije njihove strukture i funkcije (Houben i sar., 2014). S obzirom na njihovu prirodu, postavlja se pitanje kako je moguće njihovo održavanje u populacijama. Dva osnovna modela koji daju moguć odgovor su parazitski (Östergren, 1945) i heterotički (White, 1973). Prvi sugeriše da su B hromozomi štetni po organizam, ali se održavaju zahvaljujući mehanizmima akumulacije u germinativnim ćelijama što im omogućava da se prenose u narednu generaciju u proporcijama većim od očekivanih. Drugim rečima, oni predstavljaju genetičke parazite. Heterotički model pretpostavlja da su B hromozomi korisni za organizam kada su u malom broju, ali štetni kada ih je više, uz odsustvo mehanizma akumulacije. Većina studija ide u prilog parazitskom modelu, pre svega zbog nedostatka podrške za heterotički (Green, 1990; Vujošević i Blagojević, 2004; Wójcik i sar., 2004; Tanić i sar., 2005; Blagojević i sar., 2009). S druge strane, postoje i dokazi za heterotički model održavanja (Bougourd & Parker 1979, Vujošević i Blagojević, 1995, 2000; Zima i sar., 2003; Blagojević i sar., 2006; Vujošević i sar., 2007, 2009). U novije vreme se smatra da je održavanje B hromozoma unutar populacija njihovih nosilaca rezultat konstantnog konflikta između A i B genoma, pri čemu B hromozomi mogu prolaziti kroz cikluse gubitka i ponovnog sticanja sposobnosti akumulacije, uz promenu njihovog uticaja na nosioce od parazitskog ka skoro neutralnom, a moguće i pozitivnom (Camacho i sar., 2000).

Decenije istraživanja su dovele do promene mnogih uvreženih shvatanja vezanih za B hromozome. Dugo su, zbog svoje često heterohromatične prirode, smatrani genetički inertnim elementima. Danas je poznato da mnogi B hromozomi nose očuvane gene (Houben i sar.,

2014), pri čemu oni mogu biti i transkripciono aktivni (Green, 1990; Camacho i sar., 2000; Tanić i sar., 2005). Na njima se takođe detektuje povećano prisustvo DNK poreklom iz organela, mitohondrija i plastida (Houben i sar., 2014; Banaei-Moghaddam i sar., 2015). Preovlađujući stav o njihovom prvenstveno negativnom uticaju je takođe osporavan. Pokazalo se da, pri ekstremnim i suboptimalnim uslovima sredine, nosioci B hromozoma imaju veću verovatnoću preživljavanja kao rezultat veće genetičke varijabilnosti (Zima i sar., 2003; Vujošević i sar., 2007; Borisov, 2014). Takođe je poznato da B hromozomi mogu da utiču na broj hijazmi između A hromozoma tokom rekombinacije (Borisov, 2014). Postoji čak i mogućnost da je Y polni hromozom određenih vrsta nastao od B hromozoma koji je sadržao sekvence korisne po nosioca, te je inkorporiran u standardni genom (Banaei-Moghaddam i sar., 2015).

Procenjeno je da su B hromozomi prisutni kod oko 15% svih postojećih eukariotskih vrsta (Jones, 1995), i nađeni su unutar svih većih taksonomskih grupa izuzev ptica (Vujošević i Blagojević, 2004). Kod sisara, do sada su potvrđeni kod 55 vrsta iz osam redova (Vujošević i Blagojević, 2004), što je svega oko 1% poznatih sisara (Jojić i sar., 2011). Najveći broj ovih vrsta (42) spada u glodare, pri čemu je rod *Apodemus* upadljivi izuzetak od pravila slabe zastupljenosti B hromozoma kod sisara (Vujošević i sar., 1991). B hromozomi kod *Apodemus* miševa su se verovatno pojavili na samom početku radijacije grupe koja je dovela do nastanka recentnih vrsta (Wójcik i sar., 2004). Od 21 poznate vrste u okviru ovog roda, kod šest su nađeni B hromozomi (Vujošević i sar., 2009; Jojić i sar., 2011). Jedna od njih je i *A. flavicollis*, kod koje se u velikom broju prirodnih populacija pored 48 standardnih akrocentričnih hromozoma javlja i jedan ili više takođe akrocentričnih B hromozoma (Vujošević i Blagojević, 2004; Jojić i sar., 2011).

Istraživanja B hromozoma kod žutogrlog miša u Evropi, a pogotovo na teritoriji Srbije i bivše Jugoslavije, imaju veoma dugu tradiciju, i obilje literature pruža podatke o ovoj komponenti genetičkog diverziteta domaćina. Gotovo bez izuzetka, u prirodnim populacijama *A. flavicollis* su najbrojnije životinje bez B hromozoma; Vujošević i sar. (1991) i Zima i sar. (2003) navode suprotno. Među životinjama koje ih imaju, uvek su najzastupljenije one sa samo jednim, dok je znatno manje jedinki sa dva ili više B hromozoma (Vujošević i Živković, 1987; Vujošević i sar., 1991, 2005, 2007, 2009; Vujošević, 1992; Blagojević i Vujošević, 1995, 2000, 2004; Vujošević i Blagojević, 1995, 2000; Blagojević i sar., 2005, 2006; Jojić i sar., 2007, 2011). Mužjaci i ženke žutogrlih miševa se ne razlikuju u frekventnosti pojave B hromozoma (Vujošević i sar., 1991, 2005; Vujošević, 1992; Blagojević i Vujošević, 1995; Vujošević i Blagojević, 1995, 2000; Zima i sar., 2003). Praćenje genetičke strukture populacija iz godine u godinu je pokazalo da se frekvencija nosilaca B hromozoma ne menja značajno (Vujošević, 1992). S druge strane, unutar jedne godine, njihova učestalost je promenljiva, pri čemu maksimum frekvencije B hromozoma može da se poklapa sa periodom najveće gustine populacije *A. flavicollis* (Blagojević i Vujošević, 1995). Za žutogrlog miša, kao i za druge vrste kod kojih se tokom godine smenjuje više generacija, karakteristična je takozvana nesavršena ravnoteža, pri kojoj se zastupljenost životinja sa B hromozomima sezonski menja u toku godine, ali ostaje približno ista na godišnjem nivou (Vujošević, 1992; Vujošević i Blagojević, 1995). Mnoge studije su ispitale uticaj B hromozoma na različite karakteristike i parametre njihovih nosilaca. Kod žutogrlog miša, njihovo prisustvo povoljno utiče na nivo morfološke integracije mandibule (Jojić i sar., 2007). Takođe je postuliran i njihov pozitivan efekat na adaptivnost ove vrste u nepovoljnim klimatskim uslovima (Vujošević i Blagojević, 2000; Vujošević i sar., 2007). Navedeni nalazi, uz odsustvo poznatog mehanizma akumulacije B hromozoma kod *A. flavicollis* (Vujošević i sar., 1990, 2009; Blagojević i sar., 2009), podržavaju heterotički model njihovog održavanja u populaciji. S druge strane, moguće je da prisustvo B hromozoma dovodi do asimetričnosti očnih sočiva (Blagojević i sar., 2005) i smanjenog nivoa razvojne stabilnosti organizma (Blagojević i

Vujošević, 2004) kod iste vrste, što bi bili njihovi negativni uticaji na nosioce. Najinteresantniji nalazi vezani za B hromozome žutogrlog miša u našoj zemlji tiču se njihove genetičke strukture i dejstva na ekspresiju drugih gena. Tanić i sar. (2000) nalaze slične repetitivne sekvence na A i B hromozomima, i registruju samo kvantitativne promene u ekspresiji gena između životinja bez (B0) i sa (B+) B hromozomima, sugerišući da je amplifikacija sekvenci bila ključni proces u formiranju B hromozoma žutogrlog miša. Njihova euhromatičnost kod ove vrste, kao i izražena homologija sa A hromozomima ukazuju na mogućnost njihove transkripcione aktivnosti (Tanić i sar., 2005). B hromozomi mogu i da utiču na nivoe ekspresije drugih gena (Tanić i sar., 2005; Adnađević i sar., 2014).

Interakcije i asocijacije između parazita

Interakcije između endoparazita glodara su bile predmet istraživanja većeg broja autora, čije nalaze sumiraju Behnke i sar. (2001a). Dva osnovna tipa međusobnih odnosa između parazita unutar jedinice domaćina su sinergistički i antagonistički. Kod sinergističkih interakcija, jedna vrsta parazita dovodi do izmena u unutrašnjoj sredini koje otvaraju put za uspostavljanje i preživljavanje drugih vrsta parazita. One nastaju tako što prva vrsta redukuje imuni odgovor domaćina u svrhu povećanja sopstvene šanse za opstanak, čime posredno omogućava i drugim parazitima da invadiraju domaćina i zadrže se u njemu. Sinergističke interakcije koje nisu imune prirode nemaju značajnu eksperimentalnu potvrdu. Sinergističke interakcije, u evolucionom rasponu vremena, mogu dovesti do pozitivnih asocijacija između vrsta. Kod antagonističkih interakcija, prisustvo jedne vrste izaziva smanjenje brojnosti druge vrste, ili drugih vrsta. Antagonističke interakcije takođe mogu biti zasnovane na imunomodulaciji, ali mogu biti i rezultat kompeticije za prostor ili toksičnog dejstva metabolita jednog parazita na druge vrste unutar domaćina. Analogno sinergističkim, antagonističke reakcije tokom evolucije mogu dovesti do negativnih asocijacija između vrsta. Crevne nematode, i helminti uopšte, unutar digestivnog trakta mogu da eksploatišu prostorne niše koje variraju longitudinalno (od jednjaka do rektuma) i radialno (od lumena do seroze), pri čemu su mnoge vrste usko specijalizovane za određeni deo creva. Moguće je da je ovakva uska specifičnost rezultat ranijih kompetitivnih interakcija, koje su u evolutivnom rasponu vremena dovele do selekcije niša koje se ne preklapaju. Poulin (2001) dolazi do istog zaključka. On navodi da intestinalni paraziti imaju svoju fundamentalnu prostornu nišu koja obuhvata ona mesta u crevnom traktu na kojima je moguće optimalno funkcionisanje i opstanak parazita. U prisustvu druge vrste, parazit se može izmestiti, odnosno lokalizovati se na drugom mestu kako bi izbegao kompeticiju, pri čemu ova prostorna niša predstavlja njegovu realizovanu nišu. Uslovi na novom mestu mogu biti lošiji nego na prethodnom, ali budući da je fundamentalna niša gotovo bez izuzetka šira od realizovane, prednost izbegavanja kompeticije je veća od cene izmeštanja u drugi deo digestivnog trakta. Međutim, ukoliko se javi, intenzivna kompeticija može dovesti do potpunog razdvajanja prostornih niša parazita tokom evolucije. Pritom ne bi bilo moguće naći dokaz interakcija jer su se dogodile u prošlosti, te ne bi imale nikakvog uticaja na strukturiranje parazitskih zajednica u sadašnjosti.

Ispitivanje mogućih interakcija između različitih vrsta helminata može se vršiti na dva osnovna načina (Poulin, 2001). Prvi je da se parazitske zajednice ispituju pod strogo kontrolisanim uslovima u laboratoriji, pri čemu se kao dokaz međusobnog dejstva dveju vrsta uzima bilo kakva promena njihove abundance ili korišćenja prostora unutar domaćina. Drugi je da se struktura infrazajednica parazita poreklom iz divljih populacija domaćina uporedi sa adekvatnim nultim modelima da bi se uočila odstupanja od očekivanog stanja. Kako navode Behnke i sar. (2001a), prvi tip studija je mnogo češće nalazio dokaze za interakcije među helmintima. Autori to objašnjavaju činjenicom da laboratorijske životinje po pravilu nose daleko više parazita od divljih, te su samim time i njihovi međusobni uticaji, kao i uticaji na

imuni sistem domaćina, jasno uočljivi. U prirodi je moguće da abundanca parazita nikada ne prelazi prag neophodan za ostvarivanje sinergističkih interakcija, s obzirom da se različite vrste akumuliraju različitom brzinom (slično navodi i Poulin, 2001). Samim time registruje se znatno slabiji imuni odgovor domaćina, a posledično i suptilniji efekti međudejstva parazita. Pored toga, sastav infrazajednica parazita prirodnih populacija domaćina je samo trenutna slika njihovog prisustva, bez uvida u ranije infekcije istim ili drugim vrstama parazita i moguće interakcije.

Podaci o domaćinu

Žutogrli miš

Apodemus flavicollis (Melchior, 1834)

Phylum	Chordata
Classis	Mammalia
Ordo	Rodentia
Superfamilia	Muroidea Illiger, 1811
Familia	Muridae Illiger, 1811
Subfamilia	Murinae Illiger, 1811
Genus	<i>Apodemus</i> Kaup, 1829

Rasprostranjenje

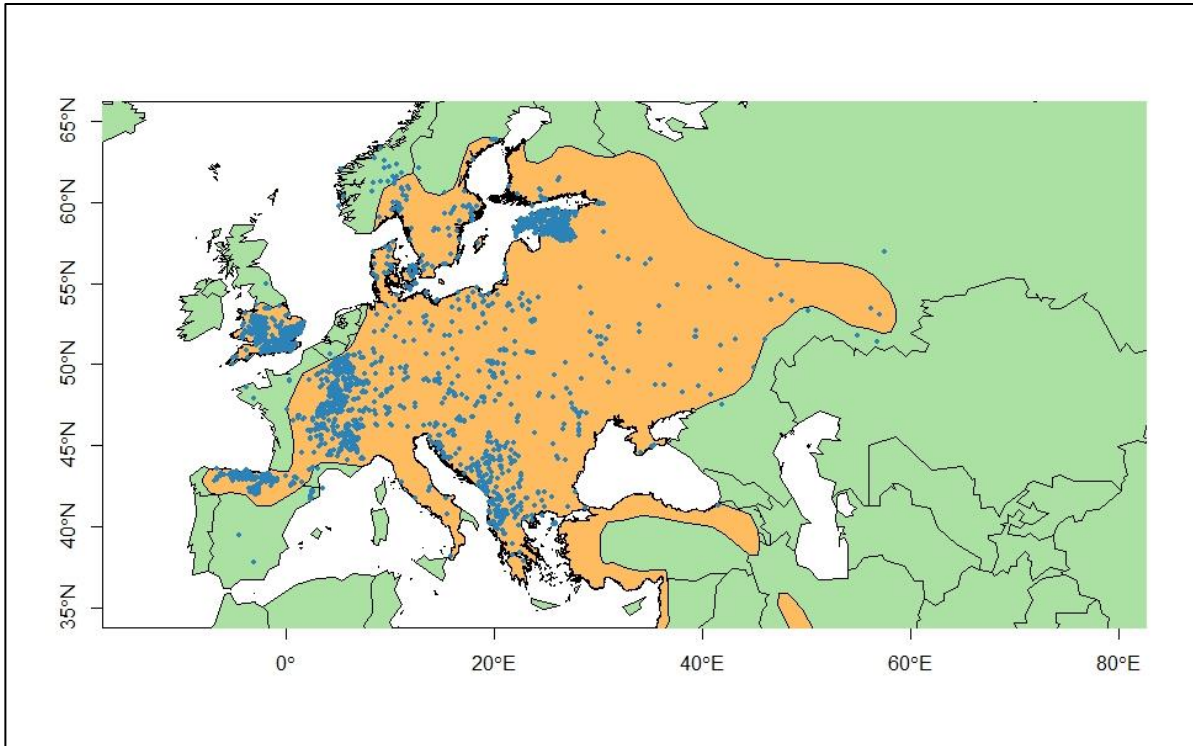
Žutogrli miš je rasprostranjen širom Evrope (Slika 4). Prisutan je u Engleskoj i Velsu, a u kontinentalnoj Evropi se javlja na jugu Skandinavije, od Francuske i severne Španije ka istoku sve do Urala, na jugu Italije i na Balkanskom poluostrvu.

Stanište i životni prostor

Pre svega se javlja u šumama i parkovima. Svoje gnezdo i skladište hrane gradi među korenjem drveća. Obitava i u dupljama drveća, pukotinama stena, kućicama za ptice i hodnicima krtica. U zimskom periodu živi u plastovima sena i stajama (Garms i Borm, 1981). Unutar šuma preferira mesta sa gustim pokrovom krošnji, te zauzima specifičnu nišu u odnosu na prugastog miša (*A. agrarius*) koji je prisutan u istom staništu (Vukićević-Radić i sar., 2006).

Opis vrste

Dužina tela žutogrlog miša varira od 8,8 do 13 cm, u proseku iznosi 11 cm. Dužina repa se kreće u rasponu od 9,2 do 13,4 cm, u proseku iznosi 11,5 cm. Odlikuje se krupnim ušima, dužine do 1,9 cm. Krzno je sa leđne strane rđavo smeđe boje, a sa trbušne strane snežno belo; prelaz od leđne ka trbušnoj strani je oštar (Slika 5). Posедуje celovitu žuto-smeđu ogrlicu po kojoj je i dobio latinski i narodni naziv (Garms i Borm, 1981).



Slika 4. Areal rasprostranjenja vrste *Apodemus flavicollis*. Narandžastom bojom označeno je rasprostranjenje vrste po IUCN-u. Plavi krugovi predstavljaju lokalitete na kojima je zabeleženo prisustvo vrste. Podaci o prisustvu su preuzeti iz Petrov (1992), i baza podataka GenBank i GBIF (autor: Vladimir Jovanović, 2016).



Slika 5. Žutogrli miš (*Apodemus flavicollis*) (Dostál, 2012).

Ishrana

Žutogrli miš se može opisati kao tipična granivorna vrsta, čija ishrana pre svega obuhvata lako svarljivu materiju sa niskim sadržajem celuloze. Studija koju su sproveli Abt i Bock (1998) u Nemačkoj pruža detaljan uvid u ishranu ove vrste u mešovitom staništu. Osnovni izvor hrane predstavljaju semenke i plodovi različitih biljaka. U letnjem periodu su

najzastupljenije žitarice, koje magacioniraju u skladištima, da bi ih u jesen i zimu zamenili plodovi drveća, pre svega žirevi i orašice bukve. Pored toga, žutogrli miš se hrani i drugim tipovima semenki i plodova, na primer semenkama biljaka iz familija Brassicaceae i Chenopodiaceae. Tokom proleća ponekad jede cvetne delove, odnosno polen. Ishranu nadopunjuje i hranom životinjskog porekla, čija je zastupljenost relativno konstantna tokom čitave godine. Žutogrli miš koristi i druge izvore hrane, kao što su gljive, korenje, kora drveća i drugo.

Materijal i metode

Uzorak

Uzorak se sastojao od 305 jedinki žutogrlog miša sakupljenih sa 18 lokaliteta na teritoriji Srbije, južno od Save i Dunava (Tabela 2). Miševi su lovljeni od strane osoblja Odeljenja za genetička istraživanja Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ iz Beograda, u sklopu projekta „Genetička i fenetička raznovrsnost u prirodnim populacijama u različitim sredinama – doprinos polimorfizma B hromozoma“ (OI 173003). Prikupljanje uzorka vršeno je u periodu od oktobra 2011. do oktobra 2015. Miševi su hvatani Longvortovim klopka, sa ribljim mesom kao mamcem. Radi boljeg preživljavanja klopke su napunjene senom i žitom kao hranom. Uzorkovanje miševa je vršeno u očuvanim, starim listopadnim šumama koje predstavljaju preferirano stanište vrste *A. flavicollis*. Za svaku jedinku je registrovan pol, izmereni su biometrijski karakteri (dužina tela i repa, masa tela), i određen uzrast na osnovu suve mase očnog sočiva (Nabaglo i Pachinger, 1979). Nakon obrade u Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“, zamrznute jedinke su dopremane u Laboratoriju za ekologiju životinja Departmana za biologiju i ekologiju u Novom Sadu, i čuvane su u zamrzivaču do trenutka disekcije crevnog trakta.

Tabela 2. Pregled lokaliteta i broja uzorkovanih jedinki žutogrlog miša (*Apodemus flavicollis*), broja jedinki domaćina sa B hromozomima (B+) i njihova frekvencija (fB) po lokalitetu.

Lokalitet	Koordinate lokaliteta		Broj jedinki	B+	fB
Avala	44°41'27" N	20°31'08" E	32	11	0,34
Bukulja	44°17'47" N	20°32'34" E	11	5	0,45
Cer	44°38'37" N	19°20'40" E	14	7	0,50
Gučevo	44°29'01" N	19°10'44" E	28	6	0,21
Jabukovac*	44°21'02" N	22°21'59" E	6	1	0,25
Košutnjak	44°45'30" N	20°26'10" E	31	2	0,06
Lisine	44°03'55" N	21°39'13" E	3	-	-
Liškovac*	44°27'20" N	22°01'18" E	41	10	0,26
Milošev Do*	43°18'37" N	19°48'27" E	6	1	0,20
Misača	44°20'37" N	20°33'33" E	30	13	0,43
Mlekominci	42°26'03" N	22°30'30" E	9	6	0,67
Petnica*	44°14'28" N	19°55'58" E	49	20	0,43
Rudnik	44°08'22" N	20°30'07" E	4	2	0,50
Temska	43°15'11" N	22°33'01" E	15	4	0,27
Treska	43°16'17" N	20°47'08" E	4	3	0,75
Vlasina*	42°41'44" N	22°22'55" E	12	2	0,18
Zlot	44°02'01" N	21°57'19" E	5	2	0,40
Župa	42°59'01" N	20°21'12" E	5	1	0,25
Ukupno			305	96	0,31

* Pri izračunavanju fB nisu uzete u obzir životinje za koje nema podataka o prisustvu B hromozoma.

Genetička analiza domaćina

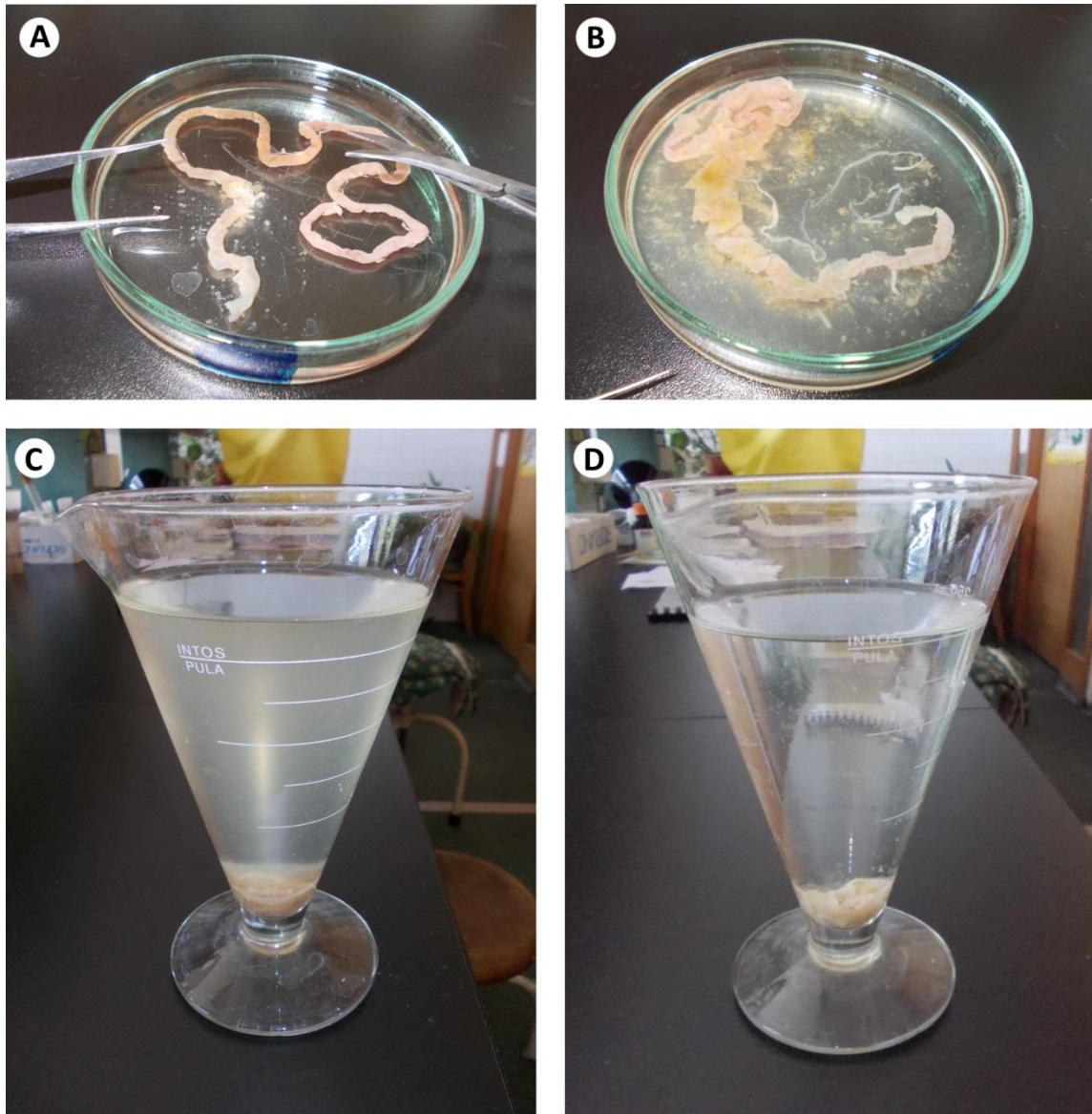
Nakon disekcije miševa, preparacija hromozoma vršena je direktno iz ćelija koštane srži, po standardnoj metodi datoj u Hsu i Patton (1969). Prisustvo B hromozoma je određeno na osnovu analize 30 metafaznih figura. Za svaku životinju sa brojem hromozoma većim od

standardnog komplementa za *A. flavicollis* (48) smatrano je da nosi B hromozome (B+). Genetička analiza domaćina sprovedena je na Odeljenju za genetička istraživanja Instituta za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu.

B hromozomi nađeni su kod ukupno 96 jedinki sa 17 lokaliteta: B+ miševi nisu bili prisutni samo na lokalitetu Lisine (Tabela 2). Za deset jedinki žutogrlog miša (tri sa Liškovca, dve sa Jabukovca i Petnice, i po jedne sa Miloševog Dola, Vlasine i Župe) nije bilo moguće uraditi citogenetičku analizu, te nema podataka o prisustvu B hromozoma.

Postupak parazitološke pretrage

Nakon odmrzavanja, iz svake jedinke žutogrlog miša izdvojen je crevni trakt, koji je potom isečen na četiri osnovna dela: želudac, tanko crevo, slepo crevo i zadnje crevo (debelo i pravo crevo). Svaki deo creva odlagan je u zasebnu Petrijevu posudu sa vodom, a potom rasecan čitavom dužinom da bi se oslobodio njegov sadržaj (Slika 6, A-B). Voda sa crevima i njihovim sadržajem odlivana je iz Petrijevih posuda u konusne čaše sa 250 ml vode. Nakon određenog vremena, creva i njihov sadržaj, uključujući i parazite, istaložio se na dnu čaše, a supernatant sa krupnijim nesvarenim česticama je odlivan, nakon čega je ponovo dolivana voda. Ovaj postupak ponavljan je sve dok supernatant nije postao bistar (Slika 6, C-D). Nakon odlivanja viška vode, ostajala je mala količina tečnosti sa crevima i parazitima, koja je presipana u Petrijevu posudu i posmatrana pod stereomikroskopom. Sve jedinke nematoda su iz posude premeštane u zapešene epruvete sa 70% etanolom, gde su čuvane do identifikacije vrsta. U svaku epruvetu ubačena je i etiketa sa rednim brojem domaćina po protokolu, delom creva koji je pregledan i brojem jedinki parazita. Epruvete sa uzorcima pohranjene su u Laboratoriji za ekologiju životinja Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta Univerziteta u Novom Sadu.



Slika 6. Postupak pripreme materijala za parazitološku pretragu. A – deo crevnog trakta na početku rasecanja; B – potpuno uzdužno rasečeno crevo sa oslobođenim sadržajem; C – sadržaj creva sa mutnim supernatantom; D – sadržaj creva sa bistrim supernatantom, nakon više odlivanja. Originalne fotografije.

Determinacija nematoda

Identifikacija nematoda vršena je na osnovu morfoloških i morfometrijskih podataka. Da bi se omogućila dobra vidljivost morfoanatomskih struktura, nematode su prosvetljivane u mlečnoj kiselini. Nakon toga pravljene su nativni preparati prenošenjem parazita u kapi mlečne kiseline na predmetnom staklu. Nematode su posmatrane pod svetlosnim mikroskopom pod uvećanjima od 40 i 100 puta. Merenje je vršeno pomoću okularnog mikrometra na uvećanju od 100 puta. Kod oba pola merene su dužina i širina tela, a kod vrsta rodova *Aspiculuris* i *Syphacia* dužina jednjaka i bulbusa. Kod ženki je merena i dužina i širina jaja, kao i odstojanje otvora vulve od prednjeg ili zadnjeg kraja tela i širina tela na nivou vulve. Dužina i širina jaja za svaku jedinku su dobijane računanjem srednjih vrednosti za najmanje pet jaja, osim u slučajevima kada taj broj jaja nije mogao biti izmeren. Kod mužjaka je merena dužina spikule (ili spikula) i gubernakuluma ukoliko je prisutan. Ukupno je izmereno 3974 jedinke, od toga 2473 ženke i 1501 mužjak (Tabela 3). Prosečne vrednosti izmerenih karaktera su

navedene zajedno sa standardnim devijacijama u opisu svake vrste nematode, uz minimalne i maksimalne vrednosti svakog karaktera u zgradama. Na osnovu uočenih morfoloških karakteristika i izmerenih vrednosti, vrste su identifikovane na osnovu ključeva po Ryzhikov i sar. (1979) i Genov (1984). Za determinaciju pojedinih nematoda (*Aonchotheca annulosa*, vrste roda *Syphacia*) pored navedenih ključeva korišćeni su i prikladni radovi vezani za date grupe, autora Tenora i Mészáros (1975), Moravec i Baruš (1991) i Umur i sar. (2012). Reprezentativni predstavnici svake vrste su fotografisani na Axio Imager A1 svetlosnom mikroskopu sa ugrađenom kamerom, pri uvećanju od 10, 20 i 40 puta.

Tabela 3. Broj izmerenih jedinki intestinalnih nematoda žutogrlog miša po vrstama.

	F	M	Σ
<i>Aonchotheca annulosa</i>	138	78	216
<i>Aspicularis tetraptera</i>	58	25	83
<i>Eucoleus</i> sp.	4	17	21
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	1117	949	2066
<i>Mastophorus muris</i>	1	1	2
<i>Rictularia proni</i>	112	19	131
<i>Syphacia frederici</i>	276	50	326
<i>S. stroma</i>	709	264	973
<i>Trichuris muris</i>	58	98	156
Ukupno	2473	1501	3974

F – ženke, M – mužjaci, Σ - ukupno jedinki.

Analiza kvantitativne strukture nematofaune

Za opisivanje kvantitativnog aspekta parazitske infekcije koristi se više termina i parametara. Budući da je dolazilo do zabune i nepreciznosti usled pogrešne upotrebe termina, ili pogrešnog tumačenja njihovog značenja, Bush i sar. (1997) su izvršili standardizaciju parametara koji se koriste u kvantitativnoj parazitologiji. Svi kvantitativni parametri u ovoj studiji usklađeni su sa radom Bush i sar. (1997): prevalenca (P%), srednji intenzitet infekcije (MI), medijana intenziteta infekcije (MedI) i srednja abundanca (MA) (Tabela 4).

Srednji intenzitet i srednja abundanca u suštini sadrže istu informaciju (broj jedinki parazita po domaćinu). Međutim, srednja abundanca sadrži deo informacije sadržane u prevalenci, budući da prikazuje zaraženost u odnosu na ukupan broj pregledanih domaćina. (Rózsa i sar., 2000). S obzirom na navedenu redundantnost, studije koje se bave nematofaunom glodara uglavnom navode samo jedan od ova dva parametra (MI ili MA). U ovom istraživanju su računati i srednji intenzitet i srednja abundanca, kako bi se stekao potpuniji uvid u kvantitativnu strukturu nematofaune i omogućilo poređenje sa radovima drugih autora koji navode samo jednu od ove dve vrednosti.

Tabela 4. Kvantitativni parametri infekcije definisani po Bush i sar. (1997).

Prevalenca (P%)	Srednji intenzitet infekcije (MI)	Srednja abundanca (MA)
$P\% = \frac{I}{\Sigma} \times 100$	$MI = \frac{n}{I}$	$MA = \frac{n}{\Sigma}$

I – broj domaćina zaraženih određenom vrstom ili grupom parazita.

Σ – ukupan broj pregledanih domaćina.

n – ukupan broj jedinki određene vrste ili grupe parazita.

Za izračunavanje kvantitativnih parametara parazitske infekcije korišćen je softver Quantitative Parasitology 3.0 (Rózsa i sar., 2000). Uz vrednosti prevalencije, srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundancije navođeni su i intervali poverenja od 95%, određeni u istom programu. Za određivanje intervala poverenja za prevalenciju korišćen je Sternov egzaktni metod, koji po pravilu daje kraće intervale od Kloper-Pirsonovog intervala za uzorke sa manje od 1000 individua (Reiczigel, 2003). Za srednji intenzitet i srednju abundanciju određivan je BC_a bootstrap interval poverenja (BC_a=bias-corrected and accelerated) (Efron i Tibshirani, 1993), s obzirom da pokazuje dobre rezultate u malim uzorcima i za distribucije koje se ne uklapaju u normalnu (Rózsa i sar., 2000).

Distribucija parazita unutar njihovih domaćina je obično sa određenim stepenom agregacije: najveći broj jedinki parazita se nalazi u malom broju domaćina u odnosu na ukupan broj pregledanih (Shaw i Dobson, 1995; Leung, 1998; Wilson i sar., 2002). Stepen agregacije organizama, bilo slobodnoživećih ili parazitskih, može se proceniti na osnovu indeksa disperzije, koji predstavlja količnik varijanse i srednje vrednosti brojnosti s^2/\bar{x} (Shaw i Dobson, 1995). Ravnomeran odnos ova dva parametra ($s^2/\bar{x} = 1$) ukazuje na Poasonovu distribuciju: jedinke parazita su raspoređene unutar domaćina po principu slučajnosti, što se može očekivati ukoliko je populacija domaćina homogena, a infekcija parazitima nasumična. Kod agregirane distribucije, indeks disperzije je veći od jedan, te individue pokazuju tendenciju ka grupisanju unutar domaćina. Nasuprot tome, vrednosti indeksa manje od jedan ukazuju na uniformniji raspored koji se ne uklapa u nasumičnost Poasonove distribucije (Shaw i Dobson, 1995; Leung, 1998). U skladu sa navedenim, stepen agregacije intestinalnih nematoda žutogrlog miša procenjen je na osnovu indeksa disperzije, koji je izračunat u softveru Quantitative Parasitology 3.0 za svaku vrstu parazita i za nematode kao grupu kako na pojedinim lokalitetima, tako i u ukupnom uzorku. Distribucija parazita je smatrana agregiranom ukoliko je indeks bio veći od jedan.

Distribucija parazita unutar jedinki domaćina najbolje se uklapa u negativnu binomijalnu distribuciju (Shaw i Dobson, 1995; Wilson i sar., 1996). Posledično, stepen agregacije parazita se može opisati i preko koeficijenta k negativne binomijalne distribucije. Kako k raste, stepen agregacije se smanjuje, i kada ovaj koeficijent dostigne visoke vrednosti (u praksi iznad 20), negativna binomijalna distribucija konvergira sa Poasonovom. S druge strane, niske vrednosti ukazuju na veći stepen agregacije; kako se k približava nuli, distribucija konvergira sa logaritamskom serijom (Wilson i sar., 2002). Kod najvećeg broja makroparazita koji inficiraju divlje životinje i čoveka, k je manje od jedan, ukazujući na visoko agregiranu distribuciju (Shaw i Dobson, 1995). Koeficijent k je izračunat uz indeks disperzije kao dodatni pokazatelj agregacije parazita, za sve vrste pojedinačno i za nematode ukupno, za uzoračke populacije sa svakog lokaliteta i za ukupan uzorak. Za procenjivanje k korišćena je „corrected moment estimate“ jednačina:

$$k = \frac{m^2 - \frac{s^2}{n}}{s^2 - m}$$

U datoj formuli, m je srednja vrednost broja parazita po jedinki domaćina (srednja abundanca po Bush i sar., 1997), s^2 je varijansa uzorka a n veličina uzorka. Ova jednačina omogućava jednostavnu procenu k uz kontrolu veličine uzorka. Pokazano je da, među različitim indeksima agregacije, ovako dobijena vrednost k najmanje varira sa promenom veličine uzorka i srednje abundance, te je najšire korišćen indeks agregacije u parazitologiji (Wilson i sar., 2002).

Analiza biološke strukture nematofaune

Za biološke kategorije helminata postoji različita terminologija u dostupnoj literaturi. Za parazite sa direktnim, odnosno indirektnim razvićem se tradicionalno koriste termini monokseni i heterokseni (Anderson, 2000). Međutim, u navodima pojedinih autora se umesto ovih naziva koriste termini geohelmin, odnosno biohelmin (Kisielewska, 1983; Kulišić, 2001). Potkategorije monoksenskih nematoda koje navodi Kisielewska (geohelmini u užem smislu, pseudogeohelmini i ageohelmini), kao i uopšteni termini biohelmin i geohelmin, nisu široko prihvaćeni u parazitološkoj literaturi. Uglavnom se javljaju u radovima autora iz istočnoevropskog bloka (npr. Kloch i sar., 2015), mada postoje i izuzeci (Fuentes i sar., 2000, 2004, 2010). U savremenoj literaturi se zamenjuju karakteristikama životne istorije parazita, na primer prisustvom ili odsustvom slobodnoživećih stadijuma (Fuentes i sar., 2007, 2010). U studiji nematofaune žutogrlih miševa na teritoriji Srbije su korišćene potkategorije koje daje Kisielewska (1983), s obzirom da je na taj način moguće izvući zaključke o uticaju životne strategije parazita na njegovu kvantitativnu strukturu.

Analiza diverziteta i sličnosti zajednica nematoda

Kao pokazatelji biodiverziteta korišćeni su ukupan broj vrsta registrovan na svakom lokalitetu (S_{obs}), kao i Šenonov (H) i inverzni Simpsonov ($1/\lambda$) indeks diverziteta. Oba indeksa su izračunata u softveru EstimateS 9.1.0 za Windows operativni sistem (Colwell, 2013). Pored njih, za svaki lokalitet je određen i maksimalni Šenonov indeks diverziteta ($H_{max} = \ln S$, gde je S ukupan broj vrsta) i Berger-Parkerov indeks dominantnosti (d), kao proporcija najbrojnije vrste u uzorku.

Kako navodi Poulin (1998), broj vrsta nađen u zajednici određene uzoračke populacije je adekvatna procena ukupnog bogatstva vrsta gastrointestinalnih helminata samo kada je analizirano više od 50 jedinki domaćina. Kada je uzorak mali, velika je verovatnoća da jedna ili više retkih vrsta, koje imaju nisku prevalencu, neće biti registrovane. Kao posledica, vrednosti S_{obs} će biti niže od stvarne vrednosti S , odnosno ukupnog broja vrsta koje postoje u datoj zajednici. Kada se uzorkuje mali broj domaćina, ova nepreciznost se može kompenzovati izračunavanjem pokazatelja koji se zasnivaju na ekstrapolaciji podataka. Drugim rečima, oni registrovanom broju vrsta pridodaju očekivani broj vrsta koje nisu detektovane zbog veličine uzorka. Poulin (1998) je testirao tri ovakva parametra i zaključio da bootstrap procena u najvećoj meri zadovoljava uslove pouzdanosti, preciznosti i nepristrasnosti koje mora da ispunjava pokazatelj diverziteta zajednica parazita. Shodno njegovim rezultatima, uz podatke o broju vrsta na svakom lokalitetu se navode i bootstrap procene (S_b) kalkulisane u softveru EstimateS 9.1.0. kao pokazatelji stvarnog bogatstva vrsta.

Sličnost u sastavu faune nematoda između lokaliteta određena je Sorensenovim indeksom sličnosti:

$$C_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

U datoj formuli, a predstavlja broj zajedničkih vrsta za dva lokaliteta koji se porede, dok b i c predstavljaju broj vrsta koje su prisutne samo na prvom, odnosno drugom lokalitetu. C_s vrednosti se kreću od 0 (odsustvo zajedničkih vrsta) do 1 (iste vrste na oba lokaliteta). Svi indeksi diverziteta i Sorensenov indeks su definisani po Magurran (2004).

Testirana je korelacija između geografskog rastojanja lokaliteta u kilometrima i vrednosti Sorensenovog indeksa za svaki par lokaliteta određivanjem koeficijenta linearne korelacije (r) u softveru Statistica 13 (Dell Inc., 2015). Očekivana je značajna negativna korelacija između dva parametra, odnosno povećanje vrednosti Sorensenovog indeksa uporedo sa smanjenjem prostorne distance između lokaliteta.

Analiza polne strukture nematofaune

Polna struktura nematofaune računata je na osnovu adultnih jedinki. Adultnim ženkaama su smatrane sve one koje su u sebi nosile barem jedno jaje, dok su mužjaci smatrani adultima ukoliko su bile uočljive sekundarne polne karakteristike (bursa, spikule, grebeni). Sve jedinke kod kojih su ove odlike odsustvovala klasifikovane su kao juvenilne i nisu ubrajane u ukupan zbir pri određivanju polne strukture. Adultni odnos polova izražen je preko seksualnog indeksa (S), kao proporcija mužjaka u uzorku. Samim time, vrednost indeksa od 1 označava odsustvo ženki, vrednost 0 odsustvo mužjaka, a vrednost 0,5 ravnomeran odnos polova.

$$S = \frac{m}{f + m}$$

S obzirom na polni dimorfizam prisutan kod valjkastih crva, razlike u dužini tela između mužjaka i ženki testirane su t-testom za nezavisne uzorke, u softveru Statistica 13 (Dell Inc., 2015). Za populacije kod kojih je razlika u dimenzijama bila statistički značajna ($p < 0,05$) računat je i indeks dimorfizma veličine (SDI) po Lovich i Gibbons (1992). Za izračunavanje indeksa korišćene su srednje vrednosti dužine tela mužjaka i ženki. Vrednost SDI se označava kao pozitivna ako su ženke veće, odnosno negativna ako su mužjaci veći.

$$SDI = \frac{\text{veličina većeg pola}}{\text{veličina manjeg pola}} - 1$$

SDI je određen za svaku vrstu na nivou ukupnog uzorka, kao i za pojedinačne populacije svake vrste. Populacija je korišćena za analizu polnog dimorfizma samo ako je imala barem jednu jedinku oba pola sa izmerenom dužinom tela. Da bi se odredilo da li broj ženki u infrapopulaciji utiče na dimenzije mužjaka posredstvom intraseksualne kompeticije, određena je korelacija između broja ženki u infrapopulacijama i prosečne dužine tela mužjaka, za svaku vrstu pojedinačno. Očekivana je značajna visoka negativna korelacija, odnosno najkrupniji mužjaci bi trebalo da se javljaju u infrapopulacijama sa najmanje ženki (Poulin, 1997; Morand i Hugot, 1998). Koeficijent linearne korelacije (r) izračunat je u softveru Statistica 13 (Dell Inc., 2015). U obzir su uzete samo vrste sa barem dve infrapopulacije koje se sastoje od barem jedne jedinke oba pola.

Analiza uticaja pola domaćina i prisustva B hromozoma na prevalencu infekcije

Testirane su prevalencije mužjaka i ženki domaćina, odnosno B+ i B0 jedinki, da bi se uočilo da li među različitim kategorijama domaćina postoje statistički značajne razlike u ovom kvantitativnom parametru. Uzorak za testiranje uticaja pola domaćina se sastojao od 303 jedinke, 154 mužjaka i 149 ženki (pol nepoznat kod dve jedinke žutogrlog miša sa Gučeva i Jabukovca). Uzorak za testiranje uticaja prisustva B hromozoma se sastojao od 295 jedinki, 96 B+ miševa i 199 B0 miševa (za deset jedinki nema podataka o prisustvu B hromozoma, videti odeljak „Genetička analiza domaćina“). Razlika u prevalencama između mužjaka i ženki, odnosno B+ i B0 jedinki, je testirana za sve crevne nematode zajedno i za svaku pojedinačnu vrstu kako na nivou ukupnog uzorka, tako i za svaki lokalitet. Analiza je vršena u softveru Quantitative Parasitology 3.0. Prevalencije su poređene egzaktnim bezuslovnim testom (exact unconditional test). Prednost ove metode u odnosu na Fišerov egzaktni test jeste veća osetljivost na razlike između uzoraka, pogotovo kada su oni mali (sa manje od 100 jedinki, što je gotovo uvek bio slučaj; detalji metode u Reiczigel i sar., 2008). Ukoliko je dobijena p vrednost bila manja od 0,05 razlika u prevalencama je smatrana statistički značajnom.

Analiza uticaja faktora na abundancu parazitske infekcije

Poređenje abundancije i srednje abundancije parazita se u parazitologiji tradicionalno zasnivalo na klasičnim modelima linearne regresije i analizi varijanse. Međutim, značajan nedostatak ovakvog pristupa leži u činjenici da ove metode podrazumevaju normalnu distribuciju grešaka. Makroparaziti, uključujući i helminte, su često sa značajnim stepenom agregacije unutar svojih domaćina, i pokazuju distribuciju koja u praksi najviše odgovara negativnoj binomijalnoj. Samim time, klasične metode nisu primenjive na agregirane distribucije parazita. Ovaj problem se često rešava logaritamskom transformacijom vrednosti, ali s obzirom da veliki broj jedinki domaćina nosi mali broj parazita (često samo jednog), takva transformacija će rezultovati velikim brojem nula i može dovesti do pogrešne slike o bimodalnoj distribuciji, kako navode Wilson i sar. (1996). Simulacije sprovedene od strane pomenutih autora ukazuju na nisku upotrebnu vrednost parametarskih testova, pri čemu su česte greške tipa I i II čak i nakon logaritamske transformacije podataka. S druge strane, familija metoda objedinjenih pod kategorijom generalizovanih linearnih modela (**Generalized Linear Models**, skraćeno GLM) dozvoljava korisniku da a priori definiše distribuciju grešaka, čime se otklanja osnovni nedostatak parametarskih metoda. Mada nisu bez nedostataka, GLM su bolja alternativa u odnosu na klasične procedure, te se savetuje njihova češća upotreba od strane parazitologa (Wilson i sar., 1996).

Analiziran je uticaj različitih faktora na abundancu intestinalnih nematoda žutogrlog miša. Ceo uzorak (305 jedinki) je uključen u analizu. Polazna tačka su bili potpuni modeli, koji su uključivali lokalitet, nadmorsku visinu, pol i uzrast domaćina, prisustvo/odsustvo B hromozoma, abundancu svake vrste nematoda i njihove dvostruke interakcije. U rezultatima GLM analize χ^2 testom su dobijene p vrednosti za značajnost uticaja svakog faktora i interakcije. Faktori i interakcije koji nisu ispoljavali značajan uticaj su isključeni iz dalje analize, i navedeni postupak je ponavljan dok se nije došlo do minimalnih modela koji objašnjavaju variranje abundancije i koji su navedeni u rezultatima. Značajnim su smatrani faktori i interakcije čije su p vrednosti bile manje od 0,05. Kalkulacije su izvršene u R softveru, verzija 3.2.1. (R Core Team, 2013) u osnovnim paketima.

Rezultati

Prikaz faune nematoda

Ukupnom uzorku identificovano je devet vrsta intestinalnih nematoda iz osam rodova, šest porodica i četiri reda. Bili su prisutni predstavnici obe klase nematoda, pri čemu su daleko zastupljenije bile vrste klase Secernentea (66,7%). Taksonomska pripadnost nađenih vrsta nematoda data je po Anderson (2000), Anderson i sar. (2009) i Gibbons (2010).

PHYLUM NEMATODA

Classis Secernentea

Ordo Strongylida

Superfamilia Trichostrongyloidea

Familia Heligmosomidae (Travassos, 1914, subfam.) Cram, 1927

Genus *Heligmosomoides* Hall, 1916

Heligmosomoides polygyrus (Dujardin, 1845)

Ordo Oxyurida

Superfamilia Oxyuroidea

Familia Oxyuridae Cobbold, 1864

Genus *Syphacia* Seurat, 1916

Syphacia frederici Roman, 1945

Syphacia stroma (Linstow, 1884)

Familia Heteroxynematidae (Skrjabin i Shikhobalova, 1948)

Genus *Aspiculuris* Schulz, 1927

Aspiculuris tetraptera (Nitzsch, 1821)

Ordo Spirurida

Subordo Spirurina

Superfamilia Rictularoidea

Familia Rictulariidae (Hall, 1915, subfam.) Railliet, 1916

Genus *Rictularia* Froelich, 1802

Rictularia proni Seurat, 1915

Superfamilia Spiruroidea

Familia Spirocercidae (Chitwood i Wehr, 1932, subfam.)

Subfamilia Mastophorinae Quentin, 1970

Genus *Mastophorus* Diesing, 1853

Mastophorus muris (Gmelin, 1790)

Classis Adenophorea

Ordo Enoplida

Subordo Trichinellina

Superfamilia Trichineloidea

Familia Trichuridae (Ransom, 1911) Railliet, 1915

Subfamilia Trichurinae Ransom, 1911

Genus *Trichuris* Roederer, 1761

Trichuris muris Schrank, 1788

Subfamilia Capillariinae Railliet, 1915

Genus *Aonchotheca* López-Neyra, 1947

Aonchotheca annulosa (Dujardin, 1845)

Genus *Eucoleus* Dujardin, 1845

Eucoleus sp.

Najzastupljenija vrsta u uzorku bila je *H. polygyrus*, koja je izostajala na dva ispitivana lokaliteta. Najređa vrsta u uzorku bila je *M. muris*, nađena na dva lokaliteta. Broj vrsta nematoda po lokalitetu kretao se od jedan (Treska) do sedam (Milošev Do) (Tabela 5).

Tabela 5. Zastupljenost intestinalnih nematoda žutogrlog miša po lokalitetima, sa ukupnim brojem konstatovanih vrsta parazita (Σ) sa svakog lokaliteta.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>	Σ
Avala	+			+			+	+	+	5
Bukulja				+		+	+			3
Cer						+	+			2
Gučevo				+		+	+		+	4
Jabukovac				+				+	+	3
Košutnjak	+		+	+				+	+	5
Lisine	+			+			+	+	+	5
Liškovac	+			+			+	+	+	5
Milošev Do	+	+	+	+		+		+	+	7
Misača	+			+			+	+	+	5
Mlekominci		+		+	+	+			+	5
Petnica	+			+		+	+	+	+	6
Rudnik				+			+		+	3
Temska	+			+		+			+	4
Treska				+						1
Vlasina	+		+	+			+	+	+	6
Zlot	+			+			+		+	4
Župa	+	+			+	+	+		+	6

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Heligmosomoides polygyrus
(Dujardin, 1845)

Sinonimi: *Strongylus polygyrus* Dujardin, 1845, *Sincosta aberrans* Roe, 1924, *Nematospiroides dubius* Baylis, 1926, *Heligmosomoides skrjabini* Schulz, 1926, *Heligmosomum skrjabini* Skrjabin i Schikhobalova, 1952, *Nematospiroides aberrans* (Roe, 1929) Travassos, 1937, *Parranematospira muris* Sprehn, 1935, *Heligmosomum azerbaijani* Schachnazarova, 1949, *Heligmosomum kratochvili* Tenora i Baruš, 1949

Lokalizacija: tanko crevo (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984)

Rasprostranjenje:

Severna Evropa: Norveška, Danska (Asakawa i Tenora, 1996)
Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Debenedetti i sar., 2016)
Portugal (Eira i sar., 2006)
Zapadna Evropa: Ujedinjeno Kraljevstvo (Asakawa i Tenora, 1996; Abu-Madi i sar., 2000)
Irska, Francuska, Belgija (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Evropa: Austrija (Asakawa i Tenora, 1996)
Nemačka (Klimpel i sar., 2007a, 2007b)
Poljska (Asakawa i Tenora, 1996; Hildebrand i sar., 2009)
Slovačka (Ondříková i sar., 2010)
Mađarska (Kriska, 1993)
Južna Evropa: Italija (Asakawa i Tenora, 1996; Gouy de Bellocq i sar., 2003; Milazzo i sar., 2010a)
Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984)
Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)
Srbija (Mészáros i sar., 1983; Habijan-Mikeš, 1990; Kataranovski i sar., 2008; Čabrilo i sar., 2016)
Istočna Evropa: Volgogradska oblast Rusije, Belorusija, Ukrajina (Ryzhikov i sar., 1979)
Litvanija (Grikienienė, 2005)
Krim (Asakawa i Tenora, 1996)
Bliski Istok: Izrael (Asakawa i Tenora, 1996)
Kavkaz: Gruzija, Azerbejdžan, Astrahanska oblast Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)
Severna Afrika: Tunis (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Azija: Kazahstan, Turkmenistan, Kirgistan, Altaj (Ryzhikov i sar., 1979)
Uzbekistan (Asakawa i Tenora, 1996)
Daleki Istok: Kina (Asakawa i Tenora, 1996)
Primorska oblast Rusije, Sahalin (Ryzhikov i sar., 1979)
Severna Amerika: SAD – Kalifornija (Doran, 1955)

Domaćini:

Apodemus agrarius (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Hildebrand i sar., 2009; Kirillova, 2010; Ondříková i sar., 2010)
A. flavicollis (Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Grikienienė, 2005; Klimpel i sar., 2007a; Kirillova, 2010; Ondříková i sar., 2010; Čabrilo i sar., 2016; Debenedetti i sar., 2016)

A. microps (Asakawa i Tenora, 1996)
A. mystacinus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
A. sylvaticus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Abu-Madi i sar., 2000; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Kirillova, 2010; Milazzo i sar., 2010a)
Arvicola terrestris (Kirillova, 2010)
Microtus arvalis (Grikienienė, 2005; Kirillova, 2010)
Mus musculus (Doran, 1955; Genov, 1984; Kriska, 1993; Feliu i sar., 1997; Kataranovski i sar., 2008; Kirillova, 2010)
M. spretus (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)
Myodes glareolus (Grikienienė, 2005; Klimpel i sar., 2007b; Kirillova, 2010)
Peromyscus maniculatus (Anderson, 2000)
Rattus norvegicus (Feliu i sar., 1997)
R. rattus (Fuentes i sar., 2000)

Opis vrste:

Vrsta *H. polygyrus* (Slika 7) se izuzetno lako prepoznaje po svom spiralno uvijenom telu ružičasto-crvene boje. Jedinke su sa sedam do 13 navoja i uvijene su sa ventralne strane. Na prednjem kraju tela se nalazi slabo razvijena, simetrična glavena vezikula (Slika 7A). Telo je pokriveno kutikularnim grebenima koji počinju iza glavene vezikule a završavaju se ispred burse kod mužjaka odnosno na nivou vulve kod ženki. Oni se najbolje uočavaju na poprečnom preseku, i njihov broj varira u zavisnosti od dela tela: kod ženki 32-40, a kod mužjaka 24-28. Grebeni sa ventralne strane su nešto jače razvijeni od onih sa dorzalne, ali ta razlika je suptilna. Kopulatorna bursa mužjaka je blago asimetrična, sa većom desnom polovinom (Slika 7E). Vulva ženke je postavljena blizu zadnjeg kraja tela, a u uterusu se nalaze mnogobrojna ovalna jaja (Slika 7C) (Genov, 1984).

Mušjak (n = 949): Prosečna dužina tela mužjaka iznosila je $5,57 \pm 0,89$ (2,91-8,52) mm, sa širinom tela od $0,08 \pm 0,01$ (0,05-0,18) mm. Dužina spikule bila je $0,52 \pm 0,06$ (0,30-0,68) mm.

Ženka (n = 1117): Ženke su u proseku bile duge $10,75 \pm 2,99$ (5,01-22,04) mm, a široke $0,10 \pm 0,02$ (0,06-0,17) mm. Dužina jaja iznosila je $0,070 \pm 0,005$ (0,050-0,100) mm, a širina $0,042 \pm 0,003$ (0,020-0,063) mm.

Biologija vrste:

Heligmosomoides polygyrus se jednostavno održava u laboratorijskim miševima, zbog čega postoji veliki broj studija o ovoj vrsti parazita i dovoljno podataka o životnom ciklusu, koje sumira Anderson (2000). Razviće nematode *H. polygyrus* je direktno, a infektivni stadijum je slobodnoživeći L3 stupanj. Eksperimentalne studije pokazuju da je infekcija peroralna, te da su juvenilni stadijumi nesposobni da penetriraju kožu. Unutar domaćina, oni odbacuju zaštitnu ovojnici (kutikulu L2 stadijuma) i mogu se naći u tankom crevu dan nakon infekcije, gde se verovatno hrane tkivom domaćina. U toku narednog dana one probijaju mukozu i smeštaju se u blizini uzdužnog sloja crevne muskulature, bliže spoljašnjem zidu organa. Ovde se odvijaju naredna dva presvlačenja, nakon čega juvenilne jedinke dospevaju u lumen i stižu polnu zrelost. Jaja se mogu naći u fekalijama domaćina devetog do 12. dana nakon infekcije i oslobađaju se tokom narednih osam meseci. U trenutku dospevanja u spoljašnju sredinu, zigot u jajetu se sastoji od osam do 16 ćelija. Nakon završenog embrionisanja, iz jaja se izleže juvenilni oblik koji se presvlači dva puta do postizanja infektivnog stadijuma. Posmatranjem L3 stadijuma u posudama za kulturu je uočeno da oni migriraju do ivice suda i zauzimaju karakterističan uspravan stav, oslanjajući se repom o podlogu, uz rotiranje prednjeg kraja tela.

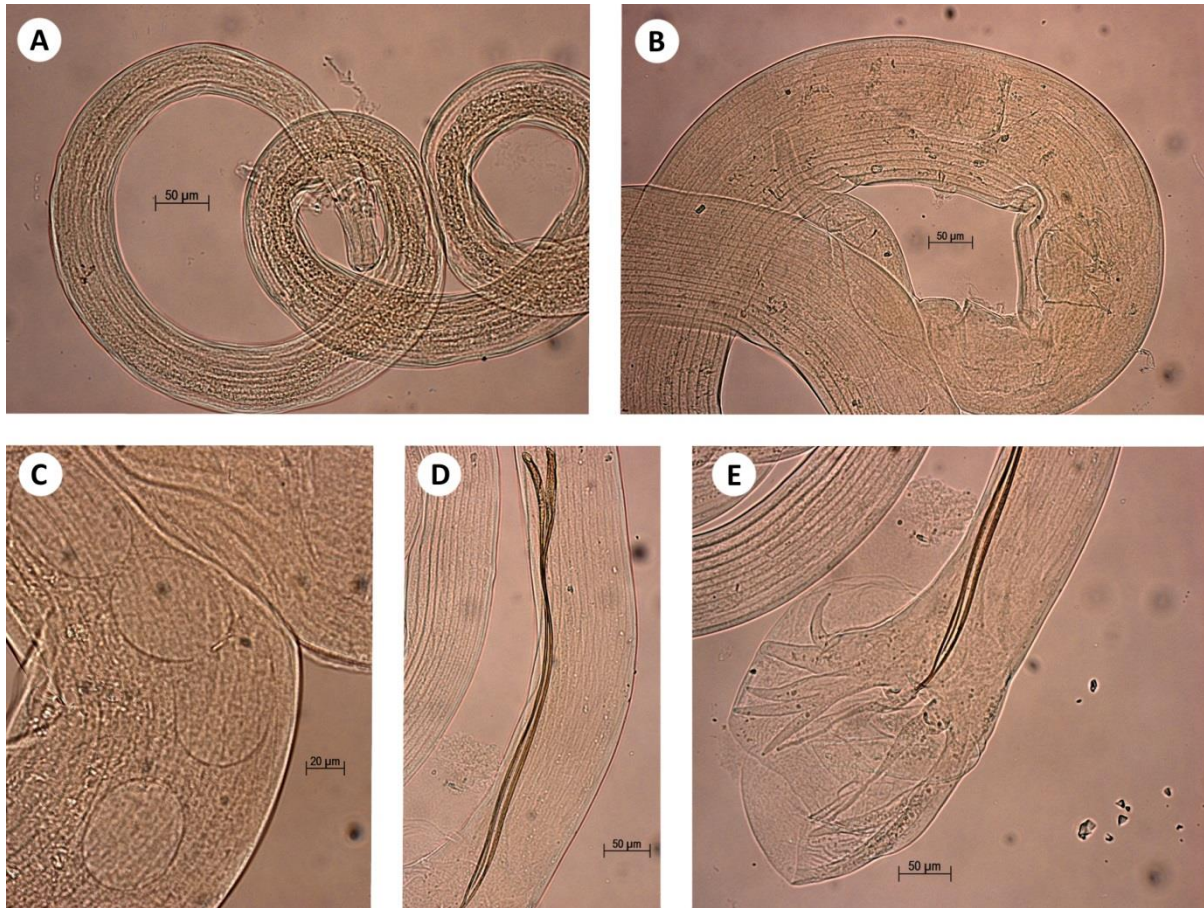
Ovakvo ponašanje se naziva niktacija, i u tom položaju mogu ostati dug period vremena. U takvom stanju ih stimulišu mehaničke vibracije, toplota ili vazдушna strujanja.

Različiti faktori utiču na odbacivanje zaštitne ovojnice, uspostavljanje juvenilnih stadijuma u crevu, njihovo presvlačenje, odabir mesta parazitiranja i preživljavanje. Scott i sar. (1999) su eksperimentalno pokazali da tip hrane laboratorijskih miševa ima efekat na uspostavljanje i preživljavanje juvenilnih stadijuma unutar domaćina. U odnosu na teksturu, oni su se uspešnije uspostavljali u domaćinima koji su dobijali praškastu hranu. Moguće objašnjenje jeste da krupnije čestice hrane izazivaju jaču crevnu peristaltiku, koja negativno deluje na njihovo pričvršćivanje. S druge strane, tip vlakana u ishrani domaćina je uticao na opstanak juvenilnih formi: preživljavanje parazita je bilo veće kada su miševi hranjeni poluprečišćenom, obrađenom hranom u kojoj je celuloza bila jedini izvor vlakana. Pretpostavlja se da je celuloza neophodna komponenta ishrane domaćina za opstanak i razmnožavanje crevnih parazita.

Hernandez i Sukhdeo (1995) su ispitivali ponašanje slobodnoživećih L3 stadijuma i asocijaciju između telesnog čišćenja kod miševa i infekcije parazitom. Kod miševa kod kojih je samočišćenje bilo sprečeno, nije dolazilo do infekcije L3 stadijumima koji su bili postavljeni na potiljak. S druge strane, kada bi miš sa L3 stupnjevima nanesenim na isto mesto bio ostavljen u kavez sa kontrolnim miševima, kontrolne jedinice su bivale zaražene. Infekcija nematomom *H. polygyrus* je vezana za higijensko ponašanje domaćina, koji se može zaraziti čišćenjem ili timarenjem kako sebe, tako i drugih jedinki. U istom istraživanju se pokazalo da urin i epidermalni lipidi miševa privlače slobodnoživeće stadijume, te da njihovo niktaciono ponašanje i infektivna sposobnost zavise od tipa supstrata. Niktacija kod *H. polygyrus* verovatno olakšava pričvršćivanje za telo domaćina, koji će se naknadno inficirati oralnim putem, prvenstveno tokom čišćenja.

Prethodni nalazi u Srbiji:

Vrsta *H. polygyrus* je često nalažena u našoj zemlji. Mészáros i sar. (1983) je beleže kod kućnog i žutogrlog miša na teritoriji Sombora, Kikinde i Zrenjanina, a u Vojvodini je konstatovana i na Fruškoj gori, kod žutogrlog miša (Habijan-Mikeš, 1990). Kod iste vrste domaćina je zastupljena i u brdsko-planinskom regionu Srbije sa značajnim prevalencama infekcije (Habijan-Mikeš i Mikeš, 1989, citirano u Habijan-Mikeš, 1990). U novije vreme je nalažen kod kućnog miša u predgrađu Beograda (Kataranovski i sar., 2008), kod riđe voluharice na Fruškoj gori (Bjelić Čabrilo i sar., 2011) i kod žutogrlog miša na Avali i Liškovcu (Čabrilo i sar., 2016).



Slika 7. *Heligmosomoides polygyrus*: A – prednji kraj tela; B – zadnji kraj tela ženke; C – jaja; D – spikule mužjaka; E – kopulatorna bursa mužjaka. Originalne fotografije.

Syphacia frederici Roman, 1945

Sinonimi: *Syphacia obvelata* (Rudolphi, 1802) sensu Genov, 1959 pro parte; Dimitrova i sar., 1961 pro parte; Dimitrova i sar., 1962 pro parte; Jančev, 1965 pro parte; Karapčanski i sar., 1969 pro parte

Lokalizacija: slepo crevo (Tenora i Mészáros, 1975; Genov, 1984), debelo crevo (Ryzhikov i sar., 1979), ređe pravo crevo (Genov, 1984)

Rasprostranjenje:

Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010)
Portugal (Eira i sar., 2006)

Južna Evropa: Italija (Goüy de Bellocq i sar., 2003; Milazzo i sar., 2010a)

Zapadna Evropa: Francuska (Asakawa i Tenora, 1996; Pisanu i sar., 2009)

Centralna Evropa: Nemačka, Austrija, Češka, Slovačka (Asakawa i Tenora, 1996)

Poljska (Hildebrand i sar., 2009)

Mađarska (Tenora i Mészáros, 1975; Asakawa i Tenora, 1996)

Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)

Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)

	Srbija (Mészáros i sar., 1983; Habijan-Mikeš, 1990; Čabrilo i sar., 2016)
Istočna Evropa:	Litvanija (Asakawa i Tenora, 1996) Ukrajina (Ryzhikov i sar., 1979)
Severna Afrika:	Tunis (Asakawa i Tenora, 1996)
Daleki Istok:	Amurska oblast Rusije (Asakawa i Tenora, 1996)

Domaćini:

Apodemus flavicollis (Genov, 1984; Hugot, 1988; Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Čabrilo i sar., 2016)

A. microps (Asakawa i Tenora, 1996)

A. mystacinus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)

A. peninsulae (Asakawa i Tenora, 1996)

A. sylvaticus (Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Hugot, 1988; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Pisanu i sar., 2009; Milazzo i sar., 2010a)

Opis vrste:

Glaveni kraj je bez vezikule, a u osnovi usana nalaze se zaobljeni bočni izraštaji kutikule koji su savijeni na mestu začetka lateralnih krila (Slika 8A). Lateralna krila su vrlo uska i pružaju se gotovo čitavom dužinom tela. Jednjak je cilindričnog oblika i blago se sužava na mestu prelaska u bulbus, prednji kraj creva je neznatno proširen. Nervni prsten smešten je na nivou sredine jednjaka, dok se ekskretorni otvor nalazi u blizini bulbusa. Mužjaci poseduju tri medioventralno postavljena grebena, spikulu i gubernakulum (Slika 8, C i D). Jaja ženki su veknastog oblika (Slika 8E) (Ryzhikov i sar., 1979).

Mužjak (n = 50): Dužina tela iznosila je $0,93 \pm 0,17$ (0,57-1,32) mm, sa širinom tela od $0,10 \pm 0,02$ (0,07-0,14) mm. Prosečna dužina spikule bila je $0,062 \pm 0,005$ (0,050-0,072) mm. Dužina gubernakuluma iznosila je $0,030 \pm 0,005$ (0,020-0,045) mm. Rep je bio dug $0,05 \pm 0,01$ (0,03-0,07) mm. Dužina jednjaka iznosila je $0,14 \pm 0,03$ (0,09-0,25) mm. Dužina bulbusa bila je $0,057 \pm 0,010$ (0,040-0,095) mm, uz širinu od $0,052 \pm 0,008$ (0,040-0,070) mm.

Ženka (n = 276): Prosečna dužina tela iznosila je $3,25 \pm 0,45$ (1,92-4,19) mm, uz širinu tela od $0,19 \pm 0,03$ (0,09-0,30) mm. Dužina jaja bila je $0,111 \pm 0,007$ (0,081-0,128) mm, a širina $0,031 \pm 0,002$ (0,024-0,037) mm. Udaljenost vulve od prednjeg kraja tela iznosila je $0,57 \pm 0,10$ (0,07-0,78) mm, a širina tela na nivou vulve bila je $0,17 \pm 0,03$ (0,13-0,27) mm. Jednjak je bio dug $0,21 \pm 0,03$ (0,14-0,33) mm, dužina bulbusa iznosila je $0,085 \pm 0,011$ (0,06-0,15) mm, a širina $0,082 \pm 0,010$ (0,04-0,11) mm.

Biologija vrste:

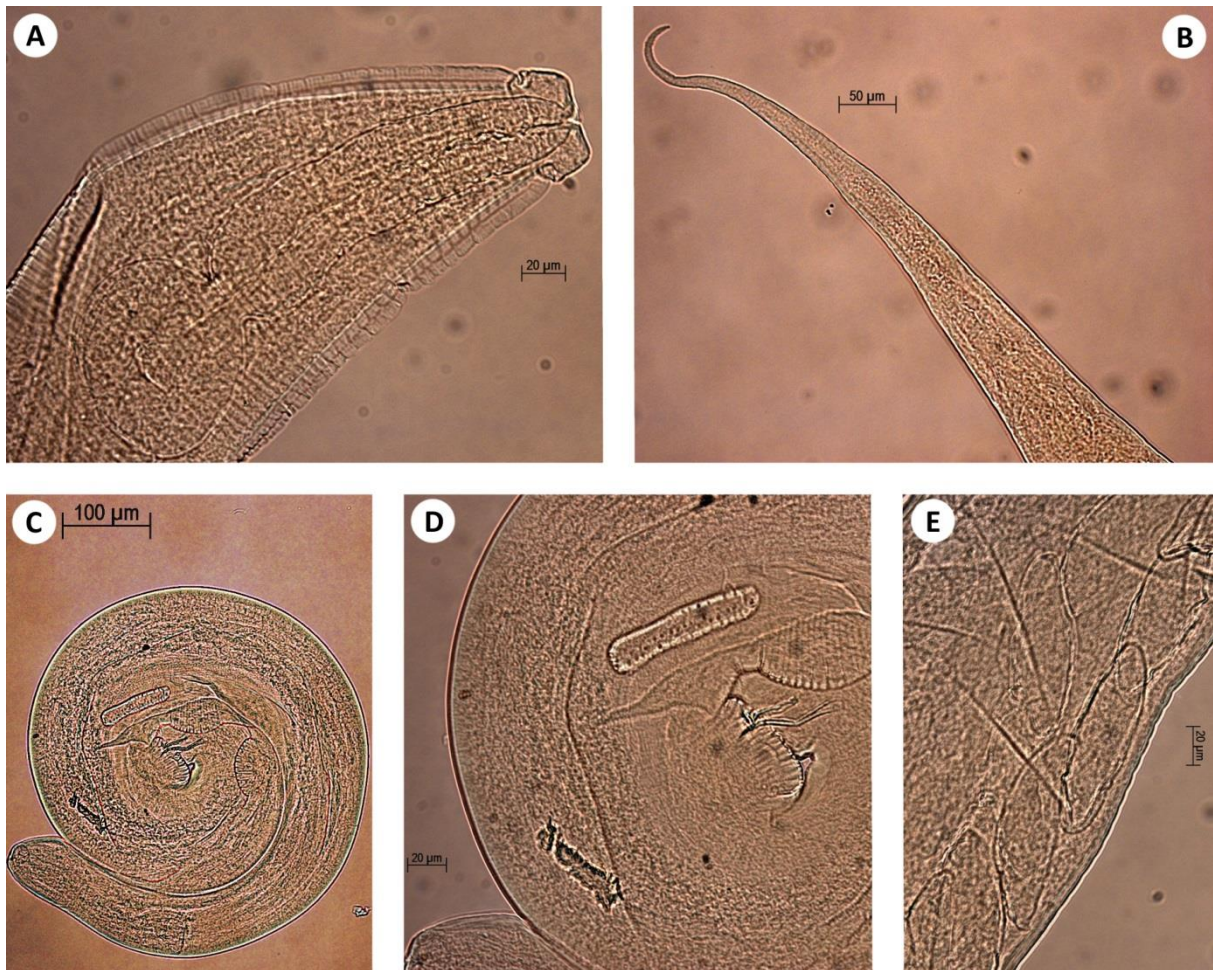
Eksperimentalne studije životnog ciklusa vrsta roda *Syphacia* su uglavnom ograničene na vrste *S. obvelata* i *S. muris* koje parazitiraju na laboratorijskim miševima i pacovima. Na osnovu podataka sumiranih u Anderson (2000) moguće je izvesti opšti obrazac razvojnog ciklusa kod čitavog roda. Vrste roda *Syphacia* karakteriše direktni životni ciklus bez slobodnoživećih juvenilnih stadijuma. Ženke su mnogo brojnije od mužjaka, i polažu svoja jaja u perianalnom regionu domaćina. Nije poznato da li aktivno dospevaju do analnog otvora ili ih nose peristaltički pokreti creva. Postoji cirkadijalni ritam u polaganju jaja, koje se kod vrste *S. muris* najčešće vrši oko podneva. Jaja su infektivna odmah nakon polaganja i domaćini ih unose oralno, najčešće već narednog dana.

Dalje razviće odvija se unutar tela domaćina. Prvo presvlačenje se verovatno dešava unutar jajeta, preostala tri usleđuju nakon izleganja juvenilne forme. Kod vrste *S. muris*, pet dana nakon infekcije su uočljiva jaja u stadijumu morule u uterusu ženki, a dva dana kasnije se jaja već pojavljuju u perianalnom regionu glodara. Pod eksperimentalnim uslovima pojedinačne ženke ove vrste su oslobađale 421-542 jaja. Mužjaci opstaju kratko: većina ih nestane do četvrtog dana nakon infekcije. Kod vrste *S. obvelata*, jaja se pojavljuju u perianalnom regionu 12 dana nakon infekcije (Anderson, 2000).

Kod vrsta roda *Syphacia* je moguća i retrofekcija kao alternativni vid infekcije. Naime, iz jaja u perianalnom regionu se mogu izleći juvenilne jedinke koje potom preko analnog otvora ulaze u crevo. Kod vrste *S. muris* postoje eksperimentalni dokazi za ovakav vid infekcije, dok se kod vrste *S. obvelata* on smatra manje verovatnim. Vrste roda *Syphacia* su sa haplodiploidnom determinacijom pola. Pretpostavlja se da je ovakav tip određivanja pola karakteristika čitavog reda Oxyurida. Iz neoplođenih jaja razvijaju se haploidni mužjaci, a iz oplodjenih diploidne ženke (Anderson, 2000).

Prethodni nalazi u Srbiji:

Syphacia frederici je u našoj zemlji prvi put konstatovana u Vojvodini kod šumskog miša na teritoriji Sombora, Kikinde i Zrenjanina (Mészáros i sar., 1983). Habijan-Mikeš (1990) je nalazi kod žutogrlog miša na Fruškoj gori, a isti autor navodi, na osnovu literaturnih podataka, rasprostranjenje ovog parazita kod istog domaćina u brdsko-planinskom regionu Srbije. Kod žutogrlog miša je nađena i u peripanonskom delu zemlje, na planinama Cer, Avala i Liškovac (Čabrilo i sar., 2016).



Slika 8. *Syphacia frederici*: A – prednji kraj tela ženke; B – zadnji kraj tela ženke; C – izgled mužjaka; D – zadnji kraj tela mužjaka sa uočljivim grebenima i spikulom; E – jaja. Originalne fotografije.

Syphacia stroma (Linstow, 1884)

Lokalizacija: tanko crevo (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984).

Rasprostranjenje:

- Severna Evropa: Norveška, Danska (Asakawa i Tenora, 1996)
Finska (Tenora i sar., 1983)
- Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Debenedetti i sar., 2016)
Portugal (Eira i sar., 2006)
- Južna Evropa: Italija (Goüy de Bellocq i sar., 2003; Milazzo i sar., 2010a)
- Zapadna Evropa: Ujedinjeno Kraljevstvo, Irska, Belgija (Asakawa i Tenora, 1996)
Francuska (Asakawa i Tenora, 1996; Pisanu i sar., 2009)
- Centralna Evropa: Švajcarska, Austrija, Češka (Asakawa i Tenora, 1996)
Nemačka (Asakawa i Tenora, 1996; Klimpel i sar., 2007a)
Slovačka (Ondříková i sar., 2010)
Mađarska (Tenora i Mészáros, 1975; Kriska, 1993; Asakawa i Tenora, 1996)
- Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)

	Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)
	Srbija (Mészáros i sar., 1983; Habijan-Mikeš, 1990; Bjelić Čabrilo i sar., 2011; Čabrilo i sar., 2016)
Istočna Evropa:	Litvanija (Asakawa i Tenora, 1996; Griekienienė, 2005)
	Belorusija (Asakawa i Tenora, 1996)
Kavkaz:	Gruzija (Asakawa i Tenora, 1996)
Severna Afrika:	Tunis (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Azija:	Uzbekistan, Kirgistan (Ryzhikov i sar., 1979)
Daleki Istok:	Primorska oblast Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)

Domaćini:

- Apodemus agrarius* (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Ondříková i sar., 2010)
- A. flavicollis* (Tenora i Mészáros, 1975; Tenora i sar., 1983; Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Griekienienė, 2005; Klimpel i sar., 2007a; Ondříková i sar., 2010; Čabrilo i sar., 2016; Debenedetti i sar., 2016)
- A. microps* (Tenora i Mészáros, 1975; Asakawa i Tenora, 1996)
- A. mystacinus* (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
- A. sylvaticus* (Tenora i Mészáros, 1975; Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Hugot, 1988; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Pisanu i sar., 2009; Milazzo i sar., 2010a)
- Micromys minutus* (Griekienienė, 2005)
- Mus musculus* (Kriska, 1993)
- Myodes glareolus* (Griekienienė, 2005)

Opis vrste:

Telo ove nematode (Slika 9) se od masivnog srednjeg dela postepeno sužava ka oba kraja. Kutikula je poprečno i uzdužno izbrazdana. Na prednjem kraju tela se nalazi kratka glavena vezikula koja najčešće ne doseže do nivoa nervnog prstena (Slika 9A). Ventrolateralne usne nose na sebi po dve bradavice sa drškama i po dve amfide. Prednji kraj jednjaka je cilindričan i sužava se neposredno ispred bulbusa. U blizini bulbusa smešten je ekskretorni otvor. Mužjaci imaju tri medioventralna grebena, dva para parakloakalnih i jedan par postkloakalnih bradavica. Genitalni aparat mužjaka čine spikula i gubernakulum, koji je distalnim delom spojen sa kutikularnim zubom zadnje usne kloake (Slika 9D). Jaja ženki su veknastog oblika (Slika 9E) (Ryzhikov i sar., 1979).

Mušjak (n = 264): Dužina tela mužjaka iznosila je $1,81 \pm 0,31$ (1,01-2,65) mm, a širina tela bila je $0,13 \pm 0,02$ (0,07-0,21) mm. Dužina spikule u proseku je bila $0,070 \pm 0,007$ (0,045-0,090) mm, a dužina gubernakuluma $0,034 \pm 0,004$ (0,020-0,042) mm. Rep je bio dug $0,13 \pm 0,02$ (0,07-0,19) mm. Dužina jednjaka iznosila je $0,22 \pm 0,03$ (0,11-0,33) mm, dužina bulbusa $0,073 \pm 0,009$ (0,050-0,100) mm, a širina bulbusa $0,067 \pm 0,010$ (0,040-0,120) mm.

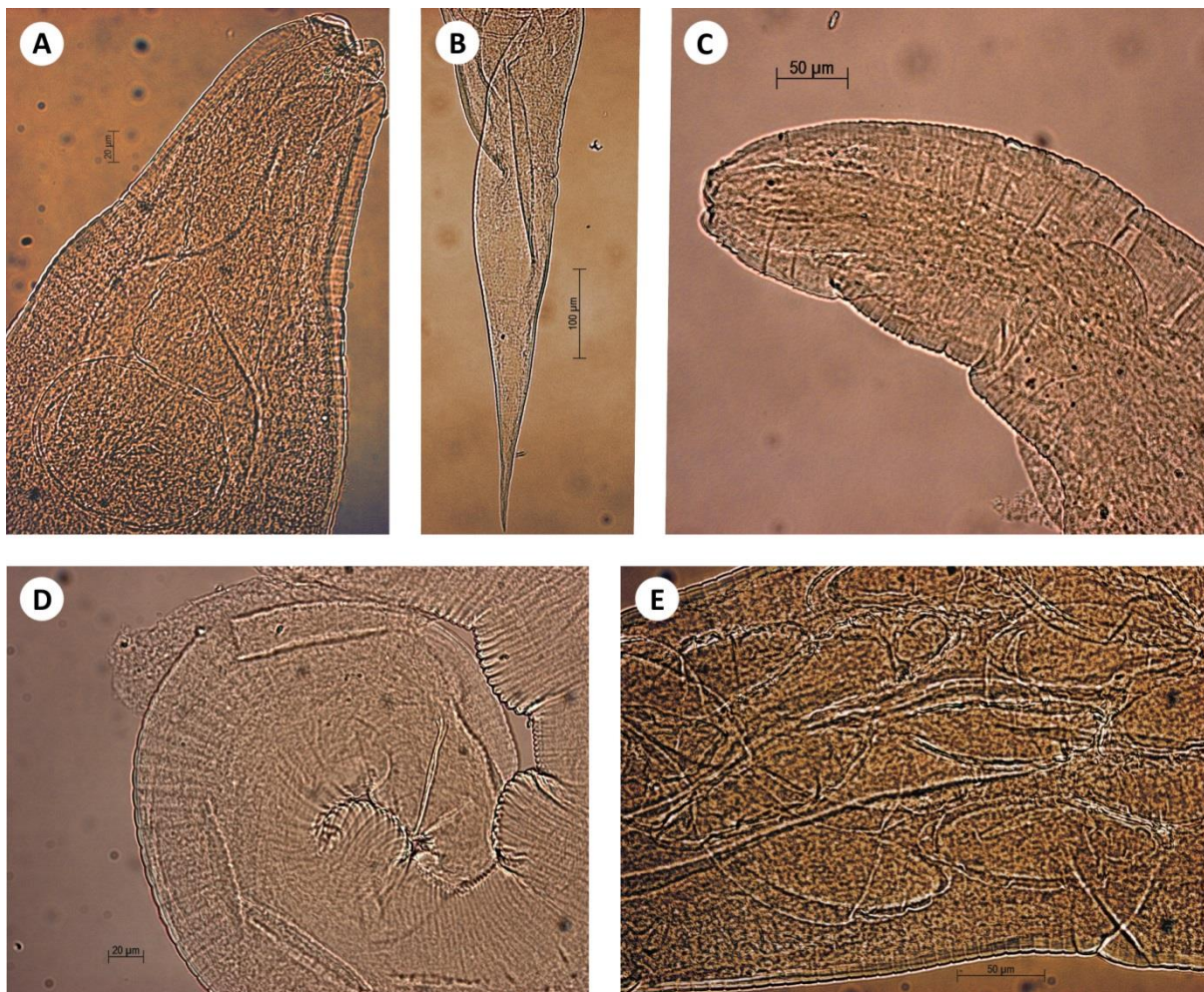
Ženka (n = 709): Prosečna dužina tela iznosila je $3,39 \pm 0,55$ (1,58-4,83) mm, dok je širina tela bila $0,25 \pm 0,05$ (0,13-0,60) mm. Dužina jaja bila je $0,134 \pm 0,007$ (0,108-0,150) mm, uz širinu jaja od $0,040 \pm 0,003$ (0,024-0,050) mm. Vulva je od prednjeg kraja tela u proseku bila udaljena $0,83 \pm 0,15$ (0,08-1,19) mm, a širina tela na nivou vulve iznosila je $0,24 \pm 0,05$ (0,07-0,37) mm. Jednjak je bio dug $0,29 \pm 0,04$ (0,18-0,38) mm, dužina i širina bulbusa bile su redom $0,094 \pm 0,011$ (0,070-0,150) mm i $0,096 \pm 0,014$ (0,050-0,160) mm.

Biologija vrste:

S. obzirom da vrsta *S. stroma* (kao i *S. frederici*) nije bila predmet većeg broja eksperimentalnih istraživanja, pojedini njeni životni ciklusi mogu se dobiti upoređivanjem sa vrstama *S. muris* i *S. obvelata*, na osnovu literaturnih podataka sumiranih u Anderson (2000). Kao i *S. frederici*, *S. stroma* je nematoda sa direktnim razvićem, pri čemu je infektivni stadijum jaje. Ženke polažu jaja u perianalnom regionu, odakle ih domaćini unose oralno. U crevima teče dalji razvoj do adultnog stadijuma. Determinacija pola je po haplodiploidnom principu; mužjaci su mnogo manje brojni od ženki. Pored oralne infekcije, retrofekcija je moguća, ali ne i potvrđen vid infekcije domaćina.

Prethodni nalazi u Srbiji:

Na teritoriji Vojvodine, *S. stroma* je zabeležena kod šumskog miša na području Kikinde, Sombora i Zrenjanina (Mészáros i sar., 1983). Kod žutogrlog miša je zastupljena u brdsko-planinskom delu zemlje (Habijan-Mikeš i Mikeš, 1989, citirano u Habijan-Mikeš, 1990), te na Fruškoj gori (Habijan-Mikeš, 1990). Na istom lokalitetu nađena je i kod riđe voluharice (Bjelić Čabrilo i sar., 2011). Kod žutogrlog miša je potvrđena i na području Avale i Liškovca (Čabrilo i sar., 2016).



Slika 9. *Syphacia stroma*: A – prednji kraj tela ženke; B – zadnji kraj tela ženke; C – prednji kraj tela mužjaka; D – zadnji kraj tela mužjaka sa uočljivim grebenima i spikulom; E – jaja. Originalne fotografije.

Aspicularis tetraptera (Nitzsch, 1821)

Sinonimi: *Ascaris tetraptera* Nitzsch, 1821, *Oxyuris tetraptera* (Nitzsch, 1821) Linstow, 1878; *Aspicularis kazakhstanica* Nasarova i Sweschnikova, 1930

Lokalizacija: debelo crevo (Taffs, 1976; Genov, 1984), slepo crevo (Taffs, 1976)

Rasprostranjenje:

- Severna Evropa: Norveška, Danska (Asakawa i Tenora, 1996)
- Jugozapadna Evropa: Španija (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010)
Portugal (Eira i sar., 2006)
- Zapadna Evropa: Ujedinjeno Kraljevstvo (Asakawa i Tenora, 1996)
- Centralna Evropa: Slovačka (Asakawa i Tenora, 1996)
Poljska (Behnke i sar., 2008a)
Mađarska (Kriska, 1993)
- Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984)
Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)

	Srbija (Mészáros i sar., 1983; Habijan-Mikeš, 1990; Kataranovski i sar., 2008; Bjelić Čabrilo i sar., 2011)
Istočna Evropa:	Litvanija (Mažeika i sar., 2003) Belorusija (Asakawa i Tenora, 1996) Krim (Asakawa i Tenora, 1996)
Bliski Istok:	Turska (Asakawa i Tenora, 1996)
Kavkaz:	Gruzija (Asakawa i Tenora, 1996)
Severna Afrika:	Tunis (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Azija:	Turkmenistan (Asakawa i Tenora, 1996)
Daleki Istok:	Japan (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984)
Severna Amerika:	SAD – Kolorado, Minesota (Doran, 1955)
Južna Amerika:	Čile (Landaela-Aqueveque i sar., 2007)

Domaćini:

Glodari:

Apodemus agrarius (Ryzhikov i sar., 1979)

A. flavicollis (Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Kirillova, 2010)

A. mystacinus (Asakawa i Tenora, 1996)

A. sylvaticus (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Eira i sar., 2006)

Mus musculus (Doran, 1955; Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Kriska, 1993; Feliu i sar., 1997; Mažeika i sar., 2003; Landaela-Aqueveque i sar., 2007; Kataranovski i sar., 2008)

Mus spretus (Fuentes i sar., 2000)

Myodes glareolus (Behnke i sar., 2008a; Bjelić Čabrilo i sar., 2011)

Rattus rattus (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)

Primati:

Homo sapiens (Genov, 1984)

Opis vrste:

Na prednjem kraju tela nalazi se proširenje kutikule u vidu okovratnika. Na nivou ovog proširenja počinju lateralna krila koja se šire u vratnom delu a potom naglo završavaju na nivou bulbosa, nakon čega se sužavaju i pružaju čitavom dužinom tela. Oko usnog otvora smeštene su tri usne sa po dve bradavice. Kanal jednjaka je trouglast na poprečnom preseku, crevo je pravo i u prednjem delu šire od bulbosa (Ryzhikov i sar., 1979). Bulbus je ovalnog oblika (Slika 10, A i B). Kod ženki je otvor vulve pomenen unazad, i nalazi se u blizu polovine tela. Rep mužjaka je kupastog oblika. U skladu sa latinskim nazivom roda, kod mužjaka vrste *A. tetraptera* spikule odsustvuju (Taffs, 1976) (Slika 10D). Jaja su ovalnog oblika i sadrže L1 stadijum (Slika 10C) (Ryzhikov i sar., 1979).

Mušjak (n = 25): Mušnjaci su u proseku bili dugi $2,93 \pm 0,54$ (1,93-3,60) mm. Širina tela iznosila je $0,18 \pm 0,03$ (0,10-0,23) mm.

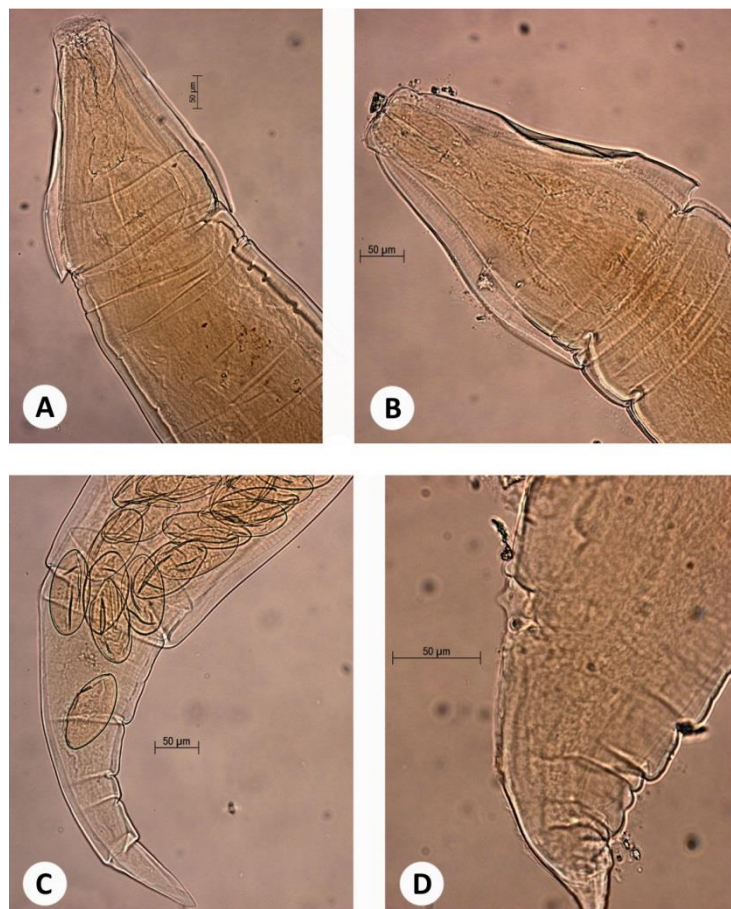
Ženka (n = 58): Prosečna dužina tela bila je $4,16 \pm 0,67$ (2,76-5,04) mm, dok je širina tela iznosila $0,24 \pm 0,03$ (0,17-0,29) mm. Dužina jaja bila je $0,093 \pm 0,003$ (0,085-0,102) mm, a širina $0,038 \pm 0,003$ (0,032-0,043) mm. Rastojanje od prednjeg kraja tela do vulve u proseku je bilo $1,74 \pm 0,25$ (1,12-1,98) mm, a širina tela na nivou vulve iznosila je $0,23 \pm 0,03$ (0,16-0,28) mm.

Biologija vrste:

Vrsta *A. tetraptera* je sa direktnim razvićem. Gravidne ženke migriraju iz proksimalnog u distalni deo kolona radi polaganja jaja, koja se izbacuju sa fecesom. Ne postoji kontinuitet niti jasan periodizam u polaganju jaja, mada je po nekim podacima ono najizraženije neposredno pred izlazak sunca, kada je produkcija izmeta najveća. Jaja postaju infektivna oko šest dana nakon što su izbačena iz tela, a novi domaćin se zarazi unošenjem jaja sa hranom ili vodom. Izleganje jaja se dešava u tankom i slepom crevu ne više od dva sata nakon ingestije, a juvenilni oblici migriraju u kolon nakon presvlačenja u L2 stadijum. Dalji razvoj protiče unutar zida kolona, u Liberkinovim kriptama, prvih četiri do pet dana, i u ovom periodu se presvlače i drugi put. Potom se premeštaju u lumen kolona, a odatle migriraju u proksimalni deo organa gde se i zadržavaju. Mužjaci postaju polno zreli oko 20, a ženke oko 23 dana nakon infekcije. Eksperimentalno je pokazano (ali ne sa apsolutnom sigurnošću) da je moguća i retrofekcija, odnosno izleganje položenih jaja unutar tela domaćina pri čemu juvenilni stadijumi migriraju iz rektuma u debelo crevo gde prolaze kroz dalji razvoj (Taffs, 1976).

Prethodni nalazi u Srbiji:

Mészáros i sar. (1983) nalaze ovu vrstu kod kućnog miša na području Sombora, Kikinde i Zrenjanina u Vojvodini. *Aspiculuris tetraptera* nalažena je i na Fruškoj gori, kod žutogrlog miša (Habijan-Mikeš, 1990) i riđe voluharice (Bjelić Čabrilo i sar., 2011). U predgrađu Beograda je zabeležena kod kućnog miša (Kataranovski i sar., 2008).



Slika 10. *Aspiculuris tetraptera*: A – prednji kraj ženke; B – prednji kraj mužjaka; C – zadnji kraj ženke sa jajima; D – zadnji kraj mužjaka. Originalne fotografije.

Rictularia proni
Seurat, 1915

Sinonimi: *Rictularia kazachstanica* Panin, 1956 sensu Prokopič i Genov (1975)

Lokalizacija: tanko crevo (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984)

Rasprostranjenje:

Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2004)
Portugal (Eira i sar., 2006)
Južna Evropa: Italija (Goüy de Bellocq i sar., 2003; Milazzo i sar., 2010a)
Zapadna Evropa: Francuska (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Evropa: Švajcarska, Slovačka, Mađarska (Asakawa i Tenora, 1996)
Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)
Srbija (Habijan-Mikeš, 1990; Bjelić Čabrilo i sar., 2011, 2013; Čabrilo i sar., 2016)
Severna Afrika: Tunis, Maroko (Asakawa i Tenora, 1996)

Domaćini:

Apodemus agrarius (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Kirillova, 2010; Bjelić Čabrilo i sar., 2013)
A. flavicollis (Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Kirillova, 2010; Čabrilo i sar., 2016)
A. mystacinus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
A. sylvaticus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Fuentes i sar., 2004; Eira i sar., 2006; Kirillova, 2010; Milazzo i sar., 2010a)
Myodes glareolus (Bjelić Čabrilo i sar., 2011)

Opis vrste:

Radi se o krupnoj nematodi kod koje su oba pola uočljiva golim okom, pogotovo ženke koje su mnogo veće od mužjaka i intenzivno crvene boje (Slika 11). Usni otvor je kod ženke postavljen subterminalno, nešto iza prednjeg kraja tela na kome se nalaze dva para papila (Slika 11, A i B), a kod mužjaka dorzalno (Slika 11C). Duž unutrašnjeg ruba usne kapsule smešteni su kutikularni zubi (24-26 kod ženke). Iza usnog otvora, duž tela se pruža četrdesetak kutikularnih grebena. Vulva ženke nalazi se na mestu prelaza jednjaka u crevo, na prednjoj polovini tela (Slika 11E). Kod mužjaka je oblast oko kloake uzdužno izbrazdana, sa tri para postkloakalnih papila. Mužjaci poseduju dve spikule, pri čemu je leva duža (Slika 11F). Jaja su ovalnog oblika (Slika 11G) (Genov, 1984).

Mušjak (n = 19): Prosečna dužina tela iznosila je $4,31 \pm 1,46$ (1,42-7,23) mm, dok je širina tela u proseku bila $0,32 \pm 0,12$ (0,11-0,58) mm. Dužina leve spikule iznosila je $0,103 \pm 0,017$ (0,070-0,150) mm, a desne $0,053 \pm 0,006$ (0,045-0,060) mm.

Ženka (n = 112): Dužina tela iznosila je $34,19 \pm 17,52$ (5,53-74,00) mm, sa širinom tela od $1,07 \pm 0,30$ (0,50-2,00) mm. Prosečna dužina jaja bila je $0,044 \pm 0,004$ (0,031-0,051) mm, dok je prosečna širina jaja bila $0,030 \pm 0,003$ (0,020-0,040) mm. Vulva se nalazila na $3,51 \pm 0,94$

(1,88-5,51) mm od prednjeg kraja tela, širina tela na nivou vulve iznosila je $0,63 \pm 0,12$ (0,32-0,90) mm.

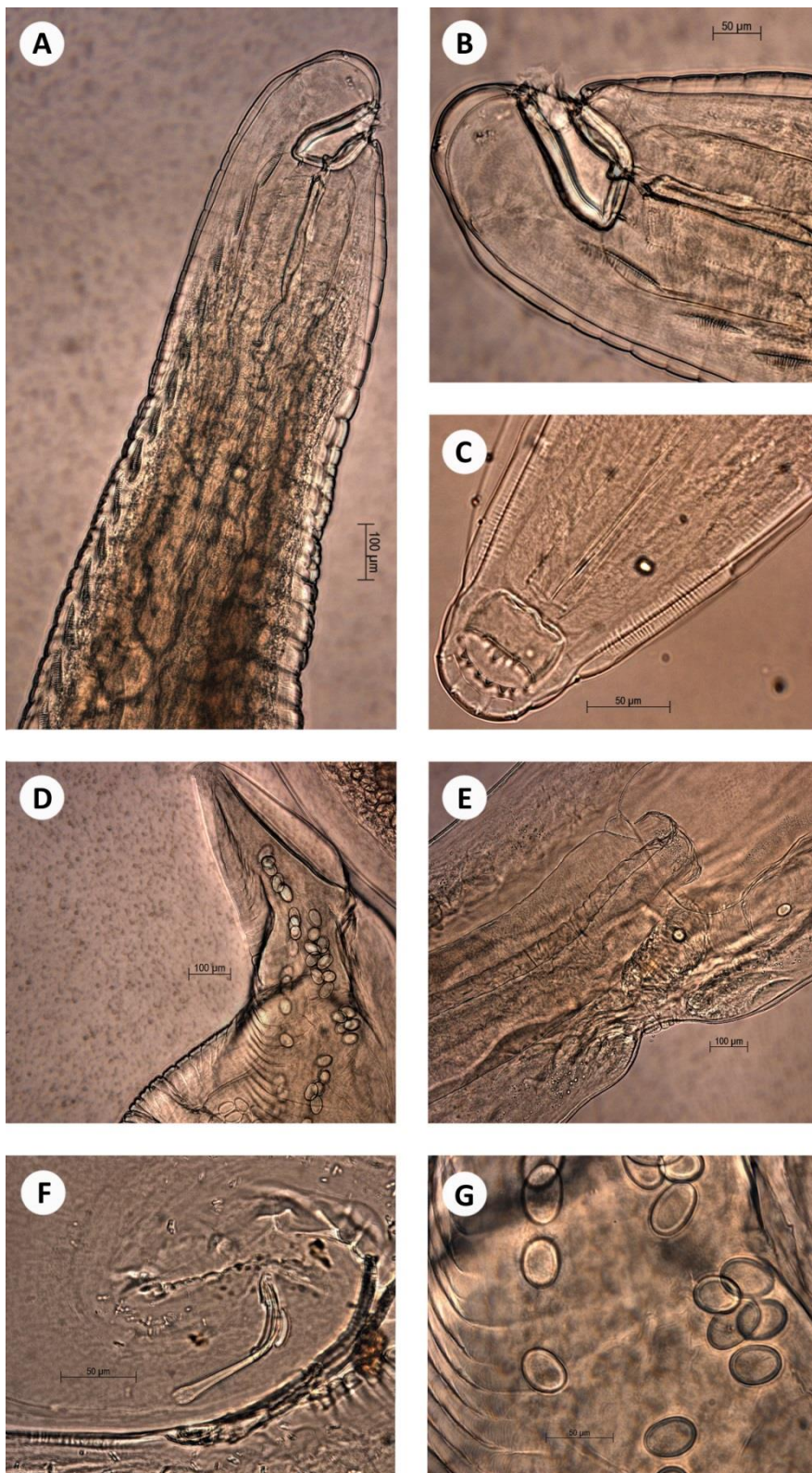
Biologija vrste:

Rictularia proni je parazit koji se češće javlja u visokoplaninskim regijama, do alpijske zone, nego u nizijskim šumskim biocenozama (Genov, 1984). Razviće je indirektno: eksperimentalno je pokazano da se juvenilne forme razvijaju u insektima redova Orthoptera (*Locusta migratoria*, *Oedipoda germanica*, *Omocestus raymondi*), Dermaptera (*Forficula auricularia*) i Coleoptera (*Tenebrio molitor*). Kod porodice Rictulariidae je daleko više proučavano razviće juvenilnih stadijuma u insektima nego razvoj u konačnom domaćinu. Jaja, u kojima se nalazi potpuno oformljen L1 stupanj, se legu u crevima insekata. L1 oblici se lokalizuju u zidu ileuma, direktno iza mesta pripajanja Malpigijevih cevčica. Njihovo prisustvo izaziva stvaranje epitelnog sincicijuma, oko koga se razvija fibrozna kapsula smeštena između kružnih mišića i epitela ileuma. Unutar kapsule dolazi do prelaska u infektivni L3 stadijum nakon dva presvlačenja koja se dešavaju trećeg i 11. dana nakon infekcije u eksperimentalnim uslovima. Infektivne forme su lako prepoznatljive po kratkom, zbijenom telu, unakrsno izbrazdanim bočnim krilima i dobro razvijenoj bukalnoj kapsuli sa zubićima (Anderson, 2000).

Poslednja dva presvlačenja nastupaju ubrzo nakon što definitivni domaćin unese infektivne stadijume. Kod šumskih miševa je treće presvlačenje zabeleženo dva do tri, a četvrto četiri dana nakon infekcije. Rani L4 stadijum je veoma sličan prethodnom; karakteristične odlike odraslih jedinki stiču se tokom prelaska u adultni stupanj. Jaja sa L1 stadijumima se mogu uočiti unutar ženki tridesetog dana nakon infekcije (Anderson, 2000).

Prethodni nalazi u Srbiji:

Rictularia proni je konstatovana kod žutogrlog miša u brdsko-planinskom delu Srbije (Habijan-Mikeš i Mikeš, 1989, citirano u Habijan-Mikeš, 1990; Čabrilo i sar., 2016). U Vojvodini je nađena kod riđe voluharice na Fruškoj gori (Bjelić Čabrilo i sar., 2011), a zabeležena je i kod prugastog miša na području Zasavice (Bjelić Čabrilo i sar., 2013).



Slika 11. *Rictularia proni*: A – prednji kraj tela ženke sa vidljivim kutikularnim grebenima; B – glava ženke; C – glava mužjaka; D – zadnji kraj tela ženke; E – vulva ženke, sa vidljivim prelazom jednjaka u crevo; F – zadnji kraj tela mužjaka sa spikulama; G – jaja. Originalne fotografije.

Mastophorus muris
(Gmelin, 1790)

Sinonimi: *Ascaris muris* Gmelin, 1790, *Protospirura muris* (Gmelin, 1790) Seurat, 1915, *P. ascaroidea* Hall, 1916, *P. gracilis* Cram, 1924, *P. columbiana* Cram, 1926, *P. marsupialis* Baylis, 1934, *P. glareoli* Soltys, 1949, *P. bestiarum* Kreis, 1953

Lokalizacija: želudac (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984)

Rasprostranjenje:

- Severna Evropa: Norveška (Asakawa i Tenora, 1996)
Finska (Tenora i sar., 1983; Haukisalme i Henttonen, 1999)
- Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010)
- Južna Evropa: Italija (Milazzo i sar., 2010b)
- Zapadna Evropa: Francuska (Asakawa i Tenora, 1996; Pisanu i sar., 2009)
- Centralna Evropa: Nemačka (Asakawa i Tenora, 1996)
Poljska (Asakawa i Tenora, 1996; Behnke i sar., 2008a)
Slovačka (Ondříková i sar., 2010)
Mađarska (Kriska, 1993)
- Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)
Srbija (Vukićević-Radić i sar., 2007)
- Istočna Evropa: Litvanija (Asakawa i Tenora, 1996; Mažeika i sar., 2003; Griekienienė, 2005)
Belorusija, Ukrajina, Moldavija, Letonija, Arhangelska i Volgogradska oblast Rusije (Ryzhikov, 1979)
- Bliski Istok: Izrael (Wertheim, 1962, citirano u Vukićević-Radić i sar., 2007)
- Kavkaz: Gruzija (Ryzhikov, 1979; Asakawa i Tenora, 1996)
Jermenija, Azerbejdžan (Ryzhikov, 1979)
- Zapadna Afrika: Nigerija (Mafiana i sar., 1997)
- Severna Azija: Komi republika Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)
- Centralna Azija: Kazahstan, Uzbekistan, Turkmenistan, Tadžikistan, Kirgistan, Altaj (Ryzhikov, 1979)
- Daleki Istok: Koreja (Asakawa i Tenora, 1996)
Amurska oblast Rusije (Asakawa i Tenora, 1996)
Primorska oblast Rusije (Ryzhikov, 1979; Asakawa i Tenora, 1996)
Habarovski kraj Rusije (Ryzhikov, 1979)
- Severna Amerika: SAD – Aljaska, Florida, Oklahoma, Džordžija, Virdžinija, Kolorado, Severna Karolina, Distrikt Kolumbija, Teksas, Mičigen, Pensilvanija (Doran, 1955)
- Južna Amerika: Argentina (Rojas i sar., 2003)
Brazil (Vicente i sar., 1997, citirano u Rojas i sar., 2003)
- Okeanija: Australija (Smales, 1992, citirano u Rojas i sar., 2003; Smales i Spratt, 2004)
Novi Zeland (Miller i Miller, 1995, citirano u Vukićević-Radić i sar., 2007)

Domaćini:

Glodari:

- Apodemus agrarius* (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
A. flavicollis (Asakawa i Tenora, 1996; Ondříková i sar., 2010)
A. mystacinus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
A. peninsulae (Asakawa i Tenora, 1996)
A. sylvaticus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Pisanu i sar., 2009)
Chionomys nivalis (Genov, 1984; Feliu i sar., 1997)
Geomys breviceps (Doran, 1955)
Graomys griseoflavus (Rojas i sar., 2003)
Microtus agrestis (Feliu i sar., 1997)
M. pennsylvanicus (Doran, 1955)
Mus musculus (Genov, 1984; Kriska, 1993; Feliu i sar., 1997; Mažeika i sar., 2003; Vukićević-Radić i sar., 2007)
M. spretus (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)
Myodes glareolus (Tenora i sar., 1983; Genov, 1984; Feliu i sar., 1997; Haukisalme i Henttonen, 1999; Grikienienė, 2005; Behnke i sar., 2008a; Kirillova, 2010)
M. rufocanus (Tenora i sar., 1983)
M. rutilus (Tenora i sar., 1983)
Oryzomys palustris (Doran, 1955)
Peromyscus leucopus (Doran, 1955)
Pitymys duodecimcostatus (Feliu i sar., 1997)
P. lusitanicus (Feliu i sar., 1997)
Rattus sordidus (Smales, 1992, citirano u Rojas i sar., 2003)
R. leucopus (Smales i Spratt, 2004)
R. norvegicus (Doran, 1955; Feliu i sar., 1997; Milazzo i sar., 2010b)
R. rattus (Feliu i sar., 1997; Mafiana i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)
Sigmodon hispidus (Doran, 1955)
Thomomys talpoides (Doran, 1955)
- ### Torbari:
- Hypsiprinnodon moschatus* (Smales, 1995, citirano u Rojas i sar., 2003)
Trichosurus vulpecula (Johnston i Mawson, 1938, citirano u Rojas i sar., 2003)

Opis vrste:

Kutikula je snažno poprečno izbrazdana, osim na glavi gde je glatka. Pored toga, glava je jasno izdvojena u odnosu na ostatak tela, te je veoma lako razlikovati prednji od zadnjeg kraja. Oko kružnog usnog otvora nalaze se dve bočno postavljene usne, a u osnovi svake je po jedan par cefaličnih papila. Svaka usna se sastoji od jednog bočnog i dva submedijalna režnja jednake veličine. U osnovi bočnih režnjeva usana nalaze se otvori amfida. Na obodu svakog režnja nalazi se devet dobro razvijenih, nejednakih kutikularnih zuba koji su ravnomerno raspoređeni na bočnim i submedijalnim režnjevima. Mužjaci poseduju četiri para prekloakalnih i dva para postkloakalnih papila, i jednu neparnu na prednjoj ivici kloake (Slika 12). Jaja ove vrste su ovalnog oblika, a ljuska im je debela i glatka (Rojas i sar., 2003).

Mužjak (n = 1): Dužina tela mužjaka iznosi 20,19 mm, a širina tela 0,64 mm. Duža spikula je dužine od 1,37 mm, a kraća od 0,71 mm.

Ženka (n = 1): Dužina tela ženke bila je 29,29 mm, sa širinom tela od 1,02 mm. Jaja su bila nedovoljno jasno uočljiva da bi bila izmerena.

Biologija vrste:

Mastophorus muris je heterokseno nematoda koja parazitira u želucu definitivnog domaćina, dok su prelazni domaćini insekti. Razviće je eksperimentalno dokazano u mnogim vrstama insekata iz redova Orthoptera (*Locusta migratoria*), Dermaptera (*Labidura riparia*), Blattodea (*Blattella germanica*, *Periplaneta americana*), Coleoptera (*Tenebrio molitor*), Siphonaptera (*Ceratophyllus anisus*, *Ctenopsyllus segnis*, *Nosopsyllus fasciatus*, *Xenopsylla cheopis*, *Ctenophthalmus arvernus*, *C. agyrtes*) i Diptera (*Phlebotomus ariasi*, *P. perniciosus*). Insekti unose jaja ishranom, i u njihovom telu se izleže L1 stadijum koji ima kukicu i nizove sitnih bodlji u glavenom regionu, te krug malih bodlji u repnom regionu. U tkivima insekata juvenilne forme se presvlače dva puta i dostižu infektivni L3 stadijum koji se odlikuje prisustvom lateralnih krila, bukalne šupljine, repnih tuberkula i slabo razvijenih začetaka polnog sistema. Infektivni oblici se inkapsulišu u hemocelu i masnom tkivu u roku od 15 dana nakon invazije tela insekta. Kod pacova, treće presvlačenje dešava se osam dana nakon infekcije, a polno zrele nematode su uočljive 28 dana nakon infekcije (Anderson, 2000).

Prethodni nalazi u Srbiji:

Prvi, i do ovog trenutka jedini nalaz nematode *M. muris* u našoj zemlji potiče iz kućnog miša predgrađa Beograda (Vukićević-Radić i sar., 2007).



Slika 12. *Mastophorus muris*: A – prednji kraj tela ženke; B – prednji kraj tela mužjaka; C – zadnji kraj tela mužjaka sa spikulama. Originalne fotografije.

Trichuris muris
(Schrank, 1788)

Sinonimi: *Trichocephalus muris* Schrank, 1788, *Trichocephalus opaca* Barker i Noyes, 1915 sensu Jančev i Karapčanski, 1974

Lokalizacija: slepo i debelo crevo (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984)

Rasprostranjenje:

Severna Evropa: Danska (Asakawa i Tenora, 1996)

Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Debenedetti i sar., 2016)
Portugal (Eira i sar., 2006)

Južna Evropa: Italija (Goüy de Bellocq i sar., 2003)

Zapadna Evropa: Ujedinjeno Kraljevstvo, Irska, Belgija (Asakawa i Tenora, 1996)
Francuska (Asakawa i Tenora, 1996; Pisanu i sar., 2009)

Centralna Evropa:	Nemačka, Švajcarska, Poljska, Češka, Slovačka (Asakawa i Tenora, 1996) Mađarska (Kriska, 1993)
Jugoistočna Evropa:	Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996) Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996) Srbija (Mészáros i sar., 1983; Habijan-Mikeš, 1990; Kataranovski i sar., 2008; Bjelić Čabrilo i sar., 2011, 2013; Kataranovski i sar., 2011; Čabrilo i sar., 2016) Bosna i Hercegovina (Baruš i Daniel, 1972)
Istočna Evropa:	Litvanija (Grikienienė, 2005) Belorusija, Krim (Asakawa i Tenora, 1996)
Kavkaz:	Gruzija (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Azija:	Uzbekistan, Turkmenistan (Asakawa i Tenora, 1996)
Daleki Istok:	Primorska oblast Rusije (Asakawa i Tenora, 1996)
Zapadna Afrika:	Nigerija (Mafiana i sar., 1997)
Severna Amerika:	SAD – Indijana, Montana (Doran, 1955)
Okeanija:	Nova Gvineja (Smales i Spratt, 2004)

Domaćini:

- Apodemus agrarius* (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Kirillova, 2010)
A. flavicollis (Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Kirillova, 2010; Čabrilo i sar., 2016; Debenedetti i sar., 2016)
A. microps (Asakawa i Tenora, 1996)
A. mystacinus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
A. sylvaticus (Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Pisanu i sar., 2009; Kirillova, 2010; Bjelić Čabrilo i sar., 2013)
Arvicola terrestris (Genov, 1984)
Chionomys nivalis (Genov, 1984)
Microtus agrestis (Grikienienė, 2005)
M. arvalis (Baruš i Daniel, 1972; Genov, 1984; Grikienienė, 2005; Kirillova, 2010)
M. oeconomus (Grikienienė, 2005)
M. subterraneus (Genov, 1984)
Mus musculus (Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Kriska, 1993; Feliu i sar., 1997; Kataranovski i sar., 2008)
M. spretus (Feliu i sar., 1997)
Myodes glareolus (Genov, 1984; Grikienienė, 2005; Bjelić Čabrilo i sar., 2011; Kirillova, 2010)
Rattus leucopus (Smales i Spratt, 2004)
R. norvegicus (Doran, 1955; Feliu i sar., 1997; Kataranovski i sar., 2011)
R. rattus (Genov, 1984; Mafiana i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)

Opis vrste:

Trichuris muris se veoma lako prepoznaje i makroskopski po karakterističnoj morfologiji: prednji deo tela je tanak i končast (Slika 13A), a zadnji debeo. Polovi se mogu razlikovati po zadnjem kraju tela, koji je kod mužjaka spiralno uvijen (Slika 13C) a kod ženke neznatno ventralno povijen (Slika 13B). Kutikula je fino poprečno izbrazdana. Na ventralnoj strani prednjeg dela tela nalazi se bacilarna traka koju formiraju tačkasta uzdignuća. Usni otvor je

jednostavno građen, bez usana, i vodi u dug, uzak jednjak koji je okružen redom ćelija (stihocita). Katkad se na prednjem kraju tela može videti i mali stilet. Odnos prednjeg i zadnjeg dela tela varira sa uzrastom, a i razlikuje se između polova. Kod mužjaka iznosi 1,3-1,9:4, a kod ženki 2,1-2,7:1. Spikularna ovojnica mužjaka je prekrivena finim kupastim trnolikim izraštajima (Slika 13D). Jaja su bačvasta, sa polarnim poklopcima; po obliku nalikuju na plod limuna (Slika 13E) (Ryzhikov i sar., 1979).

Mužjak (n = 98): Dužina i širina tela (na prednjem kraju tela) mužjaka iznosile su redom $20,40 \pm 5,81$ (10,30-34,39) mm odnosno $0,08 \pm 0,04$ (0,05-0,26) mm. Dužina spikule bila je $0,72 \pm 0,10$ (0,42-0,99) mm.

Ženka (n = 58): Ženke su u proseku bile duge $27,30 \pm 8,05$ (16,41-49,99) mm, a širina na prednjem kraju tela iznosila je $0,09 \pm 0,03$ (0,06-0,20) mm. Dužina jaja iznosila je $0,053 \pm 0,003$ (0,047-0,059) mm, a širina jaja $0,028 \pm 0,002$ (0,021-0,030) mm.

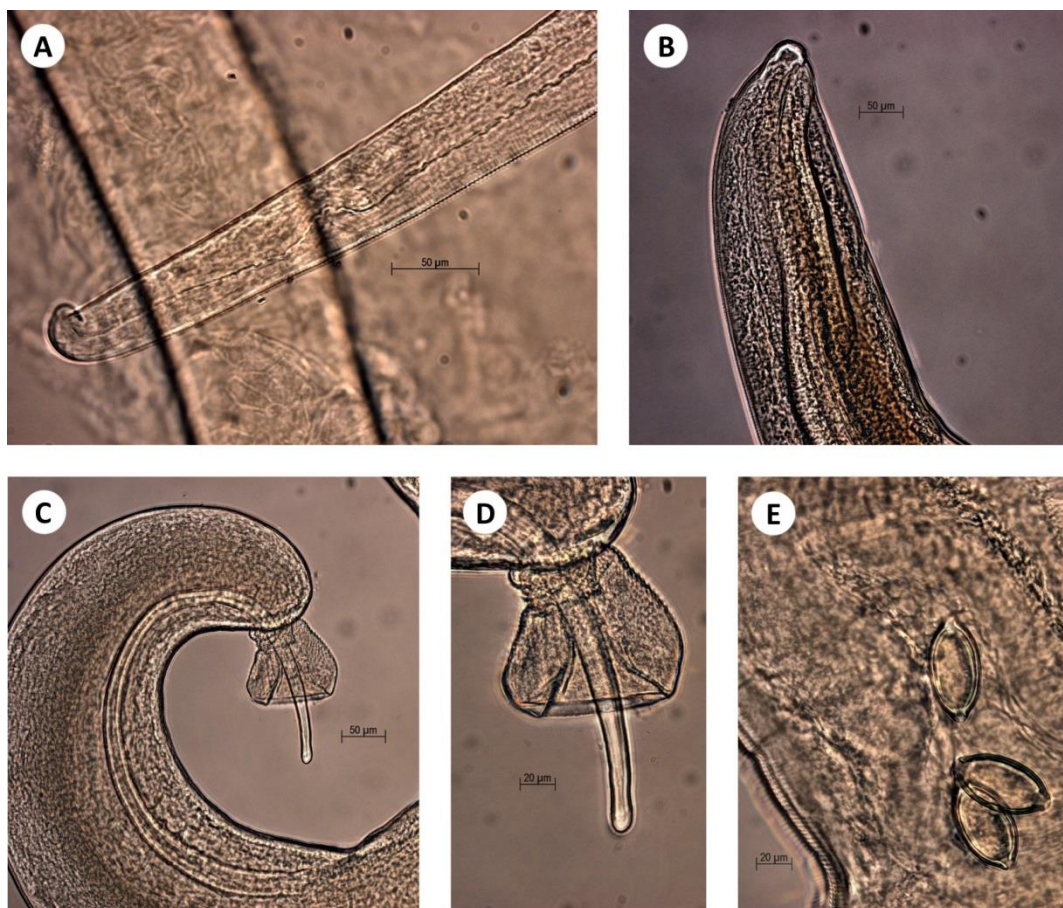
Biologija vrste:

Od imenovanja roda *Trichuris* 1761. godine pa do današnjeg dana, vrsta *T. muris* je bila predmet opsežnih i mnogobrojnih istraživanja u populacijama laboratorijskih miševa, pre svega kao osnova za poređenje sa čovečijim parazitom *T. trichiura*. Izučavane su osobine parazita, životni ciklus i biologija vrste, ali i interakcije sa imunskim sistemom domaćina u cilju razvoja vakcina (Hurst i Else, 2013). Krajnji rezultat akumulacije saznanja prikupljenih tokom vekova istraživanja jeste izuzetno dobro poznavanje ove vrste i njenog razvića.

Životni ciklus je direktan, bez slobodnoživećih formi. Infektivni stadijum je jaje, koje dospeva u spoljašnju sredinu preko fecesa domaćina. Neophodno je približno dva meseca da bi jaja postala embrionisana i infektivna. Nakon ingestije jaja, ona se nagomilavaju u slepom crevu domaćina i iz njih se legu L1 stadijumi, oko sat i po nakon infekcije. Interakcija sa crevnom mikroflorom je od ključnog značaja za izleganje jaja, i pretpostavlja se da je to i razlog zbog kojeg do njega dolazi u cekumu, gde se nalazi najveća akumulacija crevnih bakterija. L1 stupnjevi nakon izlaska iz jaja probijaju zid slepog creva i proksimalnog kolona. Tokom boravka u epitelnom sloju one se presvlače tri puta, 9-11, 17 i 22 dana nakon infekcije, s tim što vreme presvlačenja varira u zavisnosti od soja domaćina. Kako se nematode razvijaju, njihov zadnji deo tela zalazi u lumen crevne cevi. Do 32. dana nakon infekcije odrasli mužjaci i ženke su uočljivi u cekumu i proksimalnom kolonu. Prednji deo tela parazita je zariven u modifikovane epitelne ćelije koje formiraju tunele gotovo sincicijelne građe. Elektronskom mikroskopijom je pokazano da adulti *T. muris* imaju direktan kontakt sa citoplazmom modifikovanih epitelnih ćelija. Naime, probijanje parazita kroz epitel dovodi do prskanja okolnih ćelija, i to pre svega razaranjem njihovih bočnih zidova, ostavljajući apikalne i bazalne zidove koji formiraju tunele u kojima su crvi smešteni (Klementowicz i sar., 2012).

Prethodni nalazi u Srbiji:

Mészáros i sar. (1983) registruju nematodu *T. muris* kod kućnog i šumskog miša na teritoriji Vojvodine (Sombor). Sledeći nalaz datira iz prve godine naredne decenije, a potiče od žutogrlog miša sa Fruške gore (Habijan-Mikeš, 1990). Na području grada Beograda i njegovih predgrađa, vrsta je nađena kod kućnog miša (Kataranovski i sar., 2008) i mrkog pacova (Kataranovski i sar., 2011). Još jedan nalaz sa Fruške gore, ovoga puta iz riđe voluharice, publikovan je 2011. godine (Bjelić Čabrilo i sar., 2011). Na području Zasavice *T. muris* je nađen kod šumskog miša (Bjelić Čabrilo i sar., 2013), a kod žutogrlog miša je zabeležen na planinama Avala i Liškovac (Čabrilo i sar., 2016).



Slika 13. *Trichuris muris*: A – prednji kraj tela; B – zadnji kraj tela ženke; C – zadnji kraj tela mužjaka; D – detalj spikule i ovojnice spikule mužjaka; E – jaja. Originalne fotografije.

Aonchotheca annulosa (Dujardin, 1845)

Sinonimi: *Calodium annulosum* Dujardin, 1845, *Capillaria annulosa* (Dujardin, 1845), *Thominx sadovskoi* (=sadovskajae) Morozov u Skrjabin, Shikhobalova i Orlov, 1957, *T. platyrrhinorum* Baruš, 1961

Lokalizacija: tanko crevo (Moravec i Baruš, 1991), jetra (?) (Debenedetti i sar., 2014)

Rasprostranjenje:

- Jugozapadna Evropa: Španija (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Debenedetti i sar., 2014)
- Zapadna Evropa: Francuska (Pisanu i sar., 2007, 2009)
Belgija (Asakawa i Tenora, 1996)
- Centralna Evropa: Slovačka (Ondříková i sar., 2010)
Češka (Asakawa i Tenora, 1996)
Poljska (Behnke i sar., 2008a; Hildebrand i sar., 2009)
- Istočna Evropa: Litvanija (Grikienienė, 2005)
Belorusija, Ukrajina, Moldavija (Genov, 1984)
Lenjingradska oblast Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)
- Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984)

	Rumunija (Asakawa i Tenora, 1996)
	Srbija (Mészáros i sar., 1983; Čabrilo i sar., 2016)
Bliski Istok:	Turska (Umur i sar., 2012)
	Izrael (Asakawa i Tenora, 1996)
Kavkaz:	Gruzija (Genov, 1984)
Severna Afrika:	Tunis (Asakawa i Tenora, 1996)
Centralna Azija:	Kazahstan, Turkmenistan (Genov, 1984)
Daleki Istok:	Habarovski kraj Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)
	Primorska oblast Rusije (Genov, 1984)

Domaćini:

Glodari:

Apodemus agrarius (Kirillova, 2010)

A. flavicollis (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Hildebrand i sar., 2009; Kirillova, 2010; Ondříková i sar., 2010; Čabrilo i sar., 2016)

A. sylvaticus (Mészáros i sar., 1983; Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Pisanu i sar., 2009; Kirillova, 2010; Debenedetti i sar., 2014)

Myodes glareolus (Genov, 1984; Feliu i sar., 1997; Grikienienė, 2005; Behnke i sar., 2008a; Hildebrand i sar., 2009; Kirillova, 2010)

Rattus norvegicus (Feliu i sar., 1997)

R. rattus (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)

Tamias sibiricus (Pisanu i sar., 2007)

Primati:

Cebus capucinus (Baruš, 1961, citirano u Moravec i Baruš, 1991 i Umur i sar., 2012)

Papio hamadryas (Umur i sar., 2012)

Opis vrste:

Aonchotheca annulosa je nematoda srednje veličine sa glatkom kutikulom (Slika 14). Hipodermis formira lateralne bacilarne trake. Glaveni kraj je uzak i na vrhu zaobljen, bez vidljivih oralnih papila (Slika 14A). Jednjak je dug i muskulozan, a na mestu njegovog prelaska u crevo se nalazi par malih ćelija krilastog oblika. Stihozom se sastoji od 34 do 47 svetlo obojenih stihocita sa krupnim jedrima, koje su podeljene na sedam do deset transverznih prstenova. Spikula mužjaka je duga, uska i sklerotizovana, glatke površine (Slika 14C). Ovojnica spikule je bez bodlji, uzana i veoma dugačka. Na zadnjem kraju tela mužjaka se nalazi membranozna bursa koju podupiru dva krupna subventralna režnja, otvor kloake je postavljen subterminalno. Kod mužjaka se javljaju i dobro razvijena kaudalna krila. Jaja ove vrste su ovalna, sa polarnim poklopcima koji vidljivo štrče u odnosu na ivice jajeta (Slika 14D) (Moravec i Baruš, 1991).

Mušjak (n = 78): Prosečna dužina tela iznosila je $24,18 \pm 2,90$ (11,84-28,95) mm. Širina tela je u proseku $0,048 \pm 0,006$ (0,035-0,060) mm. Dužina spikule bila je $1,29 \pm 0,17$ (0,85-1,90) mm.

Ženka (n = 138): Ženke su bile duge $29,32 \pm 4,30$ (19,51-37,41) mm, a široke $0,06 \pm 0,01$ (0,03-0,08) mm. Dužina jaja iznosila je $0,056 \pm 0,003$ (0,050-0,068) mm, a širina $0,024 \pm 0,002$ (0,020-0,037) mm. Odstojanje od prednjeg kraja tela do vulve, izmereno kod jedne jedinice, iznosilo je 7,99 mm, a širina tela na nivou vulve 0,05 mm.

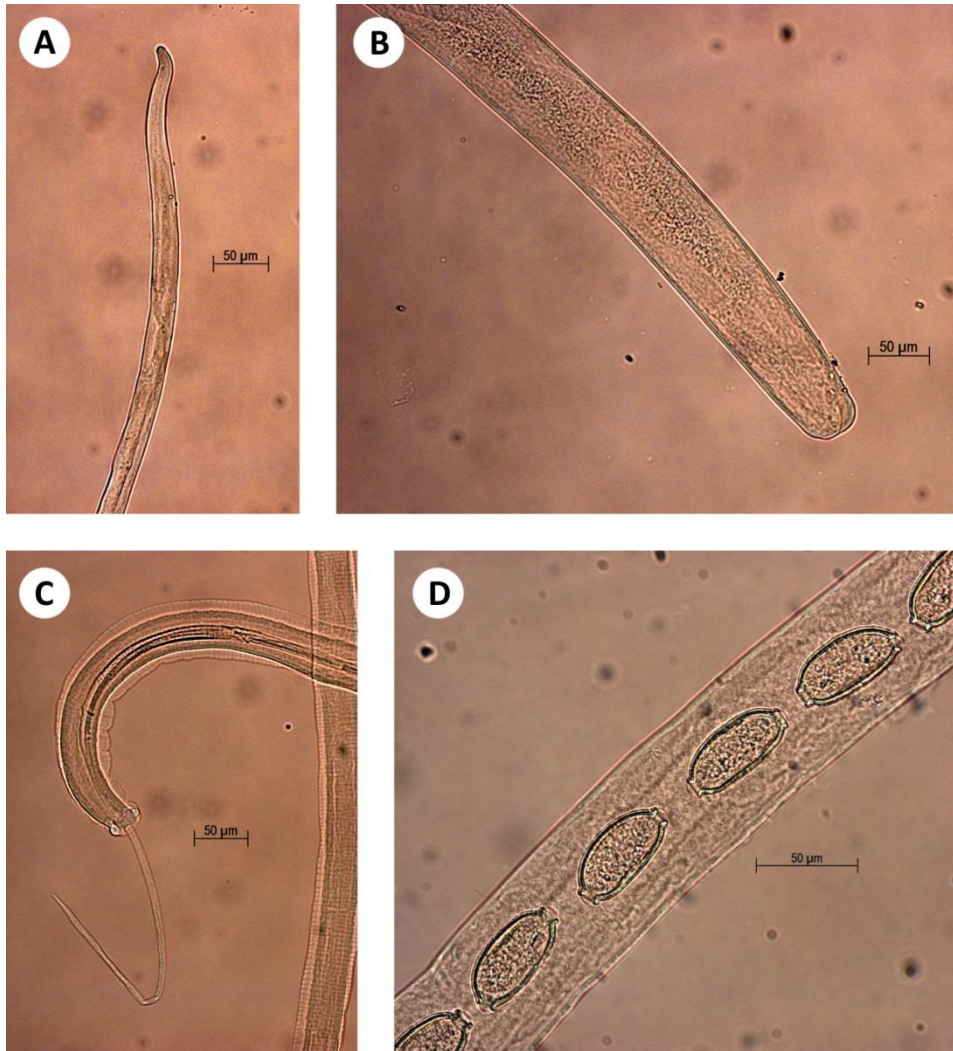
Biologija vrste:

Životni ciklus vrste *A. annulosa* još uvek nije u potpunosti rasvetljen. Tako je, na primer, Feliu i sar. (1997) navode kao vrstu sa direktnim, a Fuentes i sar. (2004) kao vrstu sa indirektnim razvićem; Pisanu i sar. (2009) ističu da je njen životni ciklus nepoznat. Po Debenedetti i sar. (2014), ova nematoda je heteroksena vrsta koja se razvija preko beskičmenjačkog prelaznog domaćina, verovatno kišne gliste. Autori smatraju da se konačni domaćin zarazi nakon ingestije L3 stadijuma koji se razvijaju u prelaznom domaćinu. Oni dospevaju do creva gde od njih nastaju odrasle jedinice koje započinju razmnožavanje. Jaja se izbacuju u spoljašnju sredinu fecesom i postaju infektivna nakon nekoliko dana. U telu prelaznog domaćina se iz njih legu L1 juvenilni stupnjevi. Međutim, ovakav životni ciklus je kontradiktoran sa postojećim podacima vezanim za parazitske nematode natfamilije Trichinelloidea, kod kojih je infektivni stadijum, čak i kod vrsta čiji juvenilni oblici određeno vreme provode unutar oligoheta ili riba, po pravilu L1 (Anderson, 2000). S tim u vezi, oligohete bi, ukoliko učestvuju u životnom ciklusu *A. annulosa*, pre predstavljale paratenične nego prave prelazne domaćine.

Debenedetti i sar. (2014) navode podatke o prisustvu *A. annulosa* van crevnog trakta, u jetri. Jetra šumskog miša zaražena ovim nematodama je ispoljavala patološke promene u vidu nadutosti, blede boje i prisustva perforacija na površini i u parenhimu. Prisustvo ovakvih promena sugerise da su nematode parazitirale na jetri u trenutku smrti domaćina, umesto da su naknadno migrirale iz creva nakon uginuća miša. Pritom jetra predstavlja ektopičnu (aberantnu) lokalizaciju za ovu vrstu.

Prethodni nalazi u Srbiji:

Kao *Capillaria annulosa*, ova vrsta je registrovana kod šumskog miša u Vojvodini, u regionu Zrenjanina (Mészáros i sar., 1983). U novije vreme je konstatovana na planinama Avala i Liškovac, kod žutogrlog miša (Čabrilo i sar., 2016).



Slika 14. *Aonchotheca annulosa*: A – prednji kraj tela; B – zadnji kraj tela ženke; C – zadnji kraj tela mužjaka sa spikulom; D – jaja. Originalne fotografije.

Eucoleus sp.

Lokalizacija (vrste koje parazitiraju u glodarima): želudac (Behnke i sar., 1993; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Moravec, 2000; Sainz-Elipe i sar., 2007; Debenedetti i sar., 2014; Rothenburger i sar., 2014), jednjak (Ryzhikov i sar., 1979; Moravec, 2000), jetra (?) (Debenedetti i sar., 2014)

Rasprostranjenje:

Jugozapadna Evropa: Španija (Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Sainz-Elipe i sar., 2007)
 Portugal (Behnke i sar., 1993)
 Centralna Evropa: Nemačka (Klimpel i sar., 2007a)
 Češka, Slovačka (Moravec, 2000)
 Južna Evropa: Italija (Goüy de Bellocq i sar., 2003; Milazzo i sar., 2010b)
 Jugoistočna Evropa: Bugarska (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996)
 Srbija (Habijan-Mikeš, 1990)
 Kavkaz: Gruzija (Ryzhikov i sar., 1979)
 Centralna Azija: Altaj (Ryzhikov i sar., 1979)

Daleki Istok: Habarovski kraj Rusije (Ryzhikov i sar., 1979)
Primorski region Rusije (Asakawa i Tenora, 1996)
Okeanija: Australija, Nova Gvineja (Smales i Spratt, 2004)

Domaćini:

Apodemus agrarius (Ryzhikov i sar., 1979)
A. flavicollis (Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990)
A. sylvaticus (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Goüy de Bellocq i sar. 2003; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Klimpel i sar., 2007a; Debenedetti i sar., 2014)
Arvicola sapidus (Feliu i sar., 1997)
A. terrestris (Feliu i sar., 1997)
Microtus arvalis (Feliu i sar., 1997)
Mus spretus (Behnke i sar., 1993; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000; Sainz-Elipse i sar., 2007)
Myodes glareolus (Kirillova, 2010)
Rattus leucopus (Smales i Spratt, 2004)
R. norvegicus (Feliu i sar., 1997; Milazzo i sar., 2010b)
R. rattus (Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000)

Karakteristike roda:

Rod *Eucoleus* obuhvata parazite mišolikih glodara (*Apodemus*, *Micromys*, *Mus*, *Rattus*), zveri (*Canis*, *Felis*, *Lynx*, *Martes*, *Meles*, *Ursus*, *Vulpes*), rovčica (*Neomys*, *Sorex*) i ježeva (*Erinaceus*). Vrsta *E. aerophilus* se javlja i kod čoveka. Ove nematode parazitiraju u respiratornom (frontalni sinusi, nozdrve, grkljan, dušnik, bronhije, pluća) i digestivnom (jednjak, želudac) sistemu domaćina (Moravec, 2000). Za dve vrste roda *Eucoleus* (Slika 15) koje najčešće parazitiraju na mišolikim glodarima (*E. bacillatus* i *E. gastricus*) karakteristično je prisustvo bacilarnih traka koje formira hipodermis. Na prelazu jednjaka u crevo nalazi se par žlezdanih ćelija. Spikula mužjaka je uska, slabo sklerotizovana, te je zaštićena ovojnicom koja nosi izdužene bodlje (Slika 15C) (Moravec, 2000). Jaja su bačvasta, sa polarnim poklopcima (Slika 15D) (Ryzhikov i sar., 1979).

Mušjak (n = 17): Dužina tela je u proseku bila $29,15 \pm 4,77$ (20,59-37,69) mm, sa širinom tela od $0,09 \pm 0,01$ (0,07-0,11) mm. Dužina spikule iznosila je $1,11 \pm 0,14$ (0,84-1,30) mm.

Ženka (n = 4): Dužina tela iznosila je $70,71 \pm 22,98$ (54,46-86,96) mm. Širina tela iznosila je $0,13 \pm 0,02$ (0,12-0,15) mm. Dužina jaja je u proseku bila $0,061 \pm 0,002$ (0,060-0,063) mm, dok je prosek širine jaja iznosio $0,029 \pm 0,002$ (0,026-0,030) mm.

Biologija vrsta roda *Eucoleus*:

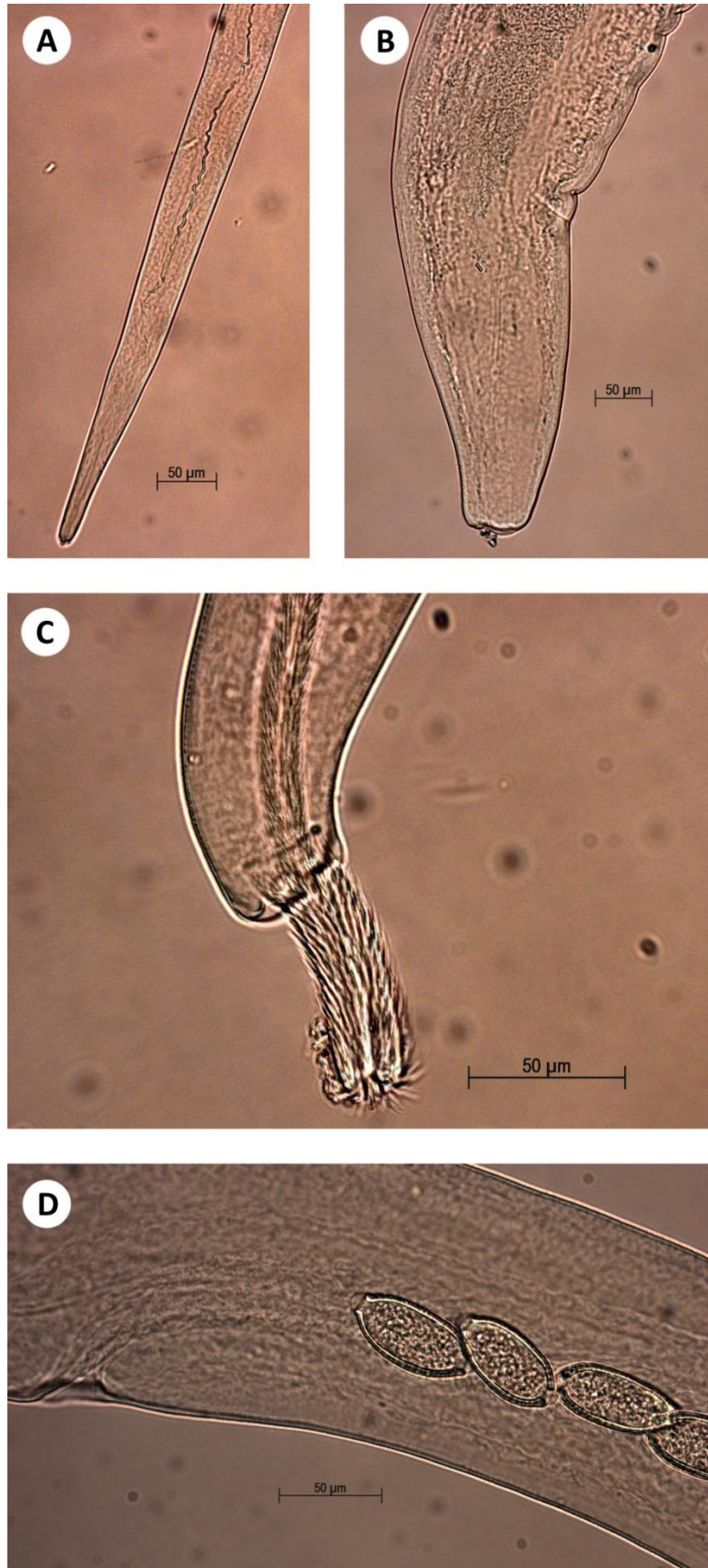
Životni ciklus vrsta roda *Eucoleus* je, kao i kod većine predstavnika kapilaridnih nematoda, nepoznat (Behnke i sar., 1993; Pisanu i sar., 2009; Debenedetti i sar., 2014). Pretpostavlja se da je razviće ovih nematoda direktno (npr. Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Seinz-Elipse i sar., 2007). Anderson (2000) daje opšti opis ciklusa vrsta potfamilije Capillariinae. Neembrionisana jaja ovih nematoda se oslobađaju iz epitela digestivne cevi tokom obnove ćelija i dospevaju u lumen, a zatim se kreću niz creva i izbacuju u spoljašnju sredinu fecesom. Unutar jaja se, pri odgovarajućim uslovima temperature i vlažnosti, formira L1 stadijum. Embrionisana jaja su kod nekih vrsta odmah infektivna, dok kod drugih moraju biti progutana od strane kišnih glista, unutar kojih dolazi do izleganja ali ne i do presvlačenja juvenilnog oblika koji ostaje u L1 stadijumu.

Dve vrste roda *Eucoleus* koje najčešće parazitiraju na glodarima, *E. bacillatus* i *E. gastricus*, javljaju se u želucu domaćina. Polno zrele jedinke su smeštene duboko u zidu organa i međusobno su ispreplitanе. Kroz mukožu štrči samo mali deo tela ženki, što omogućava oslobađanje jaja u crevni trakt (Debenedetti i sar., 2014). Rothenburger i sar. (2014) navode da vrsta roda *Eucoleus* u mukozi želuca mrkog pacova dovodi do patoloških promena, među kojima su najčešće hiperkeratinoza, hiperplazija mukoze, pojava gnojnih plikova i upala submukoze. Autori sugerišu da je vrsta nađena u navedenoj studiji verovatno *E. gastricus*, s obzirom da za *E. bacillatus* ne postoji pouzdani nalaz kod mrkog pacova.

Debenedetti i sar. (2014), pored *A. annulosa*, navode i *E. bacillatus* iz jetre šumskog miša. Kao i u slučaju *A. annulosa*, najverovatnije je da je nematoda parazitirala u jetri u trenutku smrti životinje, budući da inflamatorni odgovor organa isključuje mogućnost migracije nakon uginuća.

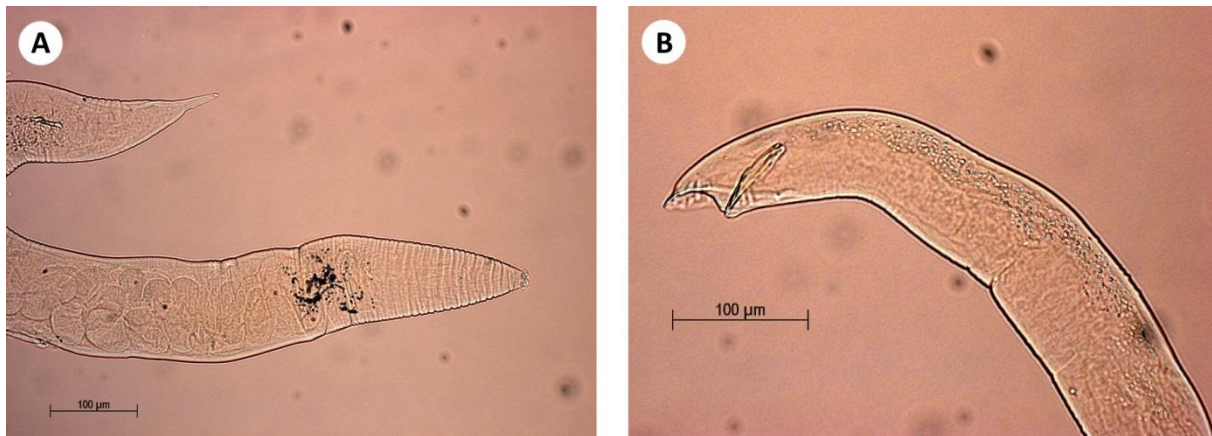
Prethodni nalazi u Srbiji:

Vrsta *E. gastricus* je, kao *Thominx gastrica*, opisana kod žutogrlog miša na Fruškoj gori (Habijan-Mikeš, 1990) što je prvi i, do ovog trenutka, jedini nalaz vrsta ovog roda u našoj zemlji.



Slika 15. *Eucoleus* sp.: A – prednji kraj tela; B – zadnji kraj tela ženke; C – zadnji kraj tela mužjaka sa spikulom; D – vulva ženke sa jajima. Originalne fotografije.

Pored devet navedenih i opisanih vrsta intestinalnih nematoda, kod jedne ženke žutogrlog miša sa lokaliteta Župa je u debelom i pravom crevu nađeno šest jedinki valjkastih crva koje su determinisane samo do roda *Pelodera* (cl. Secernentea, o. Rhabditida, superfam. Rhabditoidea, fam. Rhabditidae) (Slika 16). Za određene vrste ovog roda karakteristična je pojava takozvanog larvalnog trifenizma. Pored dva tipična juvenilna oblika prisutna kod rhabditidnih nematoda (L3 koji se razvija u L4 i otporna „dauer larva“ koja zadržava kutikulu L2 stadijuma), kod njih je prisutan i infektivni L3 oblik koji se javlja u orbitama i folikulima dlake glodara. Glodari verovatno predstavljaju stabilnu životnu sredinu u kojoj juvenilne nematode mogu da nagomilavaju hranu za dalje razviće, koje se nastavlja u spoljašnjoj sredini kada uslovi omoguće prelaz u slobodnoživeći stadijum (Anderson, 2000). Jedinke registrovane u zadnjem crevu žutogrlog miša su uglavnom bile adulti, te se postavlja pitanje kako su dospеле u digestivni trakt, budući da samo juvenilni stupnjevi stupaju u asocijaciju sa miševima. S obzirom da su ove nematode veoma brojne u supstratu, moguće je da su unete sa hranom, ili da su ušle u telo bolesnog ili slabog miša preko analnog otvora. S obzirom da predstavljaju slobodnoživeće valjkaste crve čiji juvenilni stadijumi stupaju u privremeni odnos sa miševima, te da nisu paraziti gastrointestinalnog trakta, ove nematode nisu uzimane u obzir kao komponenta intestinalne nematofaune žutogrlog miša, niti će biti razmatrane u rezultatima ove studije.



Slika 16. *Pelodera* sp.: A – ženka sa jajima; B – zadnji kraj tela mužjaka. Originalne fotografije.

Kvantitativna struktura nematofaune

Od ukupno 305 pregledanih jedinki domaćina, 249 (81,6%) je bilo zaraženo crevnim nematodama. Ukupan broj jedinki intestinalnih nematoda je bio 12132. Zaraženost domaćina je konstatovana na svim lokalitetima, a prevalenca infekcije kretala se od 25% do 100%. Srednji intenzitet infekcije na nivou ukupnog uzorka iznosio je 48,7. Najzaraženiji su bili miševi sa Vlasine, gde je svaka zaražena jedinka u proseku nosila oko 142 nematode, dok je najniža vrednost srednjeg intenziteta infekcije zabeležena na lokalitetu Treska, gde je jedan miš bio zaražen jednom jedinkom parazita. Sa izuzetkom lokaliteta Zlot i Treska, medijana intenziteta infekcije je uvek bila manja od srednjeg intenziteta, ukazujući na neravnomernu distribuciju parazita po domaćinu. Srednja abundanca, odnosno prosečan broj jedinki nematoda po pregledanom domaćinu, je iznosila 39,8 na nivou ukupnog uzorka, a kretala se od 0,25 (Treska) do 130,3 (Vlasina). Najveći broj jedinki nematoda prikupljen je sa lokaliteta Petnica, a najmanji sa lokaliteta Treska (Tabela 6).

Tabela 6. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
Avala	32	30	1678	93,8 (80-98,9)	55,9 (38,4-84,2)	31	52,4 (35,7-80)
Bukulja	11	9	476	81,8 (50-96,7)	52,9 (30,2-75,6)	46	43,3 (22,6-67,2)
Cer	14	8	146	57,1 (31,7-79,4)	18,3 (4,5-57)	6	10,4 (2,4-39,2)
Gučevo	28	13	48	46,4 (28,2-64,5)	3,7 (2,3-5,7)	3	1,7 (0,9-3)
Jabukovac	6	6	367	100 (58,9-100)	61,2 (22-147,8)	28	61,2 (22-151)
Košutnjak	31	29	1838	93,5 (79,4-98,8)	63,4 (36,2-132,6)	34	59,3 (33,9-124,2)
Lisine	3	3	77	100 (36,9-100)	25,7 (12-38,7)	14	25,7 (12-38,7)
Liškovac	41	30	476	73,2 (57,4-84,7)	15,9 (10,9-25,2)	10,5	11,6 (7,6-19,3)
Milošev Do	6	6	203	100 (58,9-100)	33,8 (11,8-94,7)	15	33,8 (11,8-94,3)
Misača	30	29	1862	96,7 (82,3-99,8)	64,2 (39,7-103,5)	27	62,1 (37,9-100,1)
Mlekominici	9	7	74	77,8 (44,2-95,9)	10,6 (5,4-19,1)	9	8,2 (3,7-16,1)
Petnica	49	47	2690	95,9 (86-99,3)	57,2 (35,8-116,7)	21	54,9 (34,2-109,2)
Rudnik	4	4	52	100 (47,3-100)	13 (4,5-25,3)	10,5	13 (4,5-23,5)
Temska	15	8	141	53,3 (29,4-77,8)	17,6 (6,5-44,6)	9,5	9,4 (3,1-28,1)
Treska*	4	1	1	25 (1,3-75,1)	1	1	0,25 (0-0,5)
Vlasina	12	11	1563	91,7 (63-99,6)	142,1 (36,8-515,9)	26	130,3 (32,5-463,8)
Zlot	5	3	25	60 (18,9-92,4)	8,3 (6-9,7)	9	5 (1,2-8)
Župa	5	5	415	100 (50-100)	83 (8,8-223,6)	25	83 (8,8-223,6)
Ukupno	305	249	12132	81,6 (76,9-85,6)	48,7 (38,3-64)	16	39,8 (31,2-53,2)

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

*Na lokalitetu prisutna samo vrsta *H. polygyrus* sa identičnim kvantitativnim parametrima infekcije.

Vrsta *H. polygyrus* je zarazila najveći broj pregledanih domaćina (67,2%) i bila najbrojnija u uzorku (4613 jedinki). Najmanju prevalencu, srednji intenzitet infekcije i brojnost imala je vrsta *M. muris*, koja je bila zastupljena sa tri jedinke u isto toliko domaćina, pri čemu je prevalenca iznosila 1%. S druge strane, *S. stroma* je bila vrsta sa najvećim srednjim intenzitetom infekcije (63,5). Broj jedinki nematoda po domaćinu je varirao od jedan do 978, pri čemu je najveći raspon zabeležen kod vrste *S. stroma* (Tabela 7).

Tabela 7. Kvantitativni parametri registrovanih vrsta intestinalnih nematoda žutogrlog miša na nivou ukupnog uzorka.

	Σ	l	n	P%	MI	MA	min-max
<i>Aonchotheca annulosa</i>	305	36	320	11,8 (8,5-16)	8,9 (5,3-16)	1,1 (0,6-2)	1-74
<i>Aspicularis tetraptera</i>		9	223	3 (1,5-5,5)	24,8 (6-92,4)	0,7	1-163
<i>Eucoleus</i> sp.		6	28	2 (0,9-4,2)	4,7 (2,8-7,3)	0,1 (0,03-0,2)	1-10
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>		205	4613	67,2 (61,7-72,3)	22,5 (16,9-35,1)	15,1 (11,2-23,7)	1-738
<i>Mastophorus muris</i>		3	3	1 (0,3-2,9)	1	0,01 (0-0,02)	1-1
<i>Rictularia proni</i>		35	147	11,5 (8,3-15,5)	4,2 (2,9-6,5)	0,5 (0,3-0,8)	1-24
<i>Syphacia frederici</i>		37	1246	12,1 (8,8-16,4)	33,7 (23,7-47,1)	4,1 (2,5-6,3)	1-144
<i>Syphacia stroma</i>		71	4509	23,3 (18,8-28,3)	63,5 (41,7-114,9)	14,8 (9,1-26,7)	1-978
<i>Trichuris muris</i>		66	1043	21,6 (17,4-26,7)	15,8 (8,1-32,5)	3,4 (1,7-7,1)	1-289

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; MA – srednja abundanca; min-max – raspon od najmanjeg do najvećeg broja jedinki nematoda unutar domaćina.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Avala, najveću prevalencu imala je vrsta *H. polygyrus*, koja je ujedno bila i sa najvećim brojem jedinki. Vrste roda *Syphacia* su bile sa manjim vrednostima prevalencije, ali u proseku sa većim brojem jedinki po zaraženom domaćinu, što je naročito uočljivo kod vrste *S. frederici*. S obzirom na nižu brojnost vrsta roda *Syphacia*, *H. polygyrus* je imala najveću srednju abundancu u uzorku (Tabela 8).

Tabela 8. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Avala.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	32	10	40	31,3 (16,6-50)	4 (2,1-7,5)	2	1,3 (0,5-2,8)
<i>Hp</i>		29	872	90,6 (75,3-97,4)	30,1 (19,5-46)	20	27,3 (17,7-42,8)
<i>Sf</i>		3	157	9,4 (2,6-24,7)	52,3 (20-81,7)	29	4,9 (0,6-17,5)
<i>Ss</i>		10	585	31,3 (16,6-50)	58,5 (24,3-110,3)	24	18,3 (6,4-41,2)
<i>Tm</i>		9	24	28,1 (15,2-46,2)	2,7 (1,8-3,4)	3	0,8 (0,3-1,3)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Bukulja, najveću prevalencu, srednji intenzitet infekcije i srednju abundancu imala je vrsta *S. frederici*. Brojnost ove nematode po jedinki domaćina je bila izuzetno visoka, što je rezultiralo visokim vrednostima srednjeg intenziteta i abundance. Relativno visoku prevalencu imala je i vrsta *H. polygyrus*, dok je *R. proni* bila slabije zastupljena (Tabela 9).

Tabela 9. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Bukulja.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Hp</i>	11	7	82	63,6 (33,3-86,5)	11,7 (5,6-25,3)	7	7,5 (3-18,3)
<i>Rp</i>		3	19	27,3 (7,9-59,6)	6,3 (1-11,7)	1	1,7 (0,1-6,4)
<i>Sf</i>		8	375	72,7 (40,5-92,1)	46,9 (27,1-72,9)	42,5	34,1 (16,7-58,8)

Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Cer, od dve prisutne vrste, *R. proni* je bila sa većom prevalencom. Međutim, *S. frederici* je bila zastupljena sa 119 jedinki u dva domaćina, te je imala značajno veće vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance u odnosu na prethodnu vrstu (Tabela 10).

Tabela 10. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Cer.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Rp</i>	14	7	27	50 (23,8-76,2)	3,9 (1,7-6,9)	2	1,9 (0,7-4,1)
<i>Sf</i>		2	119	14,3 (2,6-42,6)	59,5	59,5	8,5 (0-32)

Rp – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Gučevo, nijedna od četiri zabeležene vrste nije imala visoke vrednosti prevalencije. Najviše domaćina, nešto više od četvrtine pregledanih, bilo je zaraženo vrstom *R. proni*, koja je ujedno bila i najbrojnija u uzorku i imala najveću srednju abundancu. Najveći srednji intenzitet infekcije je zabeležen kod vrste *S. frederici* (Tabela 11).

Tabela 11. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Gučevo.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Hp</i>	28	3	4	10,7 (3-28,2)	1,3 (1-1,7)	1	0,1 (0-0,3)
<i>Rp</i>		8	26	28,6 (14,2-48,2)	3,3 (2-5)	3	0,9 (0,4-1,9)
<i>Sf</i>		2	11	7,1 (1,3-22,9)	5,5	5,5	0,4 (0-1,3)
<i>Tm</i>		4	7	14,3 (5-31,9)	1,8 (1-2,5)	1,5	0,25 (0,04-0,6)

Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Jabukovac, svih šest pregledanih domaćina bilo je zaraženo vrstom *S. stroma*, koja je bila najbrojnija i najabundantnija u datom uzorku. Visoku prevalencu imala je i vrsta *H. polygyrus*, koja je zbog manjeg broja zaraženih domaćina imala višu vrednost srednjeg intenziteta infekcije (Tabela 12).

Tabela 12. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Jabukovac.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Hp</i>	6	5	174	83,3 (41,1-99,1)	34,8 (6,4-110,4)	10	29 (5-94,8)
<i>Ss</i>		6	190	100 (58,9-100)	31,7 (11,3-60)	16,5	31,7 (11-59,3)
<i>Tm</i>		1	3	16,7 (0,9-58,9)	3	3	0,5 (0-1)

Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, *Ss* – *Syphacia stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Košutnjak ubedljivo najbrojnija je bila vrsta *S. stroma* (više jedinki nego sve ostale vrste zajedno), ali je najveća prevalenca zabeležena kod *H. polygyrus*. S obzirom na veliku brojnost i mali broj zaraženih domaćina, *S. stroma* je imala daleko veće vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance u odnosu na *H. polygyrus* i ostale vrste sa ovog lokaliteta (Tabela 13).

Tabela 13. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Košutnjak.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	31	2	10	6,5 (1,2-20,7)	5	5	0,3 (0-1,2)
<i>Eu</i>		4	18	12,9 (4,5-28,8)	4,5 (1,8-8,5)	3,5	0,6 (0,1-1,8)
<i>Hp</i>		26	338	83,9 (66,4-93,4)	13 (8,7-18,9)	8	10,9 (7,1-16,3)
<i>Ss</i>		15	1102	48,4 (30,1-66,4)	73,5 (34,1-207,5)	43	35,6 (14,8-106,7)
<i>Tm</i>		14	370	45,2 (28,8-63,1)	26,4 (4,4-110,2)	2	11,9 (1,8-50,2)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Ss* – *Syphacia stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Lisine, konstatovana je vrednost prevalencije od 100% za vrstu *H. polygyrus*, dok su preostale četiri vrste nematoda zarazile po jednu jedinku domaćina i imale identične prevalencije. Najveću vrednost srednjeg intenziteta i srednje abundance imala je *S. stroma* (Tabela 14).

Tabela 14. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Lisine.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	3	1	6	33,3 (1,7-86,5)	6	6	2 (0-4)
<i>Hp</i>		3	15	100 (36,9-100)	5 (1-7,3)	6	5 (1-7,3)
<i>Sf</i>		1	10	33,3 (1,7-86,5)	10	10	3,3 (0-6,7)
<i>Ss</i>		1	45	33,3 (1,7-86,5)	45	45	15 (0-30)
<i>Tm</i>		1	1	33,3 (1,7-86,5)	1	1	0,3 (0-0,7)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Liškovac, najveću prevalencu imala je vrsta *H. polygyrus*, koja je nađena kod nešto više od polovine pregledanih domaćina. Međutim, najbrojnija je bila vrsta *A. annulosa*, za koju su zabeležene i najviše vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance. *Syphacia stroma* je bila zastupljena sa sličnim brojem jedinki kao i *H. polygyrus*, ali je imala veći srednji intenzitet infekcije i srednju abundancu (Tabela 15).

Tabela 15. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Liškovac.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	41	8	141	19,5 (9,2-34)	17,6 (4,8-43,4)	6	3,4 (0,7-10,6)
<i>Hp</i>		23	123	56,1 (40,2-70,9)	5,4 (3,4-9,2)	3	3 (1,8-5,5)
<i>Sf</i>		6	66	14,6 (6,6-29,1)	11 (6,8-18,2)	10	1,6 (0,6-3,9)
<i>Ss</i>		15	126	36,6 (22,9-52,5)	8,4 (5,5-12,7)	6	3,1 (1,7-5,4)
<i>Tm</i>		5	20	12,2 (4,9-25,4)	4 (1,8-6,2)	3	0,5 (0,1-1,2)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Milošev Do, koji je bio najbogatiji vrstama, *H. polygyrus* je nađen u svim jedinkama domaćina, dok je preostalih šest vrsta imalo znatno niže vrednosti prevalencije. Najbrojnija vrsta, samim time i sa najvišim srednjim intenzitetom infekcije i srednjom abundancu, bila je *T. muris* (Tabela 16).

Tabela 16. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Milošev Do.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	6	3	7	50 (15,3-84,7)	2,3 (1-3,3)	2	1,2 (0,2-2,7)
<i>At</i>		2	8	33,3 (6,3-72,9)	4	4	1,3 (0-3,7)
<i>Eu</i>		1	5	16,7 (0,9-58,9)	5	5	0,8 (0-1,7)
<i>Hp</i>		6	55	100 (58,9-100)	9,2 (6-14,5)	8,5	9,2 (6-14,5)
<i>Rp</i>		2	2	33,3 (6,3-72,9)	1	1	0,3 (0-0,7)
<i>Ss</i>		1	14	16,7 (0,9-58,9)	14	14	2,3 (0-4,7)
<i>Tm</i>		2	112	33,3 (6,3-72,9)	56	56	18,7 (0-55,7)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Ss* – *Syphacia stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Misača, najveću prevalencu imala je vrsta *H. polygyrus*. Vrsta *S. stroma* je imala najveću brojnost, srednji intenzitet infekcije i srednju abundancu. Bitno je naglasiti da je i vrsta *S. frederici*, koja je bila zastupljena sa manjim brojem jedinki, zbog manje prevalencije imala veći srednji intenzitet infekcije u odnosu na *H. polygyrus*. Isto važi i za vrstu *T. muris* (Tabela 17).

Tabela 17. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Misača.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	30	3	9	10 (2,8-26,3)	3	4	0,3 (0-0,8)
<i>Hp</i>		29	350	96,7 (82,3-99,8)	12,1 (7,2-29,5)	7	11,7 (6,9-28,3)
<i>Sf</i>		2	69	6,7 (1,2-21,3)	34,5	34,5	2,3 (0-6,9)
<i>Ss</i>		15	1249	50 (32,4-67,6)	83,3 (48,3-141,9)	43	41,6 (21-78)
<i>Tm</i>		7	185	23,3 (11,2-41,6)	26,4 (1-51,9)	1	6,2 (0,1-30)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Mlekominci, najveću prevalencu imala je vrsta *A. tetraptera*. Nešto manju vrednost prevalencije imala je *R. proni*, dok su preostale tri vrste bile slabije zastupljene. *Rictularia proni* je bila najbrojnija vrsta, te je imala i najviše vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance (Tabela 18).

Tabela 18. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Mlekominci.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>At</i>	9	5	31	55,6 (25,1-83,1)	6,2 (2,8-12,4)	4	3,4 (1,1-8,3)
<i>Hp</i>		2	3	22,2 (4,1-55,8)	1,5	1,5	0,3 (0-0,9)
<i>Mm</i>		2	2	22,2 (4,1-55,8)	1	1	0,2 (0-0,4)
<i>Rp</i>		4	36	44,4 (16,9-74,9)	9 (4-14)	4	4 (0,9-11,6)
<i>Tm</i>		1	2	11,1 (0,6-44,3)	2	2	0,2 (0-0,7)

At – *Aspicularis tetraptera*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Petnica, vrsta *H. polygyrus* je bila dominantna po vrednostima svih kvantitativnih parametara. Prisustvo jedne ženke domaćina, zaražene sa preko 700 jedinki ovog parazita, je uzrokovalo visoke vrednosti srednjeg intenziteta i abundance. Prevalence drugih vrsta su bile manje od 15%. Visok srednji intenzitet infekcije, i pored znatno manje brojnosti u odnosu na *H. polygyrus*, imale su *S. frederici*, *S. stroma* i *T. muris* (Tabela 19).

Tabela 19. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Petnica.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	49	1	5	2 (0,1-10,9)	5	5	0,1 (0-0,31)
<i>Hp</i>		46	2084	93,9 (83-98,3)	45,3 (24,7-108,9)	9,5	42,5 (22,9-99,8)
<i>Rp</i>		6	14	12,2 (5,5-24,3)	2,3 (1,2-4,2)	1,5	0,3 (0,1-0,7)
<i>Sf</i>		4	125	8,2 (2,8-19,2)	31,3 (4,3-55)	30	2,6 (0,3-7,5)
<i>Ss</i>		7	220	14,3 (6,9-27,3)	31,4 (13,7-52,4)	18	4,5 (1,5-10,6)
<i>Tm</i>		7	242	14,3 (6,9-27,3)	34,6 (10,4-71)	17	4,9 (1,1-13,7)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Rudnik, sve četiri pregledane jedinice domaćina bile su zaražene vrstom *H. polygyrus*, dok su preostale dve vrste parazita imale znatno niže prevalencije. *Heligmosomoides polygyrus* je ujedno bila i najbrojnija vrsta, što je uslovalo i najveće vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance (Tabela 20).

Tabela 20. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Rudnik.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Hp</i>	4	4	40	100 (47,3-100)	10 (4-17,5)	8,5	10 (4-17,5)
<i>Sf</i>		2	9	50 (9,8-90,2)	4,5	4,5	2,3 (0-6)
<i>Tm</i>		1	3	25 (1,3-75,1)	3	3	0,8 (0-1,5)

Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Temska, vrsta *H. polygyrus* je bila dominantna po vrednostima svih kvantitativnih parametara, dok su preostale tri vrste bile zastupljene sa mnogo manjim brojem jedinki, te ispoljavale niže vrednosti prevalencije, srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance (Tabela 21).

Tabela 21. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Temska.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	15	1	1	6,7 (0,4-30,2)	1	1	0,07 (0-0,2)
<i>Hp</i>		7	130	46,7 (22,2-70,6)	18,6 (6,6-49)	12	8,7 (2,6-27)
<i>Rp</i>		1	1	6,7 (0,4-30,2)	1	1	0,07 (0-0,2)
<i>Tm</i>		4	9	26,7 (9,7-53,4)	2,3 (2-2,5)	2	0,6 (0,1-1,2)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Vlasina, kod gotovo svih domaćina (91,7%) je registrovano prisustvo vrste *H. polygyrus*. *Syphacia stroma*, iako konstatovana u samo jednoj jedinki domaćina, bila je najbrojnija vrsta, sa 978 prisutnih jedinki. Pored *S. stroma*, i *S. frederici* je imala veći srednji intenzitet infekcije od *H. polygyrus* (Tabela 22).

Tabela 22. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Vlasina.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	12	2	40	16,7 (3,1-45,7)	20	20	3,3 (0-12,1)
<i>Eu</i>		1	5	8,3 (0,4-37)	5	5	0,4 (0-1,25)
<i>Hp</i>		11	333	91,7 (63-99,6)	30,3 (15,3-56,7)	17	27,8 (13,7-53,5)
<i>Sf</i>		4	152	33,3 (12,3-63)	38 (14,8-71)	29,5	12,7 (3,4-34,1)
<i>Ss</i>		1	978	8,3 (0,4-37)	978	978	81,5 (0-244,5)
<i>Tm</i>		5	55	41,7 (18,1-70,6)	11 (1,4-37,8)	2	4,6 (0,4-19,8)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Zlot, vrste *H. polygyrus* i *T. muris* inficirale su po 60% pregledanih domaćina, a preostale dve vrste po 20%. Najveću srednju abundancu imala je vrsta *H. polygyrus*, a najveći srednji intenzitet infekcije *S. frederici* (Tabela 23).

Tabela 23. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Zlot.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	5	1	3	20 (1-65,7)	3	3	0,6 (0-1,2)
<i>Hp</i>		3	9	60 (18,9-92,4)	3 (1-4,7)	2	1,8 (0,4-4,2)
<i>Sf</i>		1	6	20 (1-65,7)	6	6	1,2 (0-2,4)
<i>Tm</i>		3	7	60 (18,9-92,4)	2,3 (2-2,7)	2	1,4 (0-2,2)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Na lokalitetu Župa, vrste *A. annulosa* i *R. proni* su imale prevalencu od 80%, dok je kod preostale četiri vrste procenat zaraženih domaćina bio manji. Najbrojnija je bila vrsta *A. tetraptera*, koja je ujedno imala i najveće vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance. Visoke vrednosti ova dva parametra imala je i vrsta *S. frederici* (Tabela 24).

Tabela 24. Kvantitativni pokazatelji infekcije žutogrlog miša intestinalnim nematodama na lokalitetu Župa.

	Σ	l	n	P%	MI	Medl	MA
<i>Aa</i>	5	4	58	80 (34,3-99)	14,5 (3-35,5)	6	11,6 (2-36)
<i>At</i>		2	184	40 (7,7-81,1)	92	92	36,8 (0-102)
<i>Mm</i>		1	1	20 (1-65,7)	1	1	0,2 (0-0,4)
<i>Rp</i>		4	22	80 (34,3-99)	5,5 (1,5-12,8)	2,5	4,4 (1-10,8)
<i>Sf</i>		2	147	40 (7,7-81,1)	73,5	73,5	29,4 (0-87)
<i>Tm</i>		2	3	40 (7,7-81,1)	1,5 (1-1,5)	1,5	0,6 (0-1,2)

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Σ – broj pregledanih domaćina; l – broj zaraženih domaćina; n – broj jedinki nematoda; P% – prevalenca; MI – srednji intenzitet infekcije; Medl – medijana intenziteta infekcije; MA – srednja abundanca.

U zagradama su navedeni intervali poverenja (95%), tamo gde su primenjivi.

Vrednosti prevalencije su pokazatelj disperzije parazita unutar populacije domaćina, dok vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance ukazuju na stepen akumulacije, odnosno nagomilavanja parazita unutar jedinki domaćina. Posmatrano na nivou ukupnog uzorka, ali i pojedinačnih lokaliteta, vrsta *H. polygyrus* je imala najviše vrednosti prevalencije, odnosno bila najuspešnija u zaražavanju velikog procenta domaćina. S druge strane, vrste roda *Syphacia* su u proseku imale najveći srednji intenzitet infekcije, odnosno najizraženiju tendenciju nagomilavanja unutar jedinki domaćina, koja je nekada (kao u slučaju lokaliteta Vlasina) dostizala ekstremne nivoe. Najvišu srednju abundancu u ukupnom uzorku je imala vrsta *H. polygyrus*, dok su na pojedinačnim lokalitetima najviše srednje abundance postizale vrste roda *Syphacia* (Tabela 25).

Tabela 25. Vrste sa najvećom prevalencom (P%) i najvećim srednjim intenzitetom infekcije (MI) i srednjom abundancom (MA) po lokalitetima i u ukupnom uzorku intestinalnih nematoda žutogrlog miša.

	Najviša P%	Najviši MI	Najviša MA
Avala	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Hp</i>
Bukulja	<i>Sf</i>	<i>Sf</i>	<i>Sf</i>
Cer	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Sf</i>
Gučevo	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Rp</i>
Jabukovac	<i>Ss</i>	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>
Košutnjak	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Ss</i>
Lisine	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Ss</i>
Liškovac	<i>Hp</i>	<i>Aa</i>	<i>Aa</i>
Milošev Do	<i>Hp</i>	<i>Tm</i>	<i>Tm</i>
Misača	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Ss</i>
Mlekominci	<i>At</i>	<i>Rp</i>	<i>Rp</i>
Petnica	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>
Rudnik	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>
Temska	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>	<i>Hp</i>
Vlasina	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Ss</i>
Zlot	<i>Hp/Tm</i>	<i>Sf</i>	<i>Hp</i>
Župa	<i>Aa/Rp</i>	<i>At</i>	<i>At</i>
Ukupno	<i>Hp</i>	<i>Ss</i>	<i>Hp</i>

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Indeks disperzije (Tabela 26) je u najvećem broju slučajeva bio veći od jedan; samim time za distribuciju intestinalnih nematoda žutogrlog miša u Srbiji se može reći da je agregirana. Ravnomeran odnos varijanse i srednje vrednosti abundance parazita zabeležen je samo u pet populacija, koje su se bez izuzetka sastojale od jedne jedinice nematode unutar jednog zaraženog domaćina. Agregacija nematoda unutar domaćina je bila prisutna na svim lokalitetima izuzev Treske, gde je jedan miš bio zaražen jednom jedinkom *H. polygyrus*, te je indeks disperzije iznosio 1. U ukupnom uzorku, sve vrste nematoda osim *M. muris* su bile sa agregiranim distribucijom. Kod *M. muris* na lokalitetu Mlekominci i *R. proni* na lokalitetu Milošev Do, indeks disperzije bio je manji od jedan, te je distribucija bila uniformnija u odnosu na nasumičnu i agregiranu. Za određene populacije zabeležene su izuzetno visoke vrednosti indeksa disperzije. Najveća vrednost indeksa konstatovana je za *S. stroma* na Vlasini, gde je jedna jedinka domaćina nosila 978 jedinki parazita. *Syphacia stroma* je ujedno i vrsta sa najvišim indeksom disperzije na nivou ukupnog uzorka. Populacije pet vrsta (*A. tetraptera*, *H. polygyrus*, *S. frederici*, *S. stroma* i *T. muris*) su ispoljile indekse disperzije veće od 100.

Vrednosti koeficijenta *k* negativne binomijalne distribucije (Tabela 27) bile su u saglasnosti sa indeksom disperzije. Za one populacije u kojima je indeks disperzije iznosio jedan (odnosno odgovarao Poasonovoj distribuciji), pri izračunavanju *k* došlo je do deljenja sa nulom, jer su varijansa i srednja abundanca jednake. Sve vrednosti *k* ukazuju na negativnu binomijalnu distribuciju crevnih nematoda i visok stepen agregacije. Nijedna od procenjenih vrednosti nije bila veća od pet, a većina je bila manja od jedan. Za dve populacije (*M. muris* sa lokaliteta Mlekominci i *R. proni* sa lokaliteta Milošev Do), dobijena *k* vrednost je iznosila -1, i negativnost vrednosti je potvrđena „moment estimate“ procenom *k*. Za *M. muris* koeficijent *k* je iznosio -1 i na nivou ukupnog uzorka, ukazujući na nemogućnost određivanja distribucije i nivoa agregacije ove vrste, koja je bila zastupljena sa izuzetno niskom abundancom u malom broju domaćina.

Tabela 26. Vrednosti indeksa disperzije intestinalnih nematoda žutogrlog miša za sve pojedinačne populacije i za nematode kao grupu (nem), po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>	nem
Avala	7,12			46,34			79,78	122,01	2,58	73,80
Bukulja				18,04		14,95	39,29			36,78
Cer						5,14	92,39			73,08
Gučevo				1,41		3,90	6,47		1,96	4,62
Jabukovac				98,51				31,12	3	96,79
Košutnjak	6,69		6,63	15,94				281,20	226,29	212,39
Lisine	6			2,60			10	45	1	18,79
Liškovac	49,26			10,68			14,10	11,17	5,24	27,40
Milošev Do	2,20	4,40	5	3,55		0,80		14	107,29	72,21
Misača	3,48			46,57			37,28	141,28	172,82	116,53
Mlekominici		8,14		1,50	0,88	15			2	11
Petnica	5			293,66		3,50	49,74	50,28	75,13	239,73
Rudnik				6,47			6,63		3	10,62
Temska	1			45,85		1			1,86	44,53
Treska				1						1
Vlasina	30,45		5	43,08			49,99	978	39,25	695,02
Zlot	3			3,44			6		1,29	4,60
Župa	30,76	137,49			1	9,84	139,65		1,33	281,87
Ukupno	33,84	122,46	6,21	166,04	0,99	10,05	68,60	346,68	141,92	231,11

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Tabela 27. Vrednosti koeficijenta k negativne binomijalne distribucije intestinalnih nematoda žutogrlog miša za sve pojedinačne populacije i za nematode kao grupu (nem), po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>	nem
Avala	0,17			0,57			0,03	0,12	0,42	0,69
Bukulja				0,34		0,03	0,80			1,12
Cer						0,38	0,02			0,07
Gučevo				0,23		0,27	0,03		0,19	0,43
Jabukovac				0,13				0,88	0	0,47
Košutnjak	0,02		0,07	0,70				0,09	0,02	0,25
Lisine	0			2,58			0	0	/	1,09
Liškovac	0,05			0,28			0,097	0,28	0,08	0,41
Milošev Do	0,67	0,18	0	3,36		-1		0	0,01	0,31
Misača	0,07			0,22			0,03	0,26	0,002	0,50
Mlekominci		0,36		0,33	-1	0,17			0	0,70
Petnica	0			0,12		0,09	0,03	0,07	0,05	0,21
Rudnik				1,53			0,11		0	1,08
Temska	/			0,13		/			0,56	0,15
Treska				/						/
Vlasina	0,03		0	0,57			0,17	0	0,03	0,10
Zlot	0			0,45			0		4	1,13
Župa	0,18	0,07			/	0,28	0,01		1	0,09
Ukupno	0,03	0,003	0,01	0,09	-1	0,05	0,06	0,04	0,02	0,17

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Masnim slovima su označene negativne vrednosti k .

Kose crte (/) označavaju deljenje nulom.

Struktura zajednica nematoda

Broj vrsta nematoda po jedinki domaćina kretao se od jedan do pet, pri čemu je prosečan broj vrsta po zaraženoj jedinki bio 1,88. Na nivou ukupnog uzorka najčešća je bila infekcija sa dve vrste nematoda (43%). Manji broj domaćina (oko 36%) je bio sa pojedinačnom infekcijom, dok je učestalost infekcije sa tri, četiri i pet vrsta nematoda bila znatno niža. Infekcija sa dve vrste nematode registrovana je na svim lokalitetima izuzev Treske, dok je pojedinačna infekcija izostajala samo na lokalitetima Lisine i Zlot. Infekcija sa tri vrste nematoda ustanovljena je na 14, a sa četiri vrste na pet lokaliteta. Samo dva domaćina su bila zaražena sa pet različitih vrsta nematoda: jedan potiče sa lokaliteta Vlasina, a drugi sa lokaliteta Župa (Tabela 28).

Tabela 28. Zastupljenost pojedinačne i mešovite infekcije žutorglih miševa intestinalnim nematodama (po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka) i prosečan broj vrsta nematoda po zaraženoj jedinki domaćina (n_{sr}).

	Broj vrsta nematoda po jedinki domaćina					n_{sr}
	1	2	3	4	5	
Avala (30)	20%	56,67%	23,33%			2,03
Bukulja (9)	33,33%	33,33%	33,33%			2
Cer (8)	87,5%	12,5%				1,13
Gučevo (13)	69,23%	30,77%				1,31
Jabukovac (6)	16,67%	66,67%	16,67%			2
Košutnjak (29)	17,24%	58,62%	20,69%	3,45%		2,10
Lisine (3)		66,67%	33,33%			2,33
Liškovac (30)	36,67%	40%	20%	3,33%		1,90
Milošev Do (6)	16,67%	16,67%	33,33%	33,33%		2,83
Misača (29)	31,03%	44,83%	24,14%			1,93
Mlekominici (7)	28,57%	42,86%	28,57%			2
Petnica (47)	55,32%	38,3%	6,38%			1,51
Rudnik (4)	50%	25%	25%			1,75
Temska (8)	50%	37,5%	12,5%			1,63
Treska (1)	100%					1
Vlasina (11)	27,27%	54,55%		9,09%	9,09%	2,18
Zlot (3)		33,33%	66,67%			2,67
Župa (5)	20%	20%	20%	20%	20%	3
Ukupno (249)	36,55%	42,97%	17,27%	2,41%	0,80%	1,88

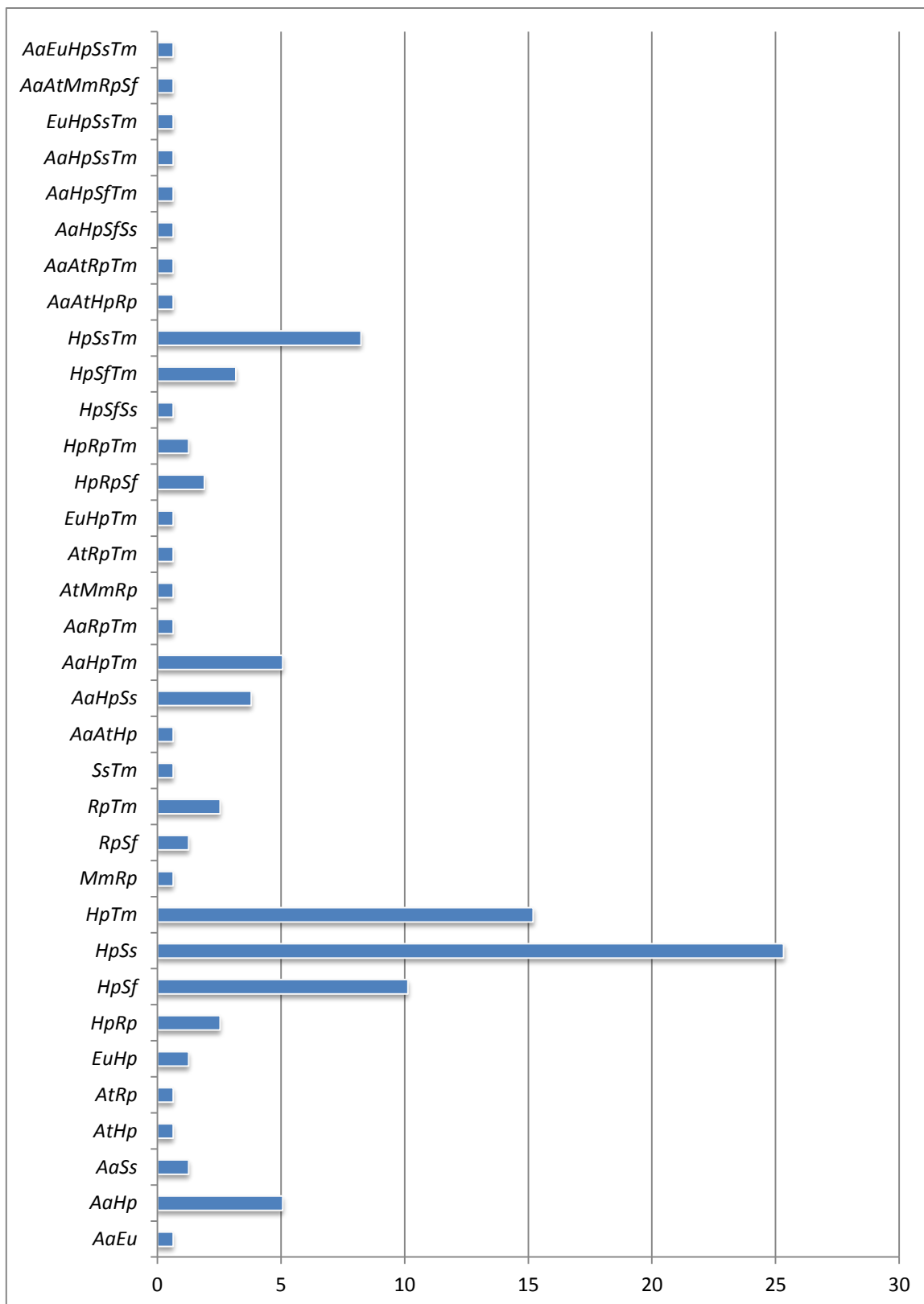
U zagradi iza svakog lokaliteta naveden je broj zaraženih domaćina.

Pojedinačna infekcija je bila najzastupljenija na šest lokaliteta, uključujući i lokalitet Treska koji je jedini na kojem nije bilo mešovite infekcije. Na osam lokaliteta najveći broj domaćina bio je zaražen sa dve vrste nematoda, dok je na lokalitetu Zlot najzastupljenija bila infekcija sa tri vrste nematoda. Na preostala tri lokaliteta, procenat domaćina zaraženih sa jednom i sa dve vrste nematoda bio je identičan. Župa je jedini lokalitet na kojem je zabeleženo svih pet kategorija miševa u odnosu na broj vrsta nematoda po jedinki domaćina, i sve su bile podjednako zastupljene (Tabela 28).

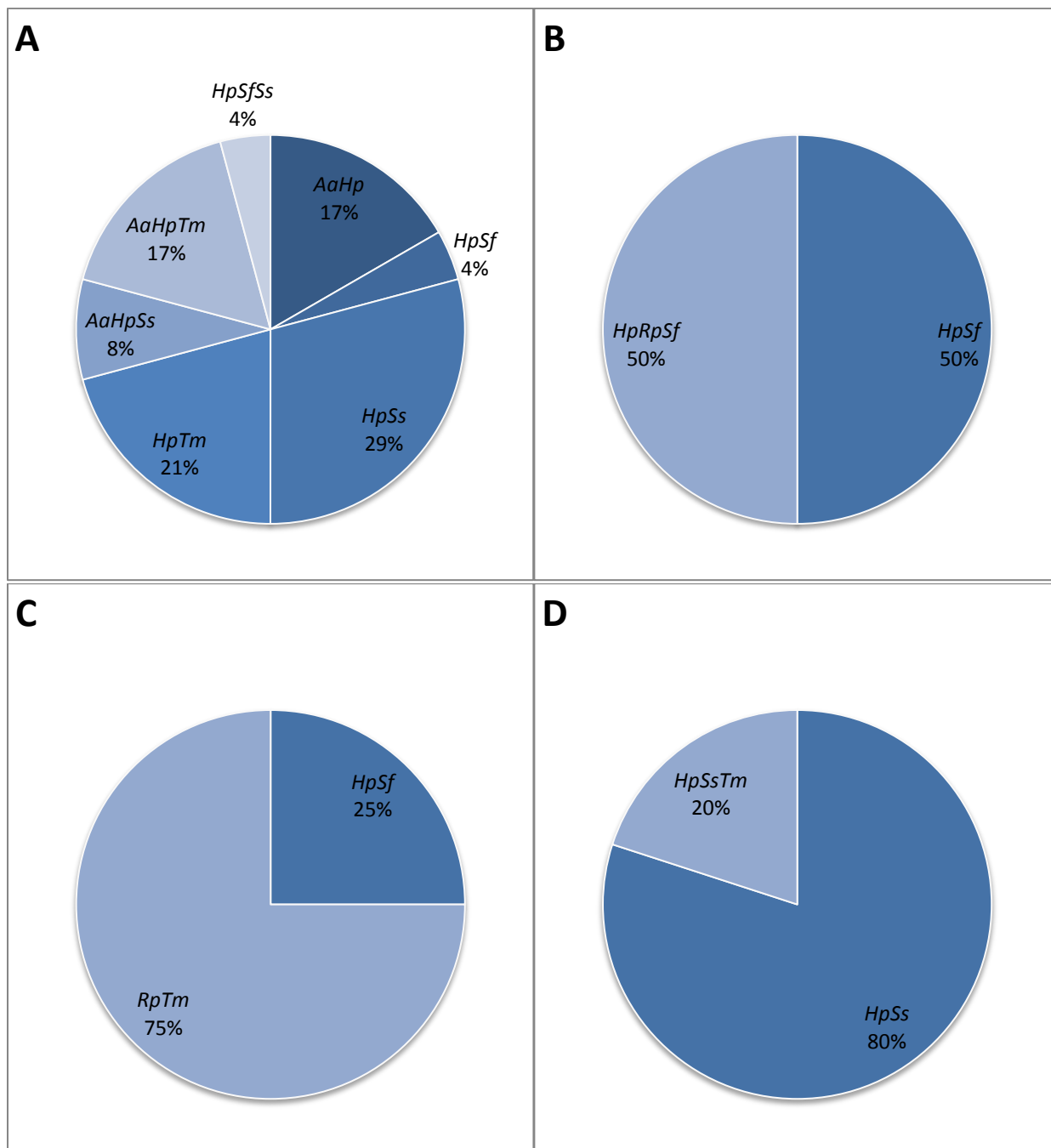
Na nivou ukupnog uzorka registrovane su 34 različite kombinacije crevnih nematoda: 14 kombinacija dve vrste, 12 kombinacija tri vrste, šest kombinacija četiri vrste i dve kombinacije pet vrsta. Najzastupljenija kombinacija, zabeležena kod nešto više od četvrtine svih zaraženih domaćina, bila je *H. polygyrus-S. stroma*. Više od 10% zaraženih domaćina nosilo je kombinacije *H. polygyrus-S. frederici* i *H. polygyrus-T. muris*, dok su sve ostale kombinacije bile slabije zastupljene (Slika 17). Od devet vrsta nematoda konstatovanih u

uzorku, samo dve su se isključivo javljale u kombinaciji sa drugim vrstama: želudačni paraziti *Eucoleus* sp. i *M. muris*. Za sve ostale vrste je zabeležena pojedinačna infekcija kod barem jedne jedinke domaćina.

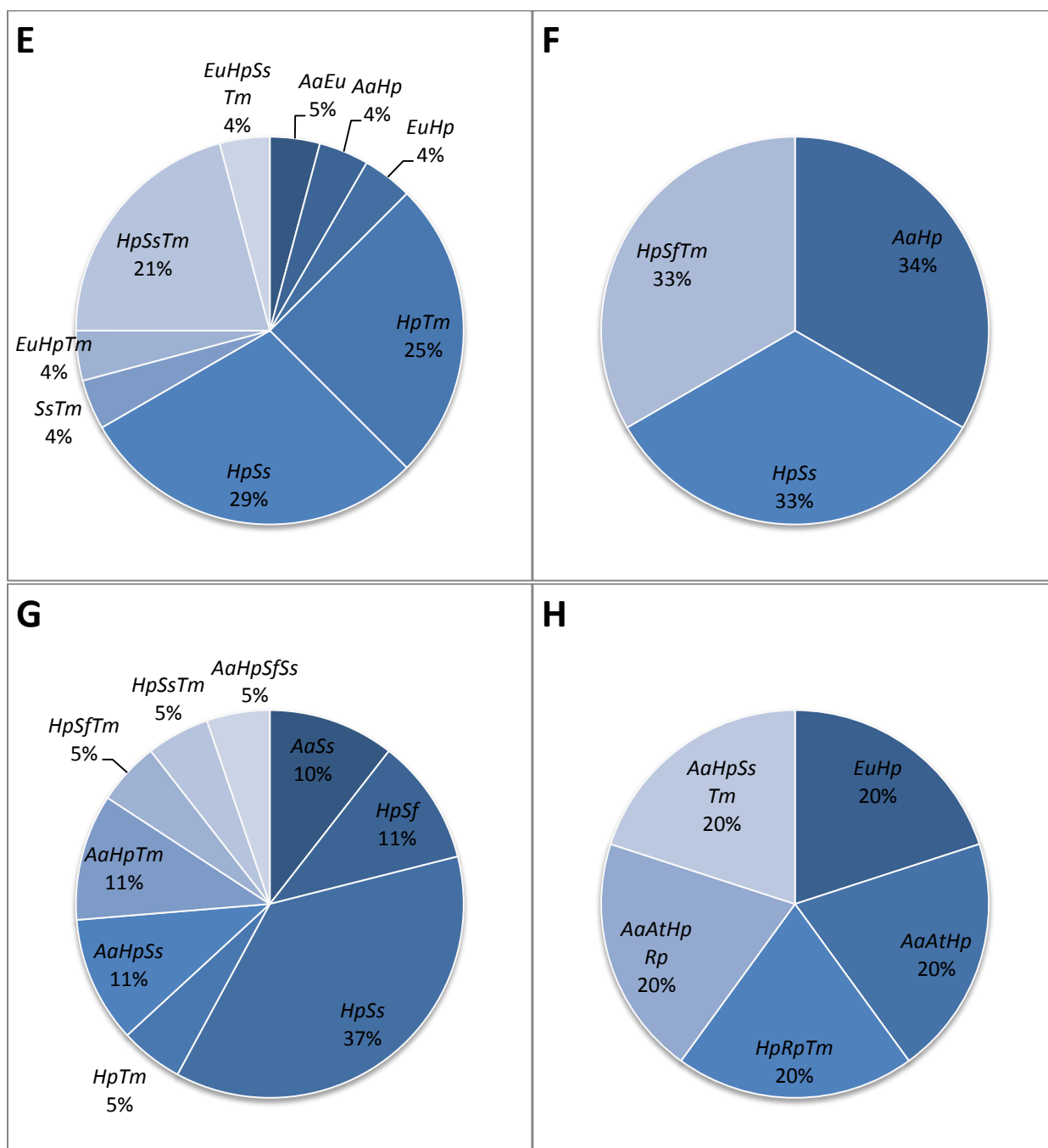
Na lokalitetu Cer je bila prisutna samo jedna jedinka sa mešovitom infekcijom (12,5%), koja je nosila kombinaciju *R. proni-S. frederici*; to je ujedno i najmanji broj kombinacija nađenih na jednom lokalitetu. Najveći broj različitih kombinacija po lokalitetu je devet, koliko ih je zabeleženo na Košutnjaku i Liškovcu. Procentualna zastupljenost kombinacija varirala je u zavisnosti od lokaliteta. Najzastupljenija kombinacija u ukupnom uzorku, *H. polygyrus-S. stroma*, zabeležena je na sedam lokaliteta. Na svakom lokalitetu na kom je bila prisutna, ova kombinacija se javljala kod najvećeg procenta zaraženih domaćina, izuzev lokaliteta Lisine. Na lokalitetima gde je ova kombinacija odsustvovala, obično su sve prisutne kombinacije bile podjednako zastupljene, te je nemoguće izdvojiti najfrekventniju. Izuzetak su lokaliteti Gučevo i Temska, gde su se najčešće javljale kombinacije *R. proni-T. muris*, odnosno *H. polygyrus-T. muris*, i lokalitet Vlasina gde su dve kombinacije imale procentualnu zastupljenost od po 37% (*H. polygyrus-S. frederici* i *H. polygyrus-T. muris*) (Slika 18).



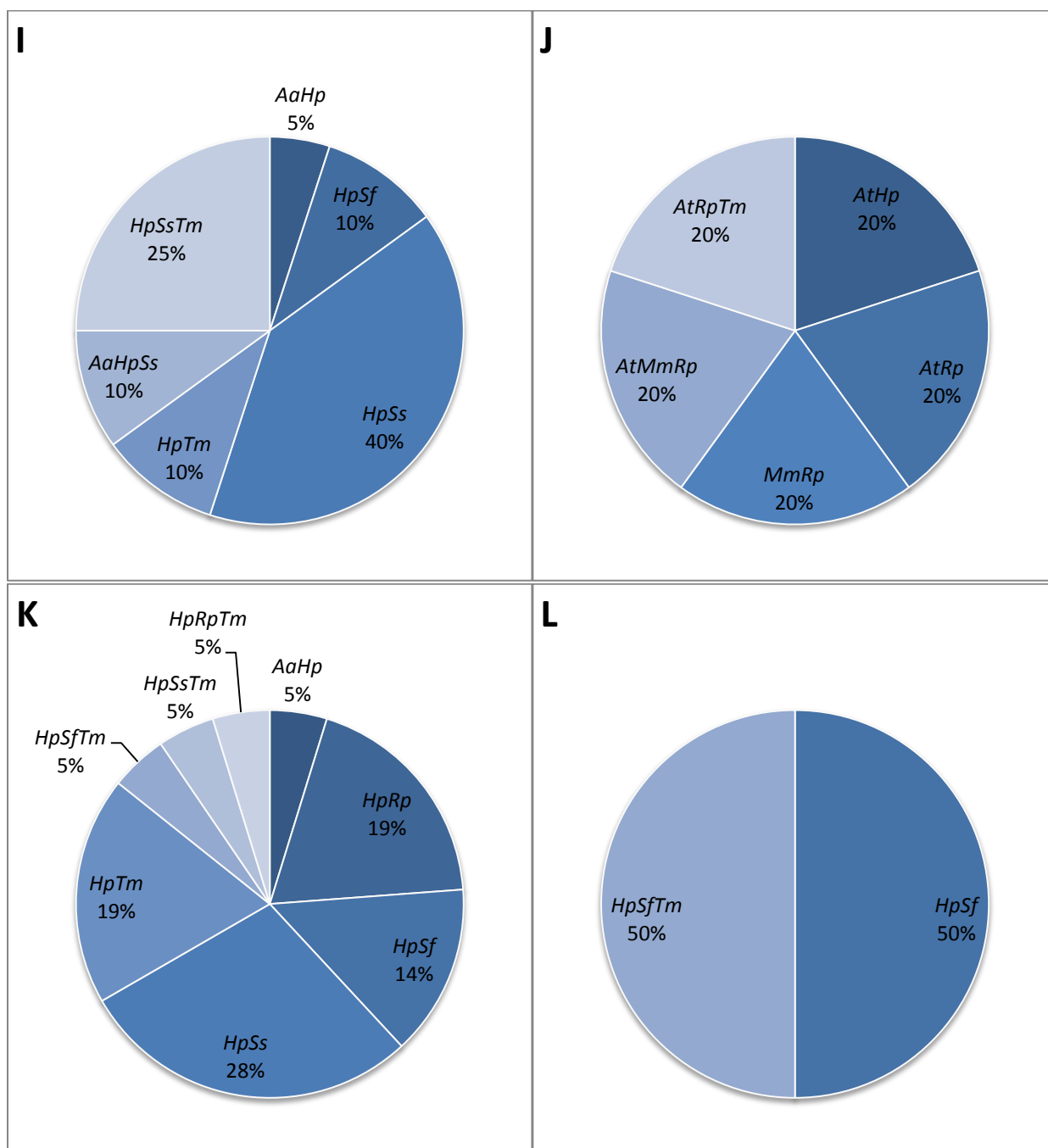
Slika 17. Procentualna zastupljenost svih ustanovljenih kombinacija različitih vrsta intestinalnih nematoda u ukupnom uzorku. Aa – *Aonchotheca annulosa*, At – *Aspicularis tetraptera*, Eu – *Eucoleus* sp., Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Mm – *Mastophorus muris*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.



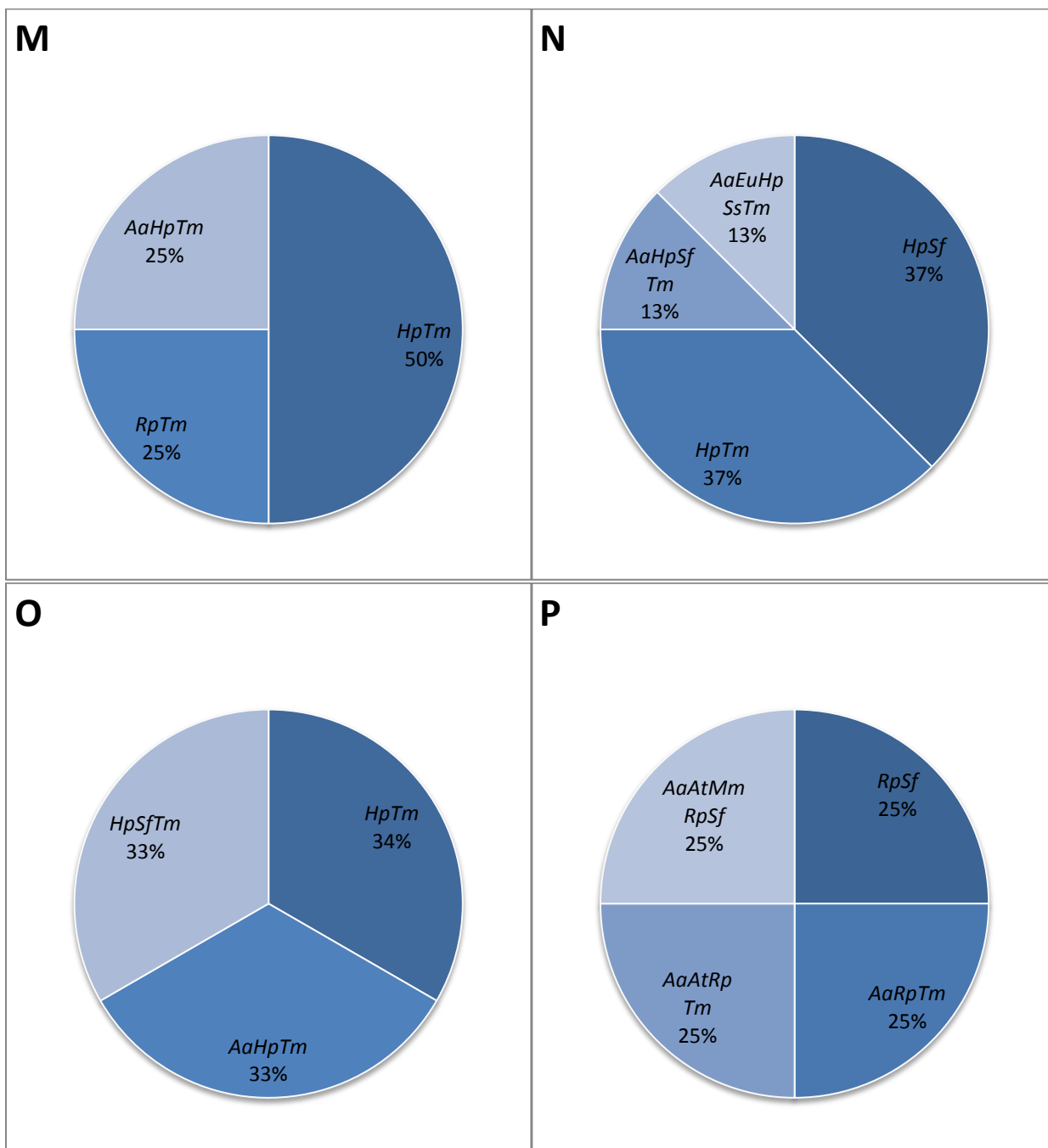
Slika 18. Procentualna zastupljenost različitih kombinacija parazitskih nematoda unutar jedinki žutogrlog miša: A – Avala, B – Bukulja, C – Gučevo, D – Jabukovac. Aa – *Aonchotheca annulosa*, Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.



Slika 18 (nastavak). Procentualna zastupljenost različitih kombinacija parazitskih nematoda unutar jedinki žutogrlog miša: E – Košutnjak, F – Lisine, G – Liškovac, H – Milošev Do. Aa – *Aonchotheca annulosa*, At – *Aspicularis tetraptera*, Eu – *Eucoleus* sp., Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.



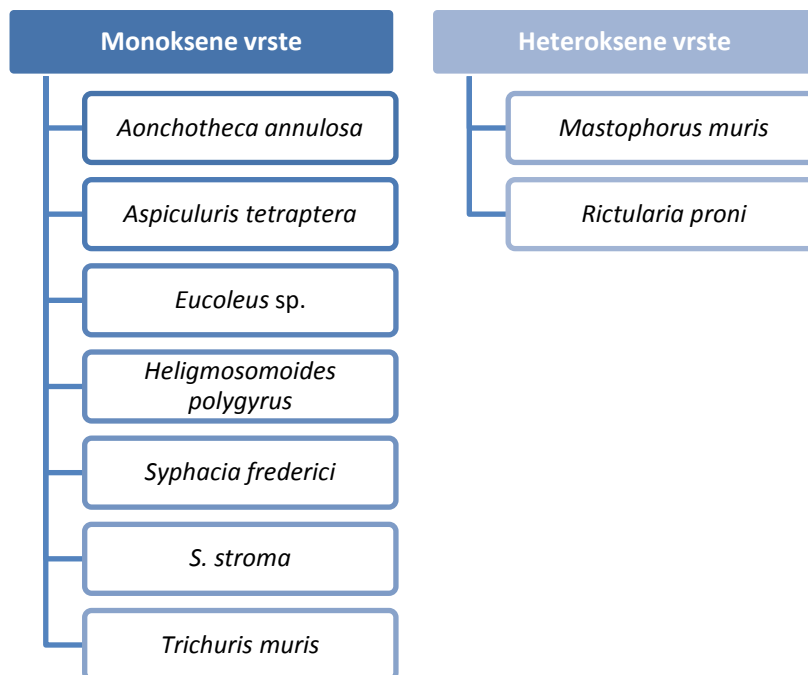
Slika 18 (nastavak). Procentualna zastupljenost različitih kombinacija parazitskih nematoda unutar jedinki žutogroglog miša: I – Misača, J – Mlekominci, K – Petnica, L – Rudnik. Aa – *Aonchotheca annulosa*, At – *Aspicularis tetraptera*, Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Mm – *Mastophorus muris*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.



Slika 18 (nastavak). Procentualna zastupljenost različitih kombinacija parazitskih nematoda unutar jedinki žutogrlog miša: M – Temska, N – Vlasina, O – Zlot, P – Župa. Aa – *Aonchotheca annulosa*, At – *Aspicularis tetraptera*, Eu – *Eucoleus* sp., Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Mm – *Mastophorus muris*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.

Bioložka struktura nematofaune

Na osnovu opštih odlika životnog ciklusa, parazitske nematode je moguće podeliti na dve osnovne grupe: monoksene, koje su sa direktnim razvićem, i heteroksene, koje su sa indirektnim razvićem. U ukupnom uzorku registrovano je sedam monoksenih i dve heteroksene vrste nematoda. Vrste *Aonchotheca annulosa* i *Eucoleus* sp. su, na osnovu dostupnih podataka i s obzirom na nedostatak istraživanja vezanih za njihovu biologiju, svrstane u monoksene (Slika 19).



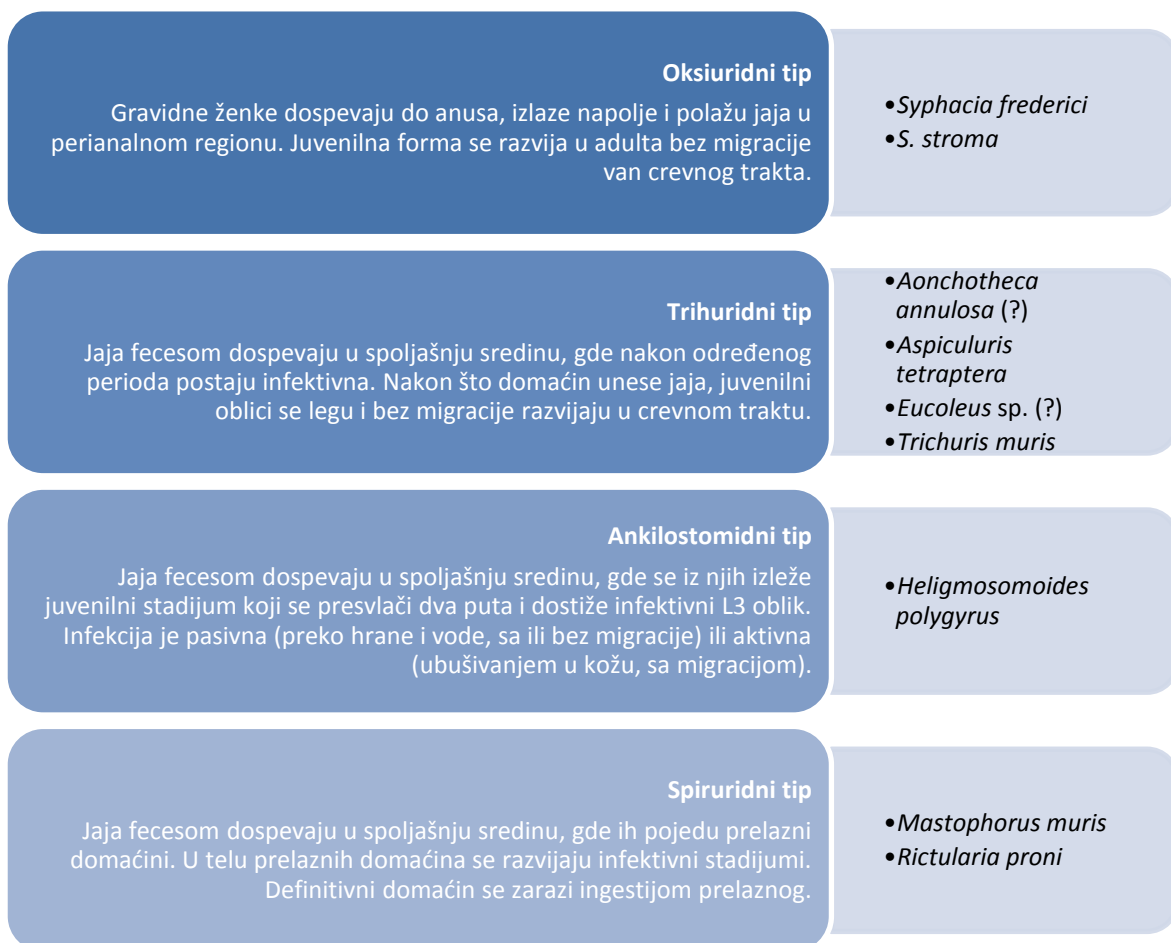
Slika 19. Predstavnicu monoksenih i heteroksenih vrsta intestinalnih nematoda u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Drugi autori navode alternativne podele nematoda po karakteristikama životnog ciklusa. Kisieleska (1983) i Kulišić (2001) koriste termine geohelmin i biohelmin da bi označili monoksene, odnosno heteroksene parazite. Kisieleska (1983) unutar geohelminata razlikuje tri potkategorije. Geohelmini u užem smislu se odlikuju slobodnoživećim juvenilnim stadijumima, koji su striktno vezani za spoljašnju sredinu i u njoj stiču infektivnost. Kod pseudogeohelminata, infektivni stadijum je jaja koje nalikuje na sporu i razvija se u spoljašnjoj sredini. Ageohelmini su vrste kod kojih ženke polažu jaja sa razvijenim L1 stupnjevima u perianalnom regionu domaćina, pri čemu se domaćini zaraze uglavnom autoinfekcijom ili međusobnim kontaktom, tako da ne postoje slobodnoživeći stadijumi. U analiziranom uzorku bile su prisutne sve tri potkategorije koje navodi Kisieleska. Za vrste *A. annulosa* i *Eucoleus* sp. je, zbog slabog poznavanja životnog ciklusa, teško adekvatno odrediti kojoj grupi pripadaju, te se u skladu sa literaturnim podacima (Anderson, 2000; Rothenburger i sar., 2014) ovde preliminarno navodi da kod ove dve vrste jaja predstavljaju infektivni stadijum (Slika 20).

Kulišić (2001), pored podele na biohelminite i geohelminite, daje i podelu parazitskih nematoda na osam grupa, na osnovu embrionalnog razvića i tipa infekcije. U ispitivanom uzorku prisutne su četiri od osam kategorija koje definiše ovaj autor (Slika 21).

Biohelminti	Geohelminti u užem smislu	Pseudogeohelminti	Ageohelminti
<ul style="list-style-type: none"> • <i>Mastophorus muris</i> • <i>Rictularia proni</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Heligmosomoides polygyrus</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Aonchotheca annulosa</i> (?) • <i>Aspiculuris tetraptera</i> • <i>Eucoleus</i> sp. (?) • <i>Trichuris muris</i> 	<ul style="list-style-type: none"> • <i>Syphacia frederici</i> • <i>S. stroma</i>

Slika 20. Predstavnici različitih kategorija intestinalnih nematoda u uzorku žutogrlog miša, po Kisielewska (1983).



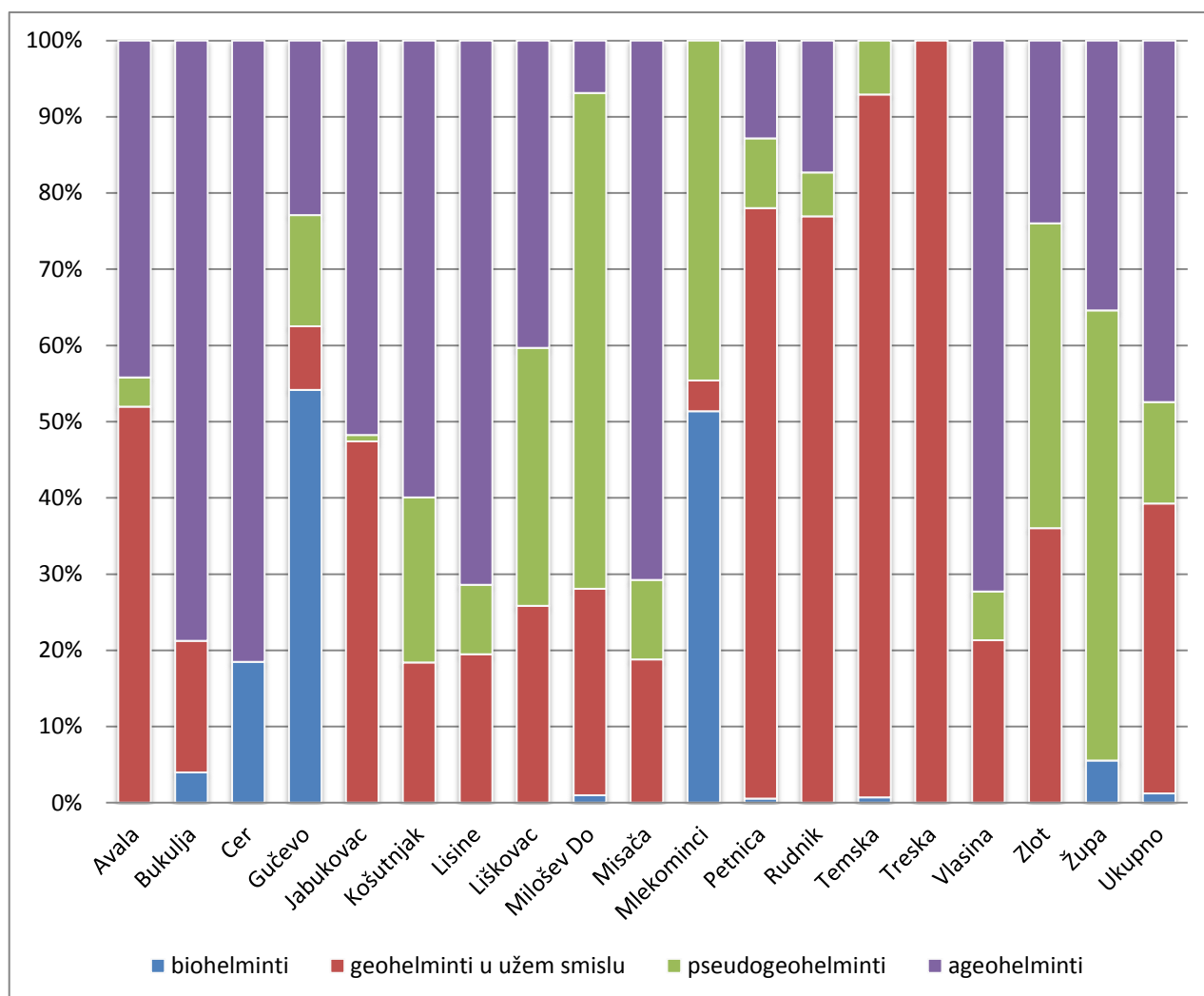
Slika 21. Podela intestinalnih nematoda u uzorku žutogrlog miša po Kulišić (2001) sa karakteristikama tipova.

Ukoliko crevne nematode raščlanimo na heteroksene (biohelminte) i monoksene (geohelminte), kvantitativni parametri nedvosmisleno ukazuju na dominantnost geohelminata. Od 18 lokaliteta, biohelminti su bili prisutni na osam, a od geohelminata su bili brojniji samo na dva. U ukupnom broju nematoda, heteroksene nematode učestvovala su sa manje od 5% (Slika 22). Podaci o prevalenci dovode do istog zaključka: geohelminata je bilo zaraženo gotovo sedam puta više domaćina nego biohelminata. Heteroksene nematode su imale veću prevalencu od monoksenih samo na lokalitetu Cer, a na lokalitetu Gučevo prevalencije dveju grupa bile su jednake. Na svim ostalim lokalitetima bila je izražena dominacija geohelminata u pogledu broja zaraženih domaćina (Tabela 29).

Podela koju daje Kisielewska (1983) omogućava dodatno raščlanjivanje monoksenih nematoda i daje detaljniji uvid u biološku strukturu uzorka. Ageohelminti su bili najbrojnija

kategorija monoksenih nematoda, sa učešćem u ukupnom broju nematoda od gotovo 50%. Odsustvovali su sa samo tri ispitana lokaliteta, a bili su najbrojnija kategorija geohelminata na devet od preostalih 15. Pseudogeohelmini su takođe bili zastupljeni na 15 lokaliteta, ali su brojčano dominantni bili samo na četiri. Geohelmini u užem smislu su odsustvovali samo na Ceru i Župi. Ukoliko se izuzme lokalitet Treska, gde je bila prisutna samo jedna jedinka parazita, geohelmini u užem smislu su bili najbrojniji na četiri ispitana lokaliteta (Slika 22).

S druge strane, podaci o prevalenci daju drugačiju sliku. Unutar grupe monoksenih nematoda, najveći broj domaćina bio je zaražen geohelminatima u užem smislu, odnosno vrstom *H. polygyrus* koja je predstavnik te kategorije u uzorku, dok su pseudogeohelmini i ageohelmini imali znatno niže prevalencije. Posmatrano po pojedinačnim lokalitetima, geohelmini u užem smislu su imali najvišu prevalencu na 11 od ukupno 18 (pri čemu su na Zlotu imali istu vrednost prevalencije kao i pseudogeohelmini). Pseudogeohelmini i ageohelmini su zarazili najveći procenat domaćina na po tri lokaliteta (Tabela 29). Ageohelminatima pripadaju vrste *S. frederici* i *S. stroma*, čija visoka brojnost i niska totalna prevalenca upućuju na izraženu akumulaciju unutar jedinki domaćina.



Slika 22. Procentualna zastupljenost različitih bioloških kategorija intestinalnih nematoda žutoglog miša po pojedinačnim lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

Tabela 29. Prevalence bioloških kategorija intestinalnih nematoda žutogrlog miša po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

Lokalitet	Heteroksene nematode (biohelminti)	Monoksene nematode (geohelminti)	Geohelminti po Kisielevska (1983)		
			Geohelminti u užem smislu	Pseudogeohelminti	Ageohelminti
Avala		93,8% (80-98,9)	90,6% (75,3-97,4)	46,9% (29,5-64,2)	37,5% (21,8-55,4)
Bukulja	27,3% (7,9-59,6)	81,8% (50,0-96,7)	63,6% (33,3-86,5)		72,7% (40,5-92,1)
Cer	50,0% (23,8-76,2)	14,3% (2,6-42,6)			14,3% (2,6-42,6)
Gučevo	28,6% (14,2-48,2)	28,6% (14,2-48,2)	10,7% (3,0-28,2)	14,3% (5,0-31,9)	7,1% (1,3-22,9)
Jabukovac		100,0% (58,9-100,0)	83,3 (41,1-99,1)	16,7 (0,9-58,9)	100,0% (58,9-100,0)
Košutnjak		93,5% (79,4-98,8)	83,9% (66,4-93,4)	54,8% (36,9-71,2)	48,4% (30,1-66,4)
Lisine		100,0% (36,9-100,0)	100,0% (36,9-100,0)	66,7% (13,5-98,3)	66,7% (13,5-98,3)
Liškovac		73,2% (57,4-84,7)	56,1% (40,2-70,9)	26,8% (15,3-42,6)	48,8% (34-64,1)
Milošev Do	33,3% (6,3-72,9)	100,0% (58,9-100,0)	100,0% (58,9-100,0)	83,3% (41,1-99,1)	16,7% (0,9-58,9)
Misača		96,7% (82,3-99,8)	96,7% (82,3-99,8)	33,3% (17,7-51,7)	56,7% (38,2-73,7)
Mlekominci	44,4% (16,9-74,9)	66,7% (32,3-90,2)	22,2% (4,1-55,8)	55,6% (25,1-83,1)	
Petnica	12,2% (5,5-24,3)	93,9% (83-98,3)	93,9% (83-98,3)	16,3% (7,7-29,4)	22,4% (12,6-36,6)
Rudnik		100,0% (47,3-100,0)	100,0% (47,3-100,0)	25,0% (1,3-75,1)	50,0% (9,8-90,2)
Temska	6,7% (0,4-30,2)	53,3% (29,4-77,8)	46,7% (22,2-70,6)	26,7% (9,7-53,4)	
Treska		100,0% (1,3-75,1)	100,0% (1,3-75,1)		
Vlasina		91,7% (63,0-99,6)	91,7% (63,0-99,6)	41,7% (18,1-70,6)	41,7% (18,1-70,6)
Zlot		60,0% (18,9-92,4)	60,0% (18,9-92,4)	60,0% (18,9-92,4)	20,0% (1,0-65,7)
Župa	80,0% (34,3-99,0)	100,0% (50,0-100,0)		80,0% (34,3-99,0)	40,0% (7,7-81,1)
Ukupno	11,5% (8,3-15,5)	77,4% (72,3-81,8)	67,2% (61,7-72,3)	31,1% (26,0-36,5)	34,8% (29,5-40,3)

U zagradama su dati intervali poverenja (95%).

Diverzitet i sličnost zajednica intestinalnih nematoda

Na nivou ukupnog uzorka intestinalnih nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije, vrednost Šenonovog indeksa diverziteta iznosila je 1,42, a inverznog Simpsonovog indeksa 3,31. Maksimalna vrednost Šenonovog indeksa iznosila je 2,20. Berger-Parkerov indeks je imao vrednost od 0,38, ukazujući na relativno ujednačenu raspodelu nematoda po vrstama u ukupnom uzorku (Tabela 30). Modus i medijana broja vrsta nematoda po lokalitetu su iznosili pet, pri čemu su samo četiri lokaliteta bili sa većim brojem vrsta.

Sva tri pokazatelja nedvosmisleno ukazuju da je Treska lokalitet sa najnižim biodiverzitetom zajednica crevnih nematoda. Međutim, na ovom lokalitetu je bila zastupljena samo jedna vrsta sa jednom jedinkom, što je rezultovalo ekstremnim, odnosno najmanjim mogućim vrednostima Šenonovog i inverznog Simpsonovog indeksa i najvećom mogućom vrednošću Berger-Parkerovog indeksa. Ukoliko se ne razmatra ovaj lokalitet, najniži biodiverzitet registrovan je na lokalitetu Temska. I pored prisustva četiri vrste nematoda (više nego na Bukulji, Ceru, Jabukovcu i Rudniku), na ovom lokalitetu je proporcija najbrojnije vrste u uzorku bila izuzetno visoka (0,92), ukazujući na siromašnu zajednicu crevnih nematoda koja se uglavnom sastoji od vrste *H. polygyrus*, što se odrazilo na niske vrednosti Šenonovog i Simpsonovog indeksa. Svi indeksi diverziteta su saglasni u proceni da je Liškovac lokalitet sa najvišim diverzitetom nematoda. Vrednosti Berger-Parkerovog indeksa su bile ispod 0,50 na samo četiri lokaliteta, ilustrujući činjenicu da je na većini lokaliteta jedna vrsta bila disproporcionalno više zastupljena u odnosu na ostale (Tabela 30).

Bootstrap procena očekivanog broja vrsta na svakom lokalitetu ilustruje da mala veličina uzoraka uglavnom nije značajno uticala na procenu diverziteta. Na lokalitetima Avala, Bukulja i Liškovac, kao i u ukupnom uzorku, S_{obs} i S_b vrednosti su vrlo bliske. S druge strane, veća odstupanja se javljaju na lokalitetima Lisine i Milošev Do, gde vrednosti bootstrap procene impliciraju da je jedna vrsta izbegla detekciju, kao posledica malog uzorka domaćina. Veće razlike između S_{obs} i S_b (iznad 0,5) su prisutne i na lokalitetima Mlekominci, Temska, Vlasina, Zlot i Župa (Tabela 30).

Vrednosti Sorensenovog indeksa sličnosti između parova lokaliteta su obuhvatale raspon od 0 do 1. Na četiri lokaliteta (Avala, Lisine, Liškovac i Misača) miševi su bili zaraženi sa pet identičnih vrsta nematoda, te je Sorensenov indeks za sve kombinacije datih lokaliteta dostizao maksimalnu vrednost. S druge strane, potpuno odsustvo preklapanja u vrstama intestinalnih nematoda je nađeno za četiri para lokaliteta. Zbog prisustva samo dve vrste na Ceru, Sorensenov indeks je iznosio 0 za sve kombinacije Cera sa lokalitetima na kojima nisu bile prisutne *S. frederici* ili *R. proni* (Jabukovac, Košutnjak i Treska). Slično tome, Sorensenov indeks je dostigao minimalnu vrednost za par Treska-Župa, jer je jedina vrsta nađena na prvom lokalitetu (*H. polygyrus*) odsustvovala na drugom. Vrednosti indeksa za ostale parove lokaliteta su bile ravnomerno raspoređene između graničnih (Tabela 31). Analiza korelacije između geografske udaljenosti lokaliteta i vrednosti Sorensenovog indeksa je pokazala negativnu korelaciju ($r = -0,158$), statistički marginalno značajnu ($p = 0,051$).

Tabela 30. Broj registrovanih vrsta intestinalnih nematoda (S_{obs}) sa bootstrap procenom ukupnog broja vrsta (S_b), i vrednosti Šenonovog (H), maksimalnog Šenonovog (H_{max}), inverznog Simpsonovog ($1/\lambda$) i Berger-Parkerovog (d) indeksa zajednica intestinalnih nematoda po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka žutogrlog miša.

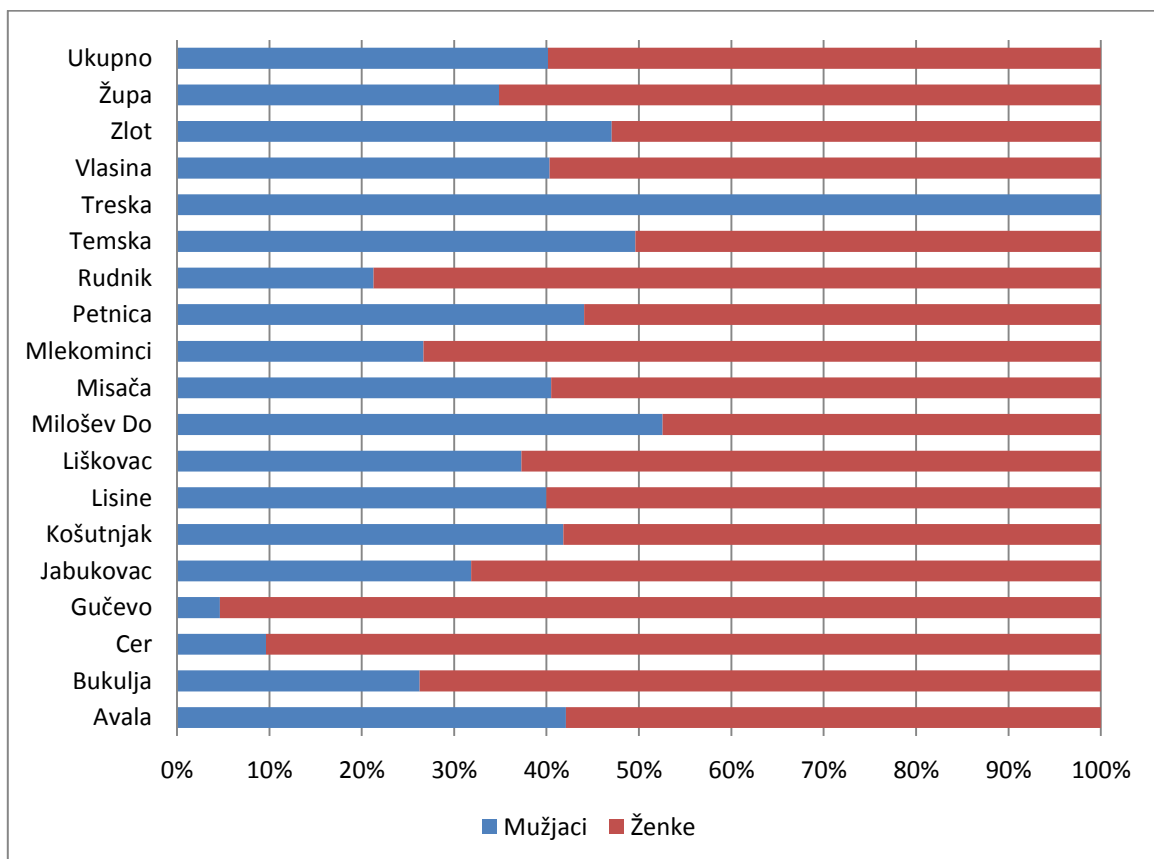
	S_{obs}	S_b	H	H_{max}	$1/\lambda$	d
Avala	5	5,04	1,08	1,61	2,49	0,52
Bukulja	3	3,03	0,62	1,10	1,53	0,79
Cer	2	2,12	0,48	0,69	1,43	0,82
Gučevo	4	4,18	1,16	1,39	2,67	0,54
Jabukovac	3	3,33	0,73	1,10	2,03	0,52
Košutnjak	5	5,14	1,01	1,61	2,30	0,60
Lisine	5	6,19	1,15	1,61	2,48	0,58
Liškovac	5	5,01	1,47	1,61	4,07	0,30
Milošev Do	7	7,95	1,25	1,95	2,59	0,55
Misača	5	5,17	0,77	1,61	1,71	0,67
Mlekominci	5	5,56	1,04	1,61	2,41	0,49
Petnica	6	6,38	0,80	1,79	1,62	0,77
Rudnik	3	3,38	0,67	1,10	1,60	0,77
Temska	4	4,72	0,32	1,39	1,17	0,92
Treska	1	1,32	0	0	1	1
Vlasina	6	6,83	1,08	1,79	2,23	0,63
Zlot	4	4,68	1,32	1,39	3,57	0,36
Župa	6	6,56	1,21	1,79	2,90	0,44
Ukupno	9	9,05	1,42	2,20	3,31	0,38

Tabela 31. Vrednosti Sorensenovog indeksa (C_s) zajednica intestinalnih nematoda žutogrlog miša za sve parove lokaliteta.

	Avala	Bukulja	Cer	Gučevo	Jabukovac	Košutnjak	Lisine	Liškovac	Milošev Do	Misača	Mlekominci	Petnica	Rudnik	Temska	Treska	Vlasina	Zlot
Avala																	
Bukulja	0,50																
Cer	0,29	0,80															
Gučevo	0,67	0,86	0,67														
Jabukovac	0,75	0,33	0	0,57													
Košutnjak	0,80	0,25	0	0,44	0,75												
Lisine	1	0,50	0,29	0,67	0,75	0,60											
Liškovac	1	0,50	0,29	0,67	0,75	0,60	1										
Milošev Do	0,67	0,40	0,22	0,55	0,60	0,83	0,67	0,67									
Misača	1	0,50	0,29	0,67	0,75	0,60	1	1	0,67								
Mlekominci	0,40	0,50	0,29	0,67	0,50	0,60	0,40	0,40	0,67	0,40							
Petnica	0,91	0,67	0,50	0,80	0,67	0,55	0,91	0,91	0,77	0,91	0,55						
Rudnik	0,75	0,67	0,40	0,86	0,67	0,50	0,75	0,75	0,40	0,75	0,50	0,67					
Temska	0,67	0,57	0,33	0,75	0,57	0,44	0,67	0,67	0,73	0,67	0,67	0,80	0,57				
Treska	0,33	0,50	0	0,40	0,50	0,33	0,33	0,33	0,25	0,33	0,33	0,29	0,50	0,40			
Vlasina	0,91	0,44	0,25	0,60	0,67	0,73	0,91	0,91	0,77	0,91	0,36	0,83	0,67	0,60	0,29		
Zlot	0,89	0,57	0,33	0,75	0,57	0,44	0,89	0,89	0,55	0,89	0,44	0,80	0,86	0,75	0,40	0,80	
Župa	0,55	0,44	0,50	0,60	0,22	0,36	0,55	0,55	0,62	0,55	0,73	0,67	0,44	0,60	0	0,50	0,60

Polna struktura nematofaune

Vrednosti seksualnog indeksa populacija crevnih nematoda na pojedinačnim lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka ukazuju na neravnomeran odnos polova u korist ženki. Od 18 istraženih lokaliteta, ženke su bile brojnije u odnosu na mužjake na 15 ($S < 0,5$). Na jednom lokalitetu vrednost S iznosila je jedan, što ukazuje na odsustvo ženki; radi se o lokalitetu Treska, sa koga je prikupljena samo jedna jedinka nematode, mužjak vrste *H. polygyrus*. Na lokalitetu Milošev Do mužjaci su bili neznatno brojniji u odnosu na ženke ($S = 0,53$), dok je na lokalitetu Temska odnos polova bio ravnomeran. Na ostalim lokalitetima vrednosti S su se kretale od 0,05 (Gučevo) do 0,47 (Zlot). Na nivou ukupnog uzorka, vrednost S iznosila je 0,40 (Slika 23).



Slika 23. Procentualni odnos broja adultnih mužjaka i ženki intestinalnih nematoda žutogrlog miša po lokalitetima i na nivou ukupnog uzorka.

Jasna dominacija ženki kakva se uočava na nivou nematoda kao grupe nije uvek bila evidentna u populacijama pojedinačnih vrsta. Kod dve vrste, *Eucoleus* sp. i *Trichuris muris*, mužjaci su bili brojniji u odnosu na ženke. Kod *Eucoleus* sp., dve od tri populacije su bile sa izraženom dominacijom ženki, ali je na Košutnjaku broj mužjaka bio višestruko veći od broja ženki, što je uticalo na ukupnu vrednost seksualnog indeksa. Kod *T. muris* je zabeležena najveća proporcija populacija u kojima je odnos polova bio u korist mužjaka, i to na 11 od 12 lokaliteta na kojima su bili prisutni adulti ove vrste, pri čemu su na lokalitetu Mlekominci konstatovani samo mužjaci. Kod drugih vrsta populacije sa dominacijom mužjaka su ili bile prisutne sporadično, ili bile potpuno odsutne. Ženke su bile brojnije u odnosu na mužjake kod svih ispitanih populacija vrsta *A. tetraptera* i *S. stroma*, pri čemu je kod potonje vrste na jednom lokalitetu (Milošev Do) seksualni indeks iznosio 0. Vrednosti S jednake nuli zabeležene su još kod jedne populacije vrste *H. polygyrus* (Gučevo) i tri populacije vrste *S.*

frederici (Gučevo, Rudnik i Župa), što je čini vrstom sa najvećom proporcijom adultnih populacija koje se sastoje isključivo od ženki. Potpuno odsustvo ženki je, pored *T. muris*, registrovano u populacijama još četiri vrste (*A. annulosa*, *H. polygyrus*, *R. proni* i *S. frederici*). Jedina vrsta koja je imala ravnomeran odnos polova je *M. muris*, čiji se celokupan adultni uzorak sastojao od jednog mužjaka i jedne ženke. Na nivou populacija, ravnomeran odnos polova konstatovan je još za *A. annulosa* na lokalitetu Košutnjak i *H. polygyrus* na lokalitetu Mlekominci (Tabela 32).

Tabela 32. Vrednosti seksualnog indeksa populacija intestinalnih nematoda žutogrlog miša po vrstama i lokalitetima.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>
Avala	0,38			0,44			0,71	0,32	0,62
Bukulja				0,53		0,05	0,14		
Cer						0,11	0,09		
Gučevo				0		0,04	0		0,33
Jabukovac				0,40				0,21	0,67
Košutnjak	0,50		0,94	0,44				0,35	0,73
Lisine	0,33			0,47			0,60	0,29	
Liškovac	0,47			0,40			0,20	0,10	0,65
Milošev Do	0,57	0,38	0,40	0,42		1		0	0,69
Misača				0,46			0,30	0,37	0,54
Mlekominci		0,36		0,50	0,50	0,13			1
Petnica	0,40			0,45		0,15	0,33	0,27	0,73
Rudnik				0,26			0		
Temska	1			0,48		1			0,75
Treska				1					
Vlasina	0,38		0,40	0,51			0,15	0,31	0,75
Zlot	0,33			0,33			1		0,75
Župa	0,34	0,43				0,14	0		
Ukupno	0,42	0,42	0,74	0,45	0,50	0,11	0,17	0,32	0,67

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

Masnim slovima su obeležene populacije u kojima su brojniji mužjaci.

Statistički značajna razlika u srednjoj dužini tela između mužjaka i ženki konstatovana je kod osam od devet vrsta. Nije utvrđena jedino kod vrste *M. muris*, gde usled male veličine uzorka nije bilo moguće dobiti p vrednost. Kod svih osam vrsta gde je registrovan, polni dimorfizam dužine tela bio je u korist ženki. Najizraženiji polni dimorfizam ustanovljen je kod vrste *R. proni*, dok su najmanje razlike u dužini između mužjaka i ženki nađene kod trihupidnih nematoda *A. annulosa* i *T. muris* (Tabela 33).

Za osam vrsta kod kojih je utvrđena statistički značajna razlika u dimenzijama među polovima testirane su razlike između mužjaka i ženki i na nivou populacija. Jedina populacija vrste *Eucoleus* sp. u kojoj su bila prisutna oba pola (Vlasina) je bila nedovoljne veličine da bi se dobila p vrednost. Jedinke preostalih sedam vrsta bile su raspoređene u 52 populacije, pri čemu je statistički značajna razlika u srednjoj dužini mužjaka i ženki nađena kod 45. Za dve populacije nije bilo moguće dobiti p vrednost, te SDI nije računat. Kod pet populacija nije utvrđena statistički značajna razlika u dimenzijama mužjaka i ženki (dve populacije *A. annulosa* i tri populacije *T. muris*), dok je kod vrste *R. proni* na lokalitetu Župa razlika u srednjoj dužini tela između mužjaka i ženki bila na granici značajnosti. Kod svih populacija u kojima je utvrđena statistički značajna razlika u dimenzijama među polovima, SDI vrednosti

su bile pozitivne. Najveća pojedinačna SDI vrednost je zabeležena za populaciju *R. proni* sa Cera, a najmanja za populaciju *A. annulosa* sa Liškovca (Tabela 34).

Tabela 33. Vrednosti indeksa polnog dimorfizma (SDI) intestinalnih nematoda žutogrlog miša.

	SDI
<i>Aonchotheca annulosa</i>	0,21
<i>Aspicularis tetraptera</i>	0,42
<i>Eucoleus</i> sp.	1,43
<i>Heligmosomoides polygyrus</i>	0,93
<i>Rictularia proni</i>	6,93
<i>Syphacia frederici</i>	2,49
<i>S. stroma</i>	0,87
<i>Trichuris muris</i>	0,34

Tabela 34. SDI vrednosti za pojedinačne populacije intestinalnih nematoda žutogrlog miša.

	Aa	At	Hp	Rp	Sf	Ss	Tm
Avala			0,80		2,25	1,01	
Bukulja			0,97	6,18	2,70		
Cer				15,47	2,60		
Gučevo				10,66			
Jabukovac			0,83			0,93	
Košutnjak			0,74			1,03	0,71
Lisine			0,72		1,58		
Liškovac	0,18				2,41	0,87	
Milošev Do		0,54	1,07				0,37
Misača			0,92		2,78	0,77	0,39
Mlekominici		0,52		3,14			
Petnica	0,31		1,03	6,41	2,40	0,54	
Rudnik			1,54	4,69			
Temska			1,08				
Vlasina	0,31		0,99		2,56	0,94	0,31
Zlot							0,51
Župa	0,30	0,36		5,20			

Aa – *Aonchotheca annulosa*, At – *Aspicularis tetraptera*, Hp – *Heligmosomoides polygyrus*, Rp – *Rictularia proni*, Sf – *Syphacia frederici*, Ss – *S. stroma*, Tm – *Trichuris muris*.

Crvena polja označavaju populacije kod kojih nije ustanovljena statistički značajna razlika u srednjoj dužini mužjaka i ženki.

Crna polja označavaju populacije za koje nije bilo moguće dobiti p vrednost usled veličine uzorka.

Korelacija između broja ženki u infrapopulaciji i prosečne dužine tela mužjaka je određena za sedam vrsta nematoda. Kod vrste *M. muris* nije postojala nijedna infrapopulacija koja je sadržala i mužjake i ženke, a kod vrste *Eucoleus* sp. je postojala samo jedna. Očekivana negativna korelacija je uočena samo kod *H. polygyrus* i *T. muris*. Kod svih ostalih vrsta, korelacija je bila pozitivna: mužjaci su bili krupniji u infrapopulacijama sa više ženki. Međutim, nijedna od korelacija nije bila visoka, niti je prešla prag statističke značajnosti (Tabela 35).

Tabela 35. Koeficijent linearne korelacije (r) između broja ženki u infrapopulacijama i prosečne dužine tela mužjaka.

Vrsta	n	r	p
<i>Aa</i>	12	0,194	0,547
<i>At</i>	7	0,406	0,367
<i>Hp</i>	129	-0,134	0,131
<i>Rp</i>	11	0,244	0,470
<i>Sf</i>	14	0,027	0,928
<i>Ss</i>	38	0,086	0,606
<i>Tm</i>	14	-0,205	0,483

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

n – broj infrapopulacija date vrste koje su analizirane; p – nivo statističke značajnosti analiziranih korelacija.

Uticaj pola domaćina na prevalencu infekcije

Uzimajući u obzir ukupan uzorak domaćina sa teritorije Srbije, prevalenca infekcije intestinalnim nematodama je bila gotovo identična kod mužjaka i ženki žutogrllog miša. Pol je značajno uticao na prevalencu kod vrsta *Syphacia stroma* i *Trichuris muris*. Kod prve vrste mužjaci miševa su imali veću prevalencu od ženki, dok je kod druge situacija bila obrnuta. Za ostale vrste nije konstatovana statistički značajna razlika među polovima, ali je prevalenca češće bila veća kod ženki domaćina (Tabela 36).

Tabela 36. Poređenje prevalencije infekcije intestinalnim nematodama između mužjaka (M) i ženki (F) žutogrljih miševa na nivou ukupnog uzorka.

	M		F		p
	I/Σ	P%	I/Σ	P%	
<i>Aa</i>	22/154	14,3	14/149	9,4	0,206
<i>At</i>	4/154	2,6	5/149	3,4	1
<i>Eu</i>	2/154	1,3	4/149	2,7	0,435
<i>Hp</i>	105/154	68,2	99/149	66,4	1
<i>Mm</i>	1/154	0,6	2/149	1,3	1
<i>Rp</i>	12/154	7,8	22/149	14,8	0,057
<i>Sf</i>	18/154	11,7	19/149	12,8	1
<i>Ss</i>	45/154	29,2	25/149	16,8	0,011
<i>Tm</i>	24/154	15,6	41/149	27,5	0,012
Nematode	126/154	81,8	121/149	81,2	1

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

I – broj zaraženih domaćina; Σ - ukupan broj pregledanih domaćina; P% – prevalenca; p – p vrednost.

Masna slova označavaju statistički značajnu razliku u prevalenci infekcije između polova domaćina.

Strukturiranje uzorka po lokalitetima nije otkrilo značajnije razlike između mužjaka i ženki domaćina u pogledu prevalencije. Ukupna prevalenca infekcije nematodama se ni na jednom lokalitetu nije značajno razlikovala među polovima. Od 18 lokaliteta, mužjaci su imali veću prevalencu infekcije nematodama na 11. Ukoliko se posmatraju pojedinačne populacije nematoda po lokalitetima, dobija se drugačija slika: od ukupno 79 populacija, ženke su imale veću prevalencu u 40. U preostalih 39 prevalencije infekcije mužjaka i ženki su bile jednake, ili su mužjaci imali veću prevalencu. Statistički značajna razlika u prevalencama je ustanovljena za samo dve populacije: kod *R. proni* sa Petnice i kod *T. muris* sa Gučeva. U oba slučaja, suprotno očekivanjima na osnovu rezultata ranijih studija, prevalenca je bila viša kod ženki domaćina (Tabela 37).

Tabela 37. P vrednosti egzaktnog bezuslovnog testa razlika u prevalencama infekcije populacija intestinalnih nematoda između polova žutoglog miša po lokalitetima.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>	nem
Avala	0,083			1			1	0,083	1	1
Bukulja				0,271		1	1			1
Cer						1	0,205			0,520
Gučevo				1		0,123	0,322		0,054	0,254
Jabukovac				1				1	0,083	1
Košutnjak	1		0,072	0,133				1	0,309	1
Lisine	1			1			0,250	1	0,250	1
Liškovac	0,135			1			1	0,377	1	1
Milošev Do	1	1	1	1		1		1	0,219	1
Misača	0,066			1			0,277	0,202	0,362	1
Mlekominci		1		0,106	0,223	0,508			0,508	1
Petnica	1			0,382		0,020	0,163	1	1	1
Rudnik				1			1		1	1
Temska	1			1		1			1	1
Treska				1						1
Vlasina	1		1	1			0,146	1	0,249	1
Zlot	0,083			1			1		1	1
Župa	0,375	1			0,375	1	0,063		0,375	1

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*, nem – nematode.

Crvene p vrednosti označavaju populacije u kojima je prevalenca infekcije mužjaka bila veća od prevalencije infekcije ženki, ili su prevalencije bile jednake.

Masnim slovima su označene statistički značajne razlike u prevalencama.

Uticaj genetičke strukture domaćina na prevalencu infekcije

Razlika u prevalencama infekcije nematodama između B+ i B0 domaćina na nivou ukupnog uzorka je bila neznatna, i nije bila statistički značajna. Međutim, za vrste *Aspicularis tetraptera* i *Mastophorus muris*, prevalenca infekcije je bila značajno veća kod domaćina sa B hromozomima. Razlika je pogotovo uočljiva kod *M. muris*, gde su samo B+ jedinke bile zaražene parazitom. Za ostale vrste razlika u prevalencama nije bila statistički značajna, ali su uglavnom B+ domaćini bili sa većom prevalencom infekcije. B0 jedinke su imale veću prevalencu infekcije vrstama *Eucoleus* sp. i *Syphacia stroma* (Tabela 38).

Tabela 38. Poređenje prevalencije infekcije intestinalnim nematodama između žutogrlih miševa bez (B0) i sa (B+) B hromozomima na nivou ukupnog uzorka.

	B0		B+		p
	I/Σ	P%	I/Σ	P%	
<i>Aa</i>	20/199	10,1	11/96	11,5	1
<i>At</i>	2/199	1	6/96	6,3	0,013
<i>Eu</i>	4/199	2	1/96	1	1
<i>Hp</i>	127/199	63,8	70/96	72,9	0,122
<i>Mm</i>	0/199	0	3/96	3,1	0,018
<i>Rp</i>	22/199	11,1	12/96	12,5	1
<i>Sf</i>	22/199	11,1	13/96	13,5	1
<i>Ss</i>	49/199	24,6	18/96	18,8	0,273
<i>Tm</i>	42/199	21,1	22/96	22,9	1
Nematode	160/199	80,4	79/96	82,3	1

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*.

I – broj zaraženih domaćina; Σ - ukupan broj pregledanih domaćina; P% – prevalenca; p – p vrednost.

Masna slova označavaju statistički značajnu razliku u prevalenci infekcije između B+ i B+ jedinki.

Ni na jednom lokalitetu nije konstatovana statistički značajna razlika u ukupnoj prevalenci infekcije nematodama kod B+ i B0 miševa. Posmatrano po pojedinačnim populacijama nematoda, značajna razlika u prevalencama je konstatovana samo za *T. muris* sa Misače, uz razliku na granici značajnosti kod *A. annulosa* sa Košutnjaka i *S. frederici* sa Petnice. U sva tri slučaja, prevalenca je bila veća kod B+ jedinki. Od 73 analizirane populacije, B+ jedinke su bile sa većom prevalencom infekcije u 41, dok je kod preostalih 32 prevalenca bila veća kod B0 jedinki, ili jednaka u obe grupe. Od 17 lokaliteta, prevalenca infekcije je bila veća kod B+ miševa na devet, dok je na preostalih osam bila jednaka u obe grupe ili veća kod B0 životinja (Tabela 39).

Tabela 39. P vrednosti egzaktnog bezuslovnog testa razlika u prevalencama infekcije populacija intestinalnih nematoda između B+ i B0 jedinki žutogrlih miševa po lokalitetima.

	<i>Aa</i>	<i>At</i>	<i>Eu</i>	<i>Hp</i>	<i>Mm</i>	<i>Rp</i>	<i>Sf</i>	<i>Ss</i>	<i>Tm</i>	nem
Avala	1			0,325			1	1	0,427	1
Bukulja				0,454		0,549	1			1
Cer						0,180	1			0,520
Gučevo				1		0,099	0,309		1	0,140
Jabukovac				1				1	1	1
Košutnjak	0,057		1	1				0,323	1	1
Liškovac	1			0,080			1	0,335	0,080	1
Milošev Do	1	0,313		1		1		1	1	1
Misača	0,404			0,465			0,404	0,311	0,010	0,465
Mlekominci		1		1	0,492	0,098			1	1
Petnica	0,464			0,207		1	0,052	0,513	0,408	0,401
Rudnik				1			0,125		1	1
Temska	1			0,278		1			0,278	0,418
Treska				1						1
Vlasina	0,080		0,080	1			1	0,080	1	1
Zlot	0,375			0,375			1		0,375	0,375
Župa	1	0,125			0,125	1	1		1	1

Aa – *Aonchotheca annulosa*, *At* – *Aspicularis tetraptera*, *Eu* – *Eucoleus* sp., *Hp* – *Heligmosomoides polygyrus*, *Mm* – *Mastophorus muris*, *Rp* – *Rictularia proni*, *Sf* – *Syphacia frederici*, *Ss* – *S. stroma*, *Tm* – *Trichuris muris*, nem - nematode.

Crvene p vrednosti označavaju populacije u kojima je prevalenca infekcije bila veća kod B0 jedinki, ili jednaka kod obe grupe domaćina.

Masnim slovima su označene statistički značajne razlike u prevalencama, a *kurzivom* razlike na granici značajnosti.

Analiza uticaja faktora na abundancu intestinalnih nematoda

Za tri vrste intestinalnih nematoda žutogrlog miša (*Aspiculuris tetraptera*, *Eucoleus* sp. i *Mastophorus muris*) nije bilo moguće sprovesti GLM analizu. Navedene vrste su bile zastupljene u maloj proporciji ukupnog broja domaćina, često sa niskim vrednostima abundance. Prisustvo velikog broja faktora i njihovih interakcija onemogućilo je dobijanje adekvatnog minimalnog modela koji bi obasnio distribuciju njihove abundance, te su isključene iz analize.

Minimalni model kojim je objašnjeno variranje abundance intestinalnih nematoda žutogrlog miša u ukupnom uzorku sadržao je lokalitet, uzrast domaćina i prisustvo B hromozoma kao individualne faktore, kao i interakcije B hromozoma sa lokalitetom i polom domaćina. Abundanca intestinalnih nematoda je značajno varirala u zavisnosti od lokaliteta. Efekat uzrasta na abundancu nematoda je bio statistički značajan: starije jedinke su bile zaraženije. Jedinke sa B hromozomima su se takođe odlikovale većom abundancom. Pojedinačni efekat pola nije bio statistički značajan, mada je abundanca nematoda bila veća kod mužjaka (Tabela 40).

Tabela 40. Analiza uticaja faktora na abundancu intestinalnih nematoda u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	Df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			292	2745532	
Lokalitet	17	257561	275	2487971	0,002
Uzrast	1	95752	274	2392219	<0,001
Pol	1	2584	273	2389635	0,537
B hromozomi	1	29534	272	2360101	0,037
Lokalitet:B hromozomi	16	565618	256	1794483	<0,001
Pol:B hromozomi	1	69674	255	1724809	0,001

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

Lokalitet, uzrast i pol domaćina i abundanca vrste *Aspiculuris tetraptera* su bili pojedinačni faktori koji su oblikovali abundancu vrste *Aonchotheca annulosa*. Pored statistički značajnog efekta lokaliteta, abundanca ove vrste povećavala se sa uzrastom domaćina (Slika 24). Isti efekat imalo je i prisustvo nematode *A. tetraptera*. U odnosu na pol, značajno veća abundanca *A. annulosa* javljala se kod mužjaka. Pored navedenih pojedinačnih faktora, značajan je bio i efekat interakcije lokaliteta i uzrasta, dok je efekat interakcije pola i uzrasta bio granično značajan (Tabela 41).

Tabela 41. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Aonchotheca annulosa* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			296	10786,4	
Lokalitet	17	1168,09	279	9618,3	<0,001
Uzrast	1	605,65	278	9012,6	<0,001
Pol	1	145,52	277	8867,1	0,008
At	1	1077,88	276	7789,2	<0,001
Lokalitet:uzrast	17	2453,81	259	5335,4	<0,001
Uzrast:pol	1	76,04	258	5259,4	0,053

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

Na abundancu *Heligmosomoides polygyrus* uticali su lokalitet, uzrast domaćina i interakcija *Syphacia stroma-Trichuris muris*, dok abundance ove dve vrste nisu ispoljavale pojedinačno značajan efekat. Efekat uzrasta je bio statistički značajan: abundanca je bila veća kod starijih životinja (Slika 25). Kao i kod prethodnih vrsta, lokalitet je ispoljio značajan efekat na variranje abundance *H. polygyrus* (Tabela 42).

Tabela 42. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Heligmosomoides polygyrus* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			297	762595	
Lokalitet	17	71912	280	690683	0,017
Uzrast	1	42093	279	648590	<0,001
<i>Sf</i>	1	1819	278	646771	0,372
<i>Tm</i>	1	374	277	646397	0,686
<i>Sf:Tm</i>	1	15923	276	630474	0,008

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

Od pojedinačnih faktora, statistički značajan efekat na abundancu vrste *Rictularia proni* imali su lokalitet i uzrast domaćina. Uz uticaj lokaliteta, u skladu sa nalazima za prethodne vrste, starije jedinke domaćina su imale veću abundancu parazita (Slika 26). Lokalitet je ispoljio efekat na abundancu *R. proni* i kroz statistički značajne interakcije sa polom, uzrastom, prisustvom B hromozoma i abundancom *Trichuris muris*, a zabeležena je i interakcija B hromozoma sa *Syphacia frederici*. Međutim, pol, prisustvo B hromozoma i abundance *S. frederici* i *T. muris* nisu prešli prag statističke značajnosti kao pojedinačni faktori. Mada efekat pola i prisustva B hromozoma nije bio statistički značajan, abundanca je bila veća kod ženki i B+ životinja (Tabela 43).

Tabela 43. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Rictularia proni* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			292	1410,94	
Lokalitet	17	281,87	275	1129,07	<0,001
Pol	1	0,80	274	1128,27	0,460
Uzrast	1	58,30	273	1069,97	<0,001
B hromozomi	1	0,60	272	1069,37	0,523
<i>Sf</i>	1	4,82	271	1064,56	0,070
<i>Tm</i>	1	1,68	270	1062,87	0,284
Lokalitet:pol	17	81,62	253	981,25	<0,001
Lokalitet:uzrast	17	357,34	236	623,91	<0,001
Lokalitet:B hromozomi	16	98,65	220	525,26	<0,001
Lokalitet:<i>Tm</i>	10	211,23	210	314,03	<0,001
B hromozomi:<i>Sf</i>	1	7,20	209	306,83	0,027

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

Za razliku od prethodnih vrsta nematoda, uzrast nije ispoljavao značajan efekat na abundancu *Syphacia frederici*. Od pojedinačnih faktora, statistički značajan je bio efekat lokaliteta, prisustva B hromozoma, i abundance vrsta *Aonchotheca annulosa* i *Aspicularis tetraptera*. B+ miševi, domaćini sa *A. annulosa* i domaćini sa *A. tetraptera* su imali više abundance *S. frederici*. Pol je ispoljavao uticaj samo kroz interakciju sa lokalitetom; mada su

mužjaci miševa bili sa većom abundancom *S. frederici*, ta razlika između polova domaćina nije bila značajna (Tabela 44).

Tabela 44. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Syphacia frederici* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			293	78645	
Lokalitet	17	16494,3	276	62150	<0,001
Pol	1	365,9	275	61784	0,126
B hromozomi	1	1082,7	274	60702	0,008
Aa	1	1552,4	273	59149	0,002
At	1	12675,7	272	46474	<0,001
Lokalitet:pol	17	6676,8	255	39797	<0,001

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

Kao i kod prethodne vrste iz istog roda, i kod *Syphacia stroma* nije zabeležen statistički značajan uticaj uzrasta domaćina na abundancu. Pojedinačni faktori koji su imali pojedinačno značajan efekat na ovu vrstu bili su lokalitet i prisustvo vrste *Eucoleus* sp., pri čemu je abundanca *S. stroma* bila veća kod miševa koji su bili zaraženi sa *Eucoleus* sp. Statistički značajne su bile i interakcije lokaliteta sa polom, B hromozomima i abundancom *A. annulosa*, ali nijedan od tih faktora nije pojedinačno uticao na abundancu *S. stroma*. Nadmorska visina je bila statistički značajna samo u interakciji sa polom. I pored toga što efekat pola i B hromozoma nije bio statistički značajan, uočljiv je trend povećanja abundance *S. stroma* u grupi jedinki sa B hromozomima i kod mužjaka (Tabela 45).

Tabela 45. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Syphacia stroma* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			293	1552669	
Lokalitet	17	127545	276	1425125	<0,001
Nadmorska visina	1	1009	275	1424116	0,501
Pol	1	1277	274	1422838	0,449
B hromozomi	1	4879	273	1417960	0,139
Aa	1	1279	272	1416681	0,449
Eu	1	127284	271	1289397	<0,001
Lokalitet:pol	17	77982	254	1211415	0,006
Lokalitet:B hromozomi	16	329817	238	881598	<0,001
Lokalitet:Aa	9	360056	229	521542	<0,001
Nadmorska visina:pol	1	12601	228	508941	0,017

df – broj stepeni slobode.

Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.

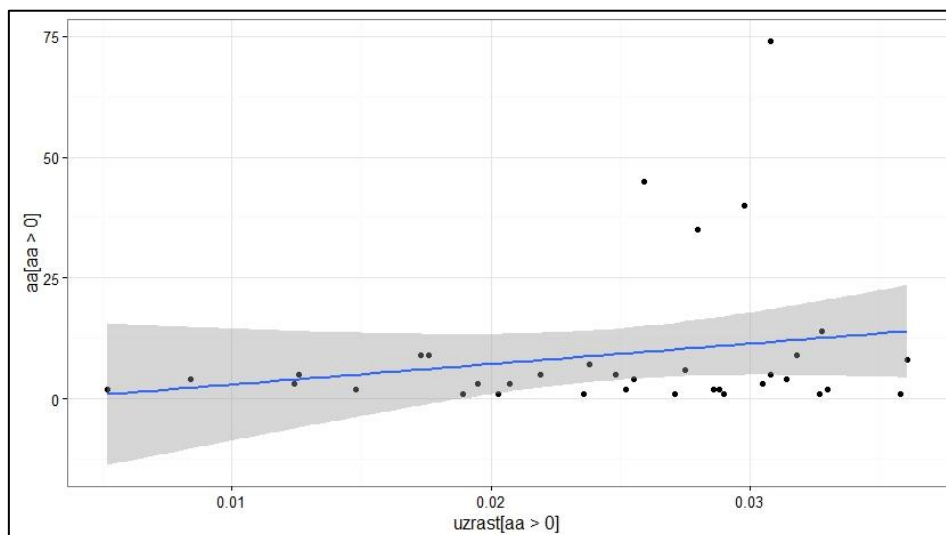
Nijedan pojedinačni faktor nije ispoljavao statistički značajan uticaj na abundancu nematode *Trichuris muris*, mada su uzrast domaćina i nadmorska visina prisutni u minimalnom modelu. I pored odsustva statističke značajnosti, abundanca *T. muris* je bila veća kod starijih jedinki domaćina, a smanjivala se sa povećanjem nadmorske visine. Jedino je interakcija ova dva faktora imala značajan efekat na abundancu *T. muris* (Tabela 46).

Tabela 46. Analiza uticaja faktora na abundancu vrste *Trichuris muris* u ukupnom uzorku žutogrlog miša.

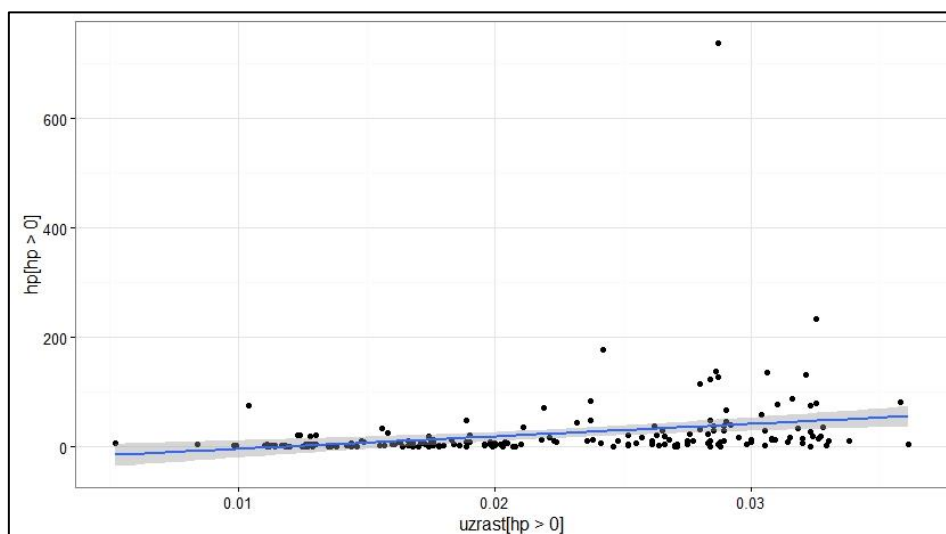
Faktor	df	Varijansa	Rez. df	Rez. varijansa	p
Nulti model			297	147464	
Nadmorska visina	1	320,37	296	147144	0,419
Uzrast	1	613,35	295	146531	0,263
Nadmorska visina:uzrast	1	2398,12	294	144133	0,027

df – broj stepeni slobode.

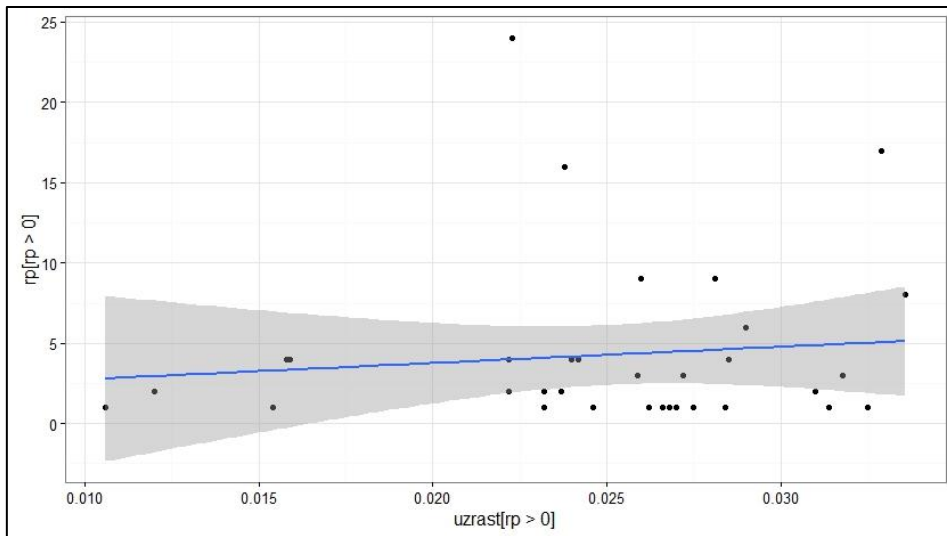
Masnim slovima su obeleženi statistički značajni faktori i interakcije.



Slika 24. Odnos uzrasta žutogrlih miševa (x osa) i abundance vrste *Aonchotheca annulosa* (y osa).



Slika 25. Odnos uzrasta žutogrlih miševa (x osa) i abundance vrste *Heligmosomoides polygyrus* (y osa).



Slika 26. Odnos uzrasta žutogrih miševa (x osa) i abundance vrste *Rictularia proni* (y osa).

Diskusija

Fauna nematoda žutogrlog miša

Relativno je mali broj istraživanja koja su posvećena fauni crevnih nematoda, i helminata uopšte, žutogrlog miša. Većina dostupnih podataka odnosi se na blisko srodnu vrstu *A. sylvaticus*, čija je helmintofauna dobro dokumentovana širom Evrope (Montgomery i Montgomery, 1988, 1990; Gregory i sar., 1992; Feliu i sar., 1997; Abu-Madi i sar., 1998, 2000; Behnke i sar., 1999, 2005; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Pisanu i sar., 2009; Milazzo i sar., 2010a). Helmini žutogrlog miša su istraživani uglavnom u okviru istraživanja koja su obuhvatala više različitih vrsta glodara (Tenora i sar., 1983; Mažeika i sar., 2003; Griekienienė, 2005; Klimpel i sar., 2007a; Hildebrand i sar., 2009; Kirillova, 2010; Ondříková i sar., 2010). Ipak, postoje i radovi koji se bave isključivo ovom vrstom i različitim aspektima njenog odnosa sa helmintima (npr. Meyer-Lucht i Sommer, 2005; Axtner i Sommer, 2011; Adnađević i sar., 2014; Čabrilo i sar., 2016; Debenedetti i sar., 2016). Međutim, podaci vezani za šumskog miša mogu poslužiti kao adekvatna baza za poređenje sa žutogrlim mišem, jer je sastav helmintofaune ove dve vrste vrlo sličan, što se može dovesti u vezu sa sličnostima u staništu, ishrani i načinu života (Klompel i sar., 2007a; Kirillova, 2010).

Valjkasti crvi su po pravilu najzastupljenija grupa u sastavu faune helminata glodara (Tenora i sar., 1983; Montgomery i Montgomery, 1988, 1990; Feliu i sar., 1997; Behnke i sar., 1999; Haukisalmi i Henttonen, 1999; Abu-Madi i sar., 2000; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Behnke i sar., 2001b, 2008a; Mažeika i sar., 2003; Smales i Spratt, 2004; Griekienienė, 2005; Eira i sar., 2006; Klompel i sar., 2007a; Kataranovski i sar., 2008; Milazzo i sar., 2010a, 2010b; Kataranovski i sar., 2011; Debenedetti i sar., 2016). Nalazi u kojima su pantljičare ili metilji bili prisutni sa većim brojem vrsta od nematoda (Feliu i sar., 1997; Mafiana i sar., 1997; Bajer i sar., 2005; Ondříková i sar., 2010) predstavljaju retke izuzetke. Glodari su, uopšteno govoreći, pretežno herbivorna grupa organizama, i u njihovoj ishrani su relativno slabo zastupljeni beskičmenjaci (insekti, kopneni i barski puževi, račići) koji predstavljaju prelazne domaćine metilja, pantljičara i akantocofala. Konkretno, žutogrla miš, kao i šumski miš, je tipična granivorna vrsta (Abt i Bock, 1998), i takva ishrana ograničava njihov kontakt sa infektivnim stadijumima metilja i pantljičara, za razliku od juvenilnih oblika nematoda koji se unose sa kontaminiranom hranom ili vodom, preko zemljišta ili prenosom sa druge jedinke. Goüy de Bellocq i sar. (2003) su analizirali karaktere koji omogućavaju parazitima kolonizaciju i opstanak u novim staništima. Pokazalo se da paraziti sa direktnim ciklusima (u koje spada većina nematoda) poseduju kombinaciju odlika koja je vezana za veliku verovatnoću invazije novih staništa i malu verovatnoću iščezavanja u njima, u odnosu na parazite sa indirektnim razvićem. Autori zaključuju da je širenje u nova staništa jednostavniji proces za parazite sa direktnim životnim ciklusom, koji pasivno prate svoje domaćine, dok se paraziti poput pantljičara suočavaju sa problemom pronalaska prelaznog ili definitivnog domaćina. Samim time, veća zastupljenost nematoda u odnosu na druge kategorije helminata glodara je verovatno posledica razlike u životnim strategijama parazita. Dakle, uspešnosti valjkastih crva doprinose karakteristike njihovog životnog ciklusa.

Svih osam nematoda koje su determinisane do nivoa vrste su prethodno registrovane na teritoriji Srbije. Predstavnici roda *Eucoleus* koji parazitiraju u glodarima su takođe konstatovani u našoj zemlji (Habijan-Mikeš, 1990). S druge strane, žutogrla miš predstavlja novog potvrđenog domaćina za vrstu *Mastophorus muris* u Srbiji, s obzirom da je ovaj parazit kod nas do sada registrovan samo kod kućnog miša (Vukićević-Radić i sar., 2007; Kataranovski i sar., 2008). Dominantni predstavnici faune nematoda malih glodara su

oksiuridne, trihostrongilidne i trihuridne nematode (Lewis, 1987), što je jasno uočljivo kod žutogrlog miša na teritoriji Srbije: samo dve od devet registrovanih vrsta (*Rictularia proni* i *M. muris*) ne spadaju u jednu od tri navedene grupe. Genov (1984) u svojoj analizi helmintofaune sitnih sisara u Bugarskoj kod domaćina *A. flavicollis* navodi 11 vrsta nematoda, pri čemu se šest javlja i kod žutogrlog miša u Srbiji. Od preostalih pet vrsta koje navodi Genov, *Eucoleus gastricus* nije sa sigurnošću mogla biti potvrđena u uzorku, *Calodium hepaticum* je parazit jetre, organa koji nije pregledan u ovom istraživanju, dok vrste *Aonchotheca murissylvatici*, *Rictularia strumica* i *Carolinensis minutus* nisu nađene kod žutogrlog miša u Srbiji. S druge strane, Genov ne navodi *A. flavicollis* kao domaćina za vrste *A. annulosa* i *M. muris*.

Cifra od devet vrsta intestinalnih nematoda nađenih kod jednog domaćina u ukupnom uzorku, odnosno od jedne do sedam vrsta na pojedinačnim lokalitetima, uklapa se u raspon vrednosti dobijenih u studijama nematofaune mišolikih glodara publikovanih u drugim evropskim zemljama tokom protekle dve decenije. Broj konstatovanih vrsta nematoda se kretao od samo jedne kod žutogrlog i prugastog miša u Litvaniji, do preko 10 kod šumskog miša u kontinentalnoj Španiji, pri čemu dati podaci svakako zavise od veličine ispitivane teritorije, tipa staništa i veličine uzorka (Tabela 47). Dodatni faktori koji utiču na broj vrsta parazita su gustina populacije i masa tela domaćina, pri čemu su oba parametra pozitivno korelisani sa brojem vrsta trihostrongilidnih nematoda kod sisara. Uticaj gustine populacije objašnjava se pozitivnim efektom na stopu transmisije parazita, dok se uticaj mase ispoljava posredno, kroz vagilnost domaćina i unos hrane koji određuju izloženost infektivnim stadijumima. S druge strane, životni vek i veličina tela domaćina nisu korelisani sa brojem vrsta u zajednicama parazita (Arneberg, 2002).

Među registrovanim vrstama nematoda, nijedna se ne izdvaja kao geografski specifična za teritoriju Srbije ili Evrope. Svih devet vrsta predstavljaju široko rasprostranjene, u nekim slučajevima kosmopolitske parazite, koji su poznati u mnogim delovima Evrope, Azije i Afrike, a katkad i u Novom Svetu i Okeaniji. U pogledu ekološke valence u odnosu na izbor domaćina, odnosno hostalne specifičnosti, parazitologija razlikuje tri osnovne kategorije parazita. Oioksene vrste su strogo specifične za jednu vrstu domaćina, stenoksene vrste parazitiraju na maloj grupi blisko srodnih vrsta domaćina (unutar istog roda ili porodice), dok euriksene vrste parazita imaju širok spektar domaćinskih vrsta koje nisu blisko srodne (Combes, 2004). Nijedna od vrsta koje ulaze u sastav faune nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije ne predstavlja oioksenog parazita. U stenoksene vrste spada *Syphacia frederici*, koja je ograničena isključivo na miševе roda *Apodemus* (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984; Tenora, 2004). Ostale vrste su euriksene, s obzirom da se pored mišolikih glodara (rodovi *Apodemus*, *Mus*, *Rattus* i drugi), mogu naći u predstavnicima drugih familija reda Rodentia (Cricetidae), pa čak i drugih redova sisara. U tom pogledu je pogotovo interesantna vrsta *M. muris*, koja je konstatovana kod dve vrste australijskih torbara, lisičastog oposuma (*Trichosurus vulpecula*) (Johnston i Mawson, 1938, citirano u Rojas i sar., 2003) i mošusnog pacov-kengura (*Hypsiprymnodon moschatus*) (Smales, 1995, citirano u Rojas i sar., 2003). Značajno je i prisustvo intestinalnih nematoda kod predstavnika reda Primates, uočeno kod jedinki držanih u zoološkim vrtovima. *Aonchotheca annulosa* je nađena kod beloglavog kapucinera (*Cebus capucinus*) u nekadašnjoj Čehoslovačkoj, a u skorije vreme i kod pavijana hamadrije (*Papio hamadryas*) u Turskoj (Umur i sar., 2012). *Aspiculuris tetraptera* je jedina vrsta u uzorku koja je zabeležena kod čoveka, i to u Japanu (Genov, 1984).

S obzirom na česte promene u klasifikaciji intestinalnih nematoda, te na sličnu morfologiju predstavnika određenih grupa, u prošlosti su određene vrste pogrešno determinisane, iz čega proizilaze nalazi kod netipičnih vrsta domaćina. Na primer, vrsta *S. frederici* je ranije često mešana sa vrstama *S. obvelata* i *S. agraria*, zbog čega su je neki autori pogrešno determinisali i kod prugastog miša koji nije njen domaćin (Tenora, 2004). U

savremeno doba, kriterijumi za determinaciju vrsta su stabilizovani i takve greške se retko javljaju. Ipak, morfološki uniformni taksoni (poput vrsta roda *Syphacia*) mogu predstavljati izazov za determinaciju. U takvim situacijama, molekularne metode mogu obezbediti proveru identifikacije, ali samo uz preciznu morfološku determinaciju koja je od prvenstvenog značaja za tačno određivanje vrste (Poulin i Keeney, 2008).

Tabela 47. Broj konstatovanih vrsta intestinalnih nematoda (n) kod glodara porodice Muridae sa odabranih lokaliteta u Evropi.

Autor i godina	Mesto istraživanja	Domaćin	n
Abu-Madi i sar., 2000	južna Engleska	As	3
Behnke i sar., 1999	južna Engleska	As	4
Čabrilo i sar., 2016	peripanonska Srbija	Af	6
Debenedetti i sar., 2016	dolina reke Ero (Španija)	Af	4
Eira i sar., 2006	Dunaš de Mira (Portugal)	As	7
Goüy de Bellocq i sar., 2003	Sicilija (Italija)	As	7
Feliu i sar., 1997	Španija	As	12
		Mm	6
		Ms	5
		Rr	7
		Rn	10
Fuentes i sar., 2000	Sera Kalderona (Španija)	As	8
		Ms	5
		Rr	7
Fuentes i sar., 2004	Sijera Espunja (Španija)	As	8
Griekienienė, 2005	jezero Drukšiai (Litvanija)	Af	7
Hildebrand i sar., 2009	Vroclav (Poljska)	Aa	3
		Af	4
Kataranovski i sar., 2008	predgrađa Beograda	Mm	8
Kataranovski i sar., 2011	područje Beograda	Rn	5
Klimpel i sar., 2007a	Dormagen (Nemačka)	Af	4
		As	6
Mažeika i sar., 2003	okruzi Molėtai i Zarasai (Litvanija)	Aa	1
		Af	1
	okrug Šakiai (Litvanija)	Mm	3
Milazzo i sar., 2010a	Kalabrija (Italija)	As	4
Milazzo i sar., 2010b	Palermo (Italija)	Rn	6
Ondříková i sar., 2010	Rozhanovce (Slovačka)	Aa	3
		Af	4
Pisanu i sar., 2009	Il de Frans regija (Francuska)	As	9

Aa – *Apodemus agrarius*; Af – *A. flavicollis*; As – *A. sylvaticus*; Mm – *Mus musculus*; Ms – *M. spretus*; Rn – *Rattus norvegicus*; Rr – *R. rattus*.

Vrsta *Aonchotheca annulosa* pripada potfamiliji Capillariinae unutar familije Trichuridae (red Enoplida). Klasifikacija kapilaridnih nematoda je jedna od najproblematičnijih unutar razdela valjkastih crva. Pokušaji da se ova velika grupa (oko 300 poznatih vrsta) raščlani na rodove uglavnom nisu urodili plodom, budući da nijedna od predloženih klasifikacija nije bila široko prihvaćena, niti je imala čvrstu biološku osnovu (Anderson, 2000). S obzirom na promenjiv broj rodova unutar ove potfamilije i konfuziju u identifikaciji vrsta, *A. annulosa* je u prošlosti navođena pod različitim imenima. Moravec (1982) je u svom predlogu klasifikacije kapilaridnih nematoda svrstava u rod *Aonchotheca*, pre svega na osnovu odlika zadnjeg kraja tela mužjaka. Nekolicina „novootkrivenih“ vrsta parazitskih nematoda je vremenom sinonimizirana s *A. annulosa*. Šezdesetih godina prošlog

veka Baruš u Čehoslovačkoj opisuje novu vrstu kapilaridne nematode iz creva majmuna *Cebus capucinus* držanog u zatočeništvu. S obzirom na domaćina, nova vrsta dobija naziv *Thominx platyrrhinorum* (Baruš, 1961, citirano u Moravec i Baruš, 1991). Moravec i Baruš (1991) ponovnim pregledom tipskog materijala ustanovljavaju da su morfološke odlike crva iz majmuna identične onima vrste *A. annulosa* iz glodara, čime *T. platyrrhinorum* postaje njen sinonim. Isti autori smatraju vrstu *T. sadovskoi*, odnosno *T. sadovskajae* (kasnije svrstavanu u rodove *Armocapillaria* i *Pterothominx*) sinonimom vrste *A. annulosa*. Već pomenuti nalaz ove vrste kod hamadrije u Turskoj (Umur i sar., 2012) je takođe iz životinje držane u zatočeništvu u zoološkom vrtu. Verovatno objašnjenje za pojavu *A. annulosa* kod ove dve vrste primata jeste obilato prisustvo sinantropnih glodara u zoološkim vrtovima, pri čemu je njihov izmet sa jajima parazita lako dostupan zatočenim životinjama (Moravec i Baruš, 1991). Potvrdu široke valentnosti vrste *A. annulosa* u pogledu izbora domaćina pružaju i rezultati analize helmintofaune sibirске prugaste veverice (*Tamias sibiricus*) introdukovane u francuske šume, gde je data vrsta bila jedina koja je sa autohtonih glodara uspešno prenetu na alohtonu vrstu (Pisanu i sar., 2009).

Aspiculuris tetraptera pripada porodici Heteroxyematidae reda Oxyurida, grupi koja obuhvata takozvane oksiuroidne nematode. Ranije je navođena u okviru rodova *Ascaris* i *Oxyuris*; pored toga, takson *Aspiculuris kazakhstanica* koji su opisale Nazarova i Sweschnikova 1930. godine se smatra sinonimom ove vrste (Genov, 1984; Kriska, 1993). *Aspiculuris tetraptera* je poznata iz više različitih domaćina rodova *Apodemus*, *Mus*, *Rattus* i *Myodes* (Genov, 1984; Feliu i sar., 1997). Međutim, skorija genetička istraživanja nagoveštavaju da populacije ove nematode iz različitih vrsta domaćina verovatno predstavljaju zasebne vrste, u skladu sa opšte prihvaćenim shvatanjem da su nematode porodice Oxyuridae koevoluirale sa svojim domaćinima. Tako Behnke i sar. (2015) nalaze da materijal iz riđe voluharice (*Myodes glareolus*) predstavlja drugu vrstu roda *Aspiculuris* (*A. tianjinensis*) u odnosu na onu koja parazitira kod kućnog miša (*A. tetraptera*), pri čemu molekularna distanca između dveju vrsta ukazuje na skorašnju divergenciju izazvanu ekološkom diferencijacijom domaćina. U istom radu autori skreću pažnju da se *Aspiculuris* nematode koje parazitiraju kod *Apodemus* miševa razlikuju od onih kod *Mus* miševa u dva genska lokusa, što takođe može značiti da se radi o različitim taksonima. Vrlo je verovatno da će se klasifikacija unutar roda *Aspiculuris* menjati, kako bude analiziran materijal iz više različitih vrsta domaćina i budu otkrivane morfološke razlike koje će podupreti molekularne zaključke.

Rod *Eucoleus* pripada potfamiliji Capillariinae unutar familije Trichuridae. Ne postoje adekvatni morfološki kriterijumi za razlikovanje vrsta *E. gastricus* i *E. bacillatus*, najčešće prisutnih kod glodara, što otežava njihovu identifikaciju. Štaviše, moguće je da se radi o jednoj te istoj vrsti (Moravec, 2000). Pisanu i sar. (2009) navode da su nematode roda *Eucoleus* specifične za rodove potfamilije Murinae, dok ih Feliu i sar. (1997) nalaze i u predstavnicima potfamilije Arvicolinae familije Cricetidae. U literaturi, *E. bacillatus* se navodi kao parazit miševa rodova *Apodemus* i *Mus*, kao i predstavnika potfamilije Arvicolinae familije Cricetidae (Behnke i sar., 1993; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Kirillova, 2010; Debenedetti i sar., 2014), ali i kod predstavnika roda *Rattus* (Oldham, 1931; Skrjabin i sar. 1957, citirano u Behnke i sar., 1993). S druge strane, vrsta *E. gastricus* se prvenstveno navodi kao parazit *Rattus* vrsta (Hasegawa i sar., 1992; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2000; Smales i Spratt, 2004; Milazzo i sar., 2010b; Rothenburger i sar., 2014); kod *Apodemus* miševa se navodi uglavnom u starijoj literaturi (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990; ali videti i Klimpel i sar., 2007a). Moravec (2000) navodi glodare porodice Muridae kao domaćine vrste *E. bacillatus*, ističući rodove *Apodemus*, *Mus* i *Rattus*. U istoj publikaciji, rod *Apodemus* se ne navodi među domaćinima vrste *E. gastricus*, koja je po autoru karakteristična za rodove

Microtus, *Mus* i *Rattus*. Iako navedeni literaturni podaci sugerišu da se u uzorku sa teritorije Srbije radi o vrsti *E. bacillatus*, odlučeno je da se dati takson navodi kao *Eucoleus* sp. s obzirom na nedostatak validnih kriterijuma za diferencijaciju vrsta *E. bacillatus* i *E. gastricus*, kao i na mogućnost da se radi o istoj vrsti.

Vrsta *Heligmosomoides polygyrus* pripada porodici Heligmosomidae reda Strongylida. Behnke i sar. (1991) daju istorijski pregled nomenklature ove vrste, koju je prvi put opisao Dujardin 1845. godine kao *Strongylus polygyrus* u Francuskoj. Međutim, nakon ovog opisa usledili su radovi više autora koji su pogrešno protumačili izvornu studiju, ili opisivali parazite bez njenog citiranja, čime je uneta konfuzija. Rod *Heligmosomoides* je uspostavio Hall 1916. godine, sa namerom da se u njega smesti vrsta koju je opisao Linstow 1878. godine. Hall je smatrao da ova vrsta nema nikakve veze sa materijalom pod imenom *S. polygyrus*. Boulenger je 1922. prvi upotrebio ime *Heligmosomoides polygyrus* za parazite nađene u crevnom traktu *Microtus agrestis*, vrste glodara za koju je danas poznato da ne predstavlja domaćina ove nematode. Četiri godine kasnije, Baylis kod šumskog miša nalazi parazita za koga smatra da se razlikuje od onog koga je opisao Boulenger, te mu daje novi naziv *Nematospiroides dubius* da bi izbegao zabunu. Međutim, Schulz kasnije iste godine opisuje gotovo identičnog parazita iz šumskog i kućnog miša u Sovjetskom savezu pod imenom *Heligmosomoides skrjabini*. Nakon korespondencije između dva autora, Baylis publikuje članak u kome se navodi da su *N. dubius* i *Heligmosomoides skrjabini* ista vrsta, odnosno da se odlike njegovog materijala poklapaju sa rodom *Heligmosomoides*, istovremeno naglašavajući da njegov naziv ima prednost jer je prvi objavljen. Tokom naredne četiri decenije naziv vrste se više puta menjao, a rodovi *Nematospiroides*, *Heligmosomoides* i *Heligmosomum* su naizmenično bili uspostavljeni i ukidani. Takođe nije bilo jasno da li se radi o jednoj vrsti koja parazitira na većem broju različitih vrsta domaćina, ili o grupi blisko srodnih parazita sa preklapanjem između domaćinskih vrsta. Durette-Desset je 1968. godine ponovo uspostavila rod *Heligmosomoides*, jasno ga razgraničivši od *Heligmosomum* na osnovu morfologije, a u kasnijoj publikaciji navodi da je *Heligmosomoides polygyrus* prvenstveno parazit šumskog miša. Autori u Ujedinjenom Kraljevstvu su, i pored toga, nastavili da koriste ime *N. dubius* za parazita *A. sylvaticus* u svojoj zemlji do kraja osamdesetih, pa čak i početka devedesetih godina prošlog veka (npr. Montgomery i Montgomery, 1988, 1990).

Za vrstu *Heligmosomoides polygyrus* je danas opšte prihvaćeno da predstavlja široko rasprostranjenog parazita mišolikih glodara, uključujući i laboratorijske miševе (Anderson, 2000). Jedan je od najčešćih parazita šumskog miša, i gotovo da ne postoji studija nematofaune ovog glodara u kojoj nije konstatovano njegovo prisustvo (Genov, 1984; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Abu-Madi i sar., 1998, 2000; Fuentes i sar., 2000, 2004, 2007, 2010; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Kirillova, 2010; Milazzo i sar., 2010a). Parazit je registrovan i u drugim vrstama roda *Apodemus* (*A. flavicollis*, *A. agrarius*, *A. microps*, *A. mystacinus*), ali neke od ovih rezultata treba tretirati sa oprezom. Naime, morfološka i genetička analiza materijala iz poljskog miša u centralnoj Evropi je pokazala da se kod *A. agrarius* javlja kriptična azijska vrsta *H. neopolygyrus*, koja je u Evropu dospela sa svojim domaćinom nakon poslednjeg glacijalnog maksimuma (Zalešny i sar., 2014). Evidentno je da, protivno preovlađujućem shvatanju, *Heligmosomoides* nematode koje parazitiraju na evropskim miševima ne pripadaju jednoj te istoj vrsti, te je prilikom identifikacije neophodno posvetiti pažnju morfologiji kutikularnih grebena i muškog reproduktivnog sistema, na osnovu koje je moguće razlikovati *H. polygyrus* i *H. neopolygyrus*, kao i genetičkoj analizi parazita.

Vrsta *Mastophorus muris* pripada porodici Spirocercidae, a unutar nje monotipskoj potfamiliji Mastophorinae. U prošlosti, često je svrstavana u potfamiliju Spirurinae i pogrešno navođena u okviru roda *Protospirura*. Iako se *Mastophorus* i *Protospirura* jasno razlikuju

morfološki i ontogenetski, ova zabuna se održava čak i u novijoj literaturi. *Mastophorus muris* je parazit kosmopolitskog rasprostranjenja koji se odlikuje veoma varijabilnom morfologijom i morfometrijom, verovatno kao posledica širokog areala i niske hostalne specifičnosti. Pored domaćih i divljih vrsta glodara, *M. muris* parazitira i kod zveri, torbara, pa čak i lemura na Madagaskaru (Rojas i sar., 2003). Vukićević-Radić i sar. (2007) ilustrativno navode da je vrsta nalažena kako u hladnim oblastima severne polulopte poput Aljaske i Finske, tako i u područjima sa blažom klimom, između ostalog Izraelu, Floridi i Novom Zelandu, što dovoljno govori o njenoj geografskoj raširenosti. Uvid u mogući obrazac ekspanzije vrste *M. muris* daju Smales i Spratt (2004) koji je, u svom istraživanju helmintofaune pacova *Rattus leucopus* u Okeaniji, nalaze u Australiji, ali ne i na Novoj Gvineji, što sugeriše da se radi o relativno skorij pridošlici koja je dospela na kontinent preko *Rattus* pacova, a potom se adaptirala na autohtone vrste. Može se pretpostaviti da se parazit na sličan način širio po čitavoj planeti, kolonizujući nove teritorije preko vagilnih glodara i prilagođavajući se lokalnim vrstama, čime bi se objasnila njegova velika geografska rasprostranjenost i širok spektar domaćina.

Rictularia proni je vrsta familije Spiruridae unutar reda Spirurida. U literaturi je gotovo isključivo prisutna kao parazit miševa roda *Apodemus* (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984; Habijan-Mikeš, 1990; Asakawa i Tenora, 1996; Feliu i sar., 1997; Fuentes i sar., 2004; Tenora, 2004; Eira i sar., 2006; Kirillova, 2010; Milazzo i sar., 2010a; Bjelić Čabrilo i sar., 2013; Čabrilo i sar., 2016), ali je nađena i kod riđe voluharice, i to na teritoriji Srbije (Bjelić Čabrilo i sar., 2011).

Rod *Syphacia* pripada porodici Oxyuridae reda Oxyurida. Obuhvata preko 30 poznatih vrsta za koje se smatra da su koevoluirale zajedno sa glodarima koji predstavljaju njihove domaćine, pri čemu je njihova distribucija tesno vezana za filogenetske odnose njihovih domaćina. S obzirom na karakteristike njihovog životnog ciklusa, koji podrazumeva odsustvo slobodnoživećih stadijuma, prenos na nove vrste domaćina kod ovih nematoda nije bio česta pojava tokom evolucije, za razliku od drugih grupa parazitskih organizama. Predstavnici potfamilije Syphaciinae su se uspostavili unutar zajedničkog pretka sisarske klade Glires (koja obuhvata redove Rodentia i Lagomorpha) u paleocenu, pri čemu se izdvajaju dve evolutivne grane. Prva obuhvata predstavnike koji parazitiraju na zečevima i njihovim srodnicima, dok drugu čine paraziti glodara, koji su unutar svojih domaćina doživeli adaptivnu radijaciju. Disperzija parazita glodara vezuje se za donji eocen, kada se izdvajaju tri glavne grupe; jedna od njih se uspostavlja severno od Tetisa i predstavlja predake tribusa Syphaciini. U gornjem eocenu započinje diferencijacija ovih nematoda unutar glodara klade Muroidea u Aziji, da bi se tokom oligocena pojavila većina recentnih rodova. Ponovnim uspostavljanjem kopnene veze između Afrike i Evroazije u miocenu omogućena je radijacija parazita unutar mišolikih glodara koji su naseljavali Palearkt i etiopsku oblast. Za period od pliocena do savremenog doba vezuje se vikarizam tribusa Syphaciini koji se vremenski poklapa sa periodima glacijacije u kvartaru, kao i prelaz ovih parazita u Severnu Ameriku preko Beringovog mora, posredstvom njihovih domaćina iz familija Arvicolidae i Sciuridae (Hugot, 1988).

Vrsta *S. frederici* je, po Hugot (1988), parazit miševa *A. flavicollis* i *A. sylvaticus*, dok je Tenora (2004) navodi kao parazita *Apodemus* miševa uopšte. Za vrstu *S. stroma*, Tenora (2004) navodi da je takođe specifična za domaćine roda *Apodemus*. Hugot (1988) ovu vrstu navodi kao parazita *A. sylvaticus* i roda *Apodemus* u palearktičkoj regiji, ali je drugi autori nalaze i kod *Micromys minutus*, *Myodes glareolus* (Grikienienė, 2005) i *Mus musculus* (Kriska, 1993). Prilikom tumačenja takvih nalaza neophodna je obazrivost, s obzirom da su *S. frederici* i *S. stroma* u prošlosti često mešane sa *S. obvelata* (Tenora, 2004), a konfuzija opstaje čak i u savremenijim radovima; na primer, vrsta *S. obvelata*, specifični parazit kućnog miša, se navodi kod vrsta *A. flavicollis*, *A. sylvaticus* i *A. agrarius* (Kirillova, 2010). Tenora i Mészáros (1975), Ryzhikov i sar. (1979), Genov (1984) i Hugot (1988) navode morfološke i morfometrijske karaktere na osnovu kojih je moguće razlikovanje vrsta unutar ovog roda.

Vrsta *Trichuris muris* je predstavnik potfamilije Trichurinae unutar familije Trichuridae. Hurst i Else (2013) daju opsežan istorijski pregled istraživanja vezanih za ovu nematodu. Naziv *Trichuris* („dlakasti rep“) je prvi primenio Roederer 1761. godine, i on se održao do danas bez obzira što je zasnovan na netačnoj pretpostavci autora da je tanak, zašiljeni kraj životinje koji je zariven u crevo domaćina njen repni region. Prvi navod o životnom ciklusu datira iz 1788. godine, nakon čega je usledio period opsežnog istraživanja biologije vrste. Tačne pojedinosti razvoja od L1 do L4 stadijuma, i kasnije do adultnog oblika, nisu rasvetljene sve do osamdesetih godina prošlog veka. Istraživanja koja su usledila su se posvetila imunološkom aspektu odnosa parazita i domaćina, i razvijala se uporedo sa sve boljim poznavanjem komponenti i mehanizama imunog odgovora. Savremene studije su napravile pun krug i ponovo se usredsredile na biologiju parazita i ulogu molekula koje on proizvodi. *Trichuris muris* je široke ekološke valence u pogledu izbora domaćina. Između ostalog, poznat je iz vrsta rodova *Apodemus*, *Mus*, *Rattus*, *Microtus*, *Myodes* i *Arvicola* (Ryzhikov i sar., 1979; Genov, 1984). U literaturi se može naći i pod imenom *Trichocephalus muris*, čak i u radovima relativno novijeg datuma (Tenora, 2004).

Kvantitativna struktura nematofaune

Prevalenca infekcije intestinalnim nematodama žutogrlog miša u Srbiji iznosila je 81,6%. U Španiji, Fuentes i sar. (2000) kod šumskog miša nalaze prevalencu nematoda od 82,29%, odnosno 61,5% u drugoj studiji koja se tiče helmintofaune istog domaćina u svetlu regenerativnih promena ekosistema nakon požara (Fuentes i sar., 2004). Za riđu voluharicu, Bajer i sar. (2005) navode prevalencu nematoda od 87,6% u Poljskoj, Behnke i sar. (2008b) od 77,9% u istoj zemlji, a Bjelić Čabrilo i sar. (2011) od 60,2% u Srbiji. Redak podatak vezan za prevalencu nematoda kod žutogrlog miša daju Ondříková i sar. (2010), gde je navedeno da je 75,9% jedinki domaćina u Slovačkoj bilo zaraženo crevnim nematodama; u istom radu prevalenca infekcije nematodama kod *Apodemus agrarius* iznosila je 51,8%. Takođe, na osnovu podataka Hildebrand i sar. (2009) iz Poljske, prevalenca intestinalnih nematoda kod žutogrlog miša iznosi 52,8%. Dati podaci, osim što ilustruju disproportionalno veliku zastupljenost studija posvećenih vrsti *A. sylvaticus*, ukazuju da je u prirodnim populacijama gotovo uvek većina ispitanih domaćina zaražena barem jednom vrstom helminta, što je bio slučaj i kod žutogrlog miša na teritoriji Srbije. U odnosu na zaraženost domaćina u iznetim literaturnim podacima, zaraženost analiziranog domaćina u Srbiji je visoka. Prevalenca nematoda je bila niža od 50% na samo dva lokaliteta od osamnaest ispitanih, dok su na četiri lokaliteta svi pregledani domaćini bili zaraženi.

U studijama koje su posvećene helmintofauni glodara, nematode su gotovo uvek sa većom prevalencom infekcije u odnosu na metilje, pantljičare i akantocefale. Kod šumskog miša u Španiji, prevalenca infekcije nematodama je bila više nego dvostruko veća od zbirne prevalencije metilja i pantljičara, a od devet vrsta helminata koje su zarazile više od 10% pregledanih domaćina sedam su bile nematode (Fuentes i sar., 2000). Prevalenca nematoda je bila veća u odnosu na onu kod ostalih helminata i u kasnijoj studiji ove grupe autora u istoj zemlji (Fuentes i sar., 2004). Ondříková i sar. (2010) nalaze da su nematode imale najveću prevalencu kod obe ispitane vrste domaćina (*A. flavicollis* i *A. sylvaticus*) u Slovačkoj, kao i Bajer i sar. (2005) za *Myodes glareolus* u Poljskoj (pri čemu su jedine dve vrste sa prevalencama iznad 10% bile nematode). Kod žutogrlog miša u Nemačkoj, 99% parazitiranih jedinki je bilo zaraženo nematodama (Meyer-Lucht i Sommer, 2005). Objašnjenje ove pojave leži u različitim životnim strategijama dve grupe parazita. Veće prevalencije se mogu očekivati kod parazita čiji su infektivni stadijumi zastupljeniji u staništu domaćina, ili kod onih koji se mogu preneti sa jednog domaćina na drugog. Infektivni stadijumi metilja i pantljičara su

koncentrisani u njihovim prelaznim domaćinima čija je distribucija u staništu lokalizovana; osim toga, kod ovih parazita nije moguć prenos telesnim kontaktom. S druge strane, infektivni stadijumi nematoda su daleko rasprostranjeniji u prirodi, bilo da se radi o jajima (*Trichuris muris*, *Aspicularis tetraptera*) ili juvenilnim stupnjevima (*Heligmosomoides polygyrus*). Pored toga, telesni kontakt u vidu timarenja može dovesti do prenosa infektivnih stadijuma nematoda sa jednog domaćina na drugog (Hernandez i Sukhdeo, 1995).

Prevalence pojedinih vrsta nematoda su se međusobno razlikovale, i varirale između lokaliteta. Za teritoriju Srbije, najveću prevalencu (67,2%) imala je vrsta *H. polygyrus*. Samo još dve vrste (*Syphacia stroma* i *T. muris*) su imale prevalencu iznad 20%, dok je preostalih šest vrsta nematoda zarazilo znatno manji procenat domaćina. Pored toga, poređenje vrednosti prevalencu unutar pojedinih lokaliteta pokazalo je da je *H. polygyrus* vrsta koja je najčešći parazit žutogrllog miša u Srbiji: od 18 ispitanih lokaliteta, ova vrsta je bila prisutna na 16, a najveću prevalencu je imala ili delila sa drugom vrstom na 11, pri čemu je na tri lokaliteta imala prevalencu od 100%. Navedeni podaci su u saglasnosti sa radovima drugih autora koji navode da je *H. polygyrus* najprevalentniji parazit mišolikih glodara (Behnke i sar., 1999; Abu-Madi i sar., 2000; Goüy de Bellocq i sar., 2003; Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Kataranovski i sar., 2008; Hildebrand i sar., 2009; Pisanu i sar., 2009; Fuentes i sar., 2010; Ondříková i sar., 2010; Debenedetti i sar., 2016). Druge vrste koje su sporadično dostizale najveću prevalencu u ovoj studiji bile su vrste roda *Syphacia*, *Aonchotheca annulosa*, *A. tetraptera*, *T. muris* i *Rictularia proni*. U Španiji, Fuentes i sar. (2007) nalaze da je *S. stroma* najčešći parazit šumskog miša na izgorelom, a *S. frederici* na kontrolnom staništu; u kasnijem istraživanju, *S. stroma* je ostala najprevalentniji parazit na izgorelom staništu (Fuentes i sar., 2010). Ondříková i sar. (2010) navode *S. stroma* kao najčešćeg parazita žutogrllog miša u Slovačkoj. *Aonchotheca annulosa* i *A. tetraptera* su takođe navođene kao najprevalentniji paraziti kod šumskog miša u Španiji (Fuentes i sar., 2000, 2004). Uopšteno govoreći, iz navedenih literaturnih podataka može se zaključiti da su *H. polygyrus* i *S. stroma* najčešći paraziti miševa roda *Apodemus* na teritoriji Evrope, što je bio slučaj i kod žutogrllog miša u Srbiji.

Vrednosti srednjeg intenziteta infekcije i srednje abundance su se razlikovale među vrstama i lokalitetima. Najveći srednji intenzitet infekcije u ukupnom uzorku imale su oksiidne nematode. Preciznije, vrste roda *Syphacia* su imale najveći srednji intenzitet infekcije na polovini ispitanih lokaliteta. Najveća vrednost srednjeg intenziteta (978) je izračunata za vrstu *S. stroma* na lokalitetu Vlasina. Ranija istraživanja intestinalne nematofaune šumskog miša navode najvišu vrednost srednjeg intenziteta za istu vrstu (Eira i sar., 2006; Klimpel i sar., 2007a; Pisanu i sar., 2009), dok Fuentes i sar. (2004) nalaze najveći srednji intenzitet infekcije kod *S. frederici*. U istraživanju žutogrllog miša na teritoriji Španije, *S. stroma* je takođe bila vrsta sa najvećim srednjim intenzitetom infekcije (Debenedetti i sar., 2016). *Heligmosomoides polygyrus* je imao najveći srednji intenzitet infekcije na pet od 18 ispitanih lokaliteta, saglasno sa rezultatima Hildebrand i sar. (2009) za *A. flavicollis*. Najveću srednju abundancu na nivou ukupnog uzorka pokazala je vrsta *H. polygyrus* (15,1), a zatim *S. stroma* (14,8), dok su sve ostale vrste imale vrednosti ovog parametra manje od pet. Vrste roda *Syphacia* su imale najveću srednju abundancu na sedam, a *H. polygyrus* na šest ispitanih lokaliteta. Ovakav nalaz je u skladu sa rezultatima drugih autora koji navode visoke vrednosti srednje abundance za vrste roda *Syphacia* (Behnke i sar., 1999; Abu-Madi i sar., 2000; Fuentes i sar., 2007, 2010; Ondříková i sar., 2010; Debenedetti i sar., 2016).

U zavisnosti od kvantitativnog parametra po kom se rangiraju (prevalenca, srednji intenzitet, srednja abundanca), intestinalne nematode žutogrllog miša na teritoriji Srbije zauzimaju različit redosled, pri čemu vrsta sa najvišom prevalencom (*H. polygyrus*) nije vrsta sa najvišim srednjim intenzitetom (*S. stroma*). Ovakva razlika je posledica različitog stepena agregacije nematoda unutar jedinki domaćina. Leung (1998) je u model sistemu parazit–

domaćin pokazao da se agregacija parazita unutar domaćina može očekivati čak i u izrazito homogenoj sredini u kojoj su svi domaćini podjednako podložni infekciji. Njegovi rezultati sugeriraju da se raspored parazita unutar domaćina po principu slučajnosti, koji odgovara Poasonovoj distribuciji, javlja kada paraziti mogu inficirati bilo kog domaćina bez obzira na udaljenost od njega, i kada su domaćini uniformno raspoređeni. Kako se populacije domaćina i parazita, kao i sredina u kojoj žive, odlikuju brojnim heterogenostima (u uslovima životne sredine, izboru domaćina od strane parazita, imunološkoj kompetentnosti domaćina, stopi reprodukcije parazita unutar domaćina) koje dovode do grupisanja domaćina unutar staništa i nagomilavanja parazita u njihovim telima, rezultati koje navodi Leung impliciraju da je agregacija parazita biološka realnost. Kod žutogrlih miševa na teritoriji Srbije, indeks disperzije ukazuje na agregaciju intestinalnih nematoda na svim lokalitetima, i kod svih vrsta nematoda izuzev *Mastophorus muris*. Najviši indeks disperzije imala je *S. stroma*, više nego dvostruko veći od naredne vrste (*H. polygyrus*). Vrednosti k potvrđuju ovaj rezultat: distribucija gotovo svih populacija intestinalnih nematoda žutogrlog miša se uklapa u negativnu binomijalnu, a niske vrednosti koeficijenta ukazuju na izraženu agregaciju. Rezultati su u skladu sa nalazima drugih studija koje su našle visok stepen agregacije intestinalnih parazita glodara i uklapanje distribucije njihove abundance u negativnu binomijalnu (Gregory i sar., 1992; Shaw i Dobson, 1995; Leung, 1998; Behnke i sar., 1999; Ferrari i sar., 2004; Fuentes i sar., 2010; Ondriková i sar., 2010; Kloch i sar., 2015)

Razlog za visoki stepen agregacije kod vrste *S. stroma* treba potražiti u opštoj životnoj strategiji roda *Syphacia*. Radi se o nematodama čija jaja, položena u perianalnom regionu domaćina, postaju infektivna u roku od nekoliko sati, te je moguća akumulacija unutar jedinke kroz ponovljenu autoinfekciju oralnim putem (Lewis, 1987; Anderson, 2000; Klimpel i sar., 2007a). Pored toga, jaja se lako i brzo prenose od jedinke do jedinke, posredstvom telesnog kontakta i timarenja (Behnke i sar., 2008a). Vrste roda *Syphacia* pokazuju tendenciju nagomilavanja unutar jedinki domaćina, što rezultira visokim vrednostima srednjeg intenziteta (ili srednje abundance) u odnosu na prevalencu. Nasuprot tome, vrste roda *Heligmosomoides* zaražavaju veću proporciju domaćina unutar populacije, ali su unutar njih zastupljene sa manjim brojem jedinki. Veoma lepu ilustraciju ovakvog zaključka pružaju rezultati koje navode Müller-Graf i sar. (1999) za miševe roda *Apodemus* sa Pirineja u Španiji. Prevalenca *H. polygyrus* je iznosila 84,2%, više nego dvostruko veća od prevalence *S. stroma* (30,8%). Međutim, maksimalan broj jedinki *S. stroma* nađen u jednom domaćinu bio je veći od 180, u poređenju sa 73 kod *H. polygyrus*. Paralelna situacija se može uočiti i kod riđe voluharice u Poljskoj. Vrsta *S. petruszewiczi*, specifični parazit voluharica, zarazila je svega 7% pregledanih domaćina, u poređenju sa 20,4% koliko je iznosila prevalenca *H. glareoli*, još jednog specifičnog parazita ovih glodara. S druge strane, srednja abundanca *S. petruszewiczi* iznosila je 26,58, mnogostruko više u odnosu na *H. glareoli*, koja je u proseku bila zastupljena sa 0,93 jedinki po domaćinu (Behnke i sar., 2008b).

Agregacija nematoda roda *Syphacia* unutar domaćina može dostići izuzetno visoke nivoe. U istraživanju strukture parazitskih zajednica riđe voluharice u Poljskoj (Behnke i sar., 2008a), pokazalo se da je najveći uticaj na varijacije u sastavu istih imala vrsta *S. petruszewiczi*, koja je imala nisku prevalencu ali postizala veliku abundancu unutar domaćina. U datoj studiji, jedna jedinka domaćina je bila zaražena sa 4028 jedinki *S. petruszewiczi*, što predstavlja 29,8% svih helminata izolovanih iz 358 pregledanih voluharica. Može se povući paralela sa uzorkom žutogrlog miša sa Vlasine, gde je jedna jedinka domaćina nosila 978 jedinki nematode *S. stroma* (8,1% ukupnog broja jedinki nematoda). Bajer i sar. (2005) navode da, zbog velikih oscilacija u brojnosti unutar domaćina i izražene agregacije, vrste roda *Syphacia* predstavljaju najveći izazov za kvantitativnu parazitologiju, do te mere da mogu u potpunosti onemogućiti smislenu kvantitativnu analizu uzorka u ekstremnim

situacijama poput one koji ističu Behnke i sar. (2008a), gde je uticaj ostalih vrsta helminata na sastav parazitskih zajednica bio zanemarljiv.

Pored očekivano visokog stepena agregacije vrsta roda *Syphacia*, važno je istaći da je drugi po veličini indeks disperzije zabeležen za *H. polygyrus* iz Petnice, gde je jedna jedinka domaćina bila zaražena sa 738 jedinki nematoda (6,1% od ukupnog broja). Takav stepen agregacije je u oštroj suprotnosti sa ostalim vrednostima za datu vrstu dobijenim sa drugih lokaliteta. Potencijalno objašnjenje leži u odnosu gustine populacije domaćina i brojnosti parazita. U studiji koja sumira podatke iz radova posvećenih strongilidnim intestinalnim nematodama sisara (Arneberg i sar., 1998), u koje spada i *H. polygyrus*, konstatovano je da postoji pozitivna korelacija između gustine populacije domaćina i abundance, kao i prevalence i srednjeg intenziteta parazita. Sa povećanjem gustine populacije domaćina, očekuje se veća verovatnoća kontakta sa infektivnim stadijumima parazita, što dovodi do veće abundance. U istoj studiji su veličina tela i masa domaćina takođe pozitivno korelisane sa abundancom strongilidnih nematoda u navedenoj studiji. Razlike u navedenim karakteristikama populacija žutogrlog miša su mogle dovesti do znatno veće abundance *H. polygyrus*, kao i drugih vrsta nematoda, na određenim lokalitetima.

Putevi infekcije parazita, vezani za karakteristike njihovog životnog ciklusa, su od velikog značaja za određivanje nivoa abundance i agregacije unutar domaćina, kako navode Shaw i Dobson (1995). Viši stepen agregacije i veća brojnost se očekuju kod onih parazita koji se unose pasivnim putem, oralno preko hrane i vode. Kod trihostrongilidnih nematoda na primer, slobodnoživeći juvenilni stadijumi mogu opstati u spoljašnjoj sredini i do godinu dana, a polno zrele jedinke se odlikuju visokom produkcijom jaja. Abundanca ovakvih parazita će biti visoka, ali će se značajno razlikovati od domaćina do domaćina. Konačna posledica jeste visoka varijansa i značajna agregacija parazita. Nasuprot tome, paraziti koji dospevaju u telo konačnog domaćina preko prelaznih domaćina postižu nižu brojnost. Od faktora koji dovode do njihove male abundance mogu se navesti visok mortalitet beskičmenjaka i njegov izrazito sezonski karakter, sezonalnost razvoja juvenilnih nematoda unutar beskičmenjaka, niska verovatnoća transmisije sa jedne na drugu jedinku domaćina, relativno velike dimenzije parazita u odnosu na domaćina i razlike između domaćinskih populacija u kompoziciji ishrane. Kod parazita sa prelaznim domaćinima, stepen agregacije se smanjuje kako se abundanca povećava. Ovakav odnos se može objasniti postojanjem gornje granice abundance unutar jedne jedinke domaćina. Povećanje brojnosti parazita znači da sve veća proporcija domaćinske populacije postiže maksimalan moguć broj parazita, što dovodi do minimalne ili nepostojeće razlike u varijansi, a samim time i do slabo izražene agregacije. U saglasnosti sa navedenim, vrste *Mastophorus muris* i *Rictularia proni*, čija se transmisija vrši preko prelaznih domaćina, imale su vrlo niske vrednosti indeksa disperzije; kod prve vrste je on iznosio manje od jedan, sugerišući odsustvo agregacije u organizmu domaćina.

Agregacija parazita može se javiti kao posledica heterogenosti unutar populacija domaćina. Međutim, ona isto tako može biti artefakt koji nastaje usled spajanja više različitih uzoraka koji su prikupljeni u različito vreme, a odlikuju se različitim nivoima infekcije i obrascima distribucije parazita. Drugim rečima, moguće je da agregacija parazita nije prisutna u prirodi, već se uočava usled vremenske ili prostorne heterogenosti u uzorkovanju, kako navode Haukisalme i Henttonen (1999). Da bi testirali koji od navedenih faktora dovodi do agregacije helminata, autori su analizirali helmintofaunu riđe voluharice i posmatrali agregaciju na dva nivoa: unutar svakog ispitanog staništa i između njih. Njihovi rezultati idu u prilog činjenici da spajanje uzoraka iz različitih vremenskih perioda ne utiče na nivo agregacije, te da je ona prvenstveno rezultat razlika u izloženosti i podložnosti infekciji unutar domaćinske populacije. Drugim rečima, ukupna agregacija svakog uzorka je najvećim delom određena agregacijom unutar ispitanih staništa, a ne agregacijom između njih. Bitno je

naglasiti da ovakav zaključak može biti strogo vezan za sistem parazit-domaćin koji je istražen, ili za korišćenu metodu uzorkovanja.

Kisieleska (1983) navodi da se kod onih vrsta parazita koje ispoljavaju agregiranu distribuciju domaćini mogu raščlaniti u tri kategorije. U prvu spadaju nezaražene jedinke; radi se o mladim životinjama koje tokom svog kratkog životnog veka nisu imale kontakt sa parazitima. Najbrojnija je druga kategorija koju čine srednje zaraženi domaćini, ujedno i najvažniji za opstanak parazita. Jedinke sa visokim intenzitetima infekcije čine poslednju grupu, i Kisieleska smatra da su one sa fiziološkim ili ekološkim hendikepima koji ih čine ranjivim, što dovodi do nagomilavanja parazita u njihovom organizmu.

Kvantitativna struktura nematofaune se menja sa sezonom, i veći broj radova je posvećen dokumentovanju oscilacija u prevalenci, intenzitetu i abundanci infekcije u vremenskoj dimenziji. Montgomery i Montgomery (1988) uočavaju cikličnu sezonsku dinamiku kod vrsta *H. polygyrus* i *T. muris* kod šumskog miša u Engleskoj, a visoku brojnost parazita na proleće objašnjavaju periodima ograničene dostupnosti hrane, što domaćine dovodi u nepovoljno fiziološko stanje i uzrokuje povećanje abundance parazita. Cikličnost u sastavu parazitskih zajednica šumskog miša isti autori beleže i u kasnijoj studiji (Montgomery i Montgomery, 1990). Gregory i sar. (1992) u sistemu *A. sylvaticus*-*H. polygyrus* u Engleskoj navode najvišu prevalencu u aprilu, praćenu padom tokom leta, a najveću srednju abundancu u maju sa minimumom u kasno leto i ranu zimu. U istraživanju posvećenom istom sistemu parazit-domaćin, Abu-Madi i sar. (1998, 2000) takođe nalaze da abundanca *H. polygyrus* nakon prolećnog maksimuma naglo pada tokom leta i dostiže minimum u jesenjem periodu. Za ovaj pad odgovoran je priliv juvenilnih jedinki u populaciju domaćina, koje su bez parazita ili slabo zaražene, te smanjuju ukupnu prevalencu i abundancu. Isti autori za vrstu *S. stroma* nalaze maksimume prevalencije tokom proleća i zime (Abu-Madi i sar., 2000). Eira i sar. (2006) navode da su kod vrste *H. polygyrus* prevalenca i srednji intenzitet, a kod vrste *S. stroma* srednji intenzitet, najviši tokom proleća kod šumskih miševa u Portugalu; nasuprot tome, za *S. frederici* je konstatovan zimski maksimum srednjeg intenziteta infekcije. Bajer i sar. (2005) kod riđe voluharice u Poljskoj nalaze najveću abundancu parazita na jesen, i navode da su nematode sa slobodnoživećim L3 stadijumima poput *H. polygyrus* osetljive na oštre zime, kada vremenske prilike mogu usporiti ili prekinuti njihov razvoj. Pored toga, zima je period smanjene pokretljivosti domaćina, što može dovesti do niskih vrednosti kvantitativnih parametara narednog proleća.

Na kvantitativnu strukturu nematofaune pored vremenske utiče i prostorna dimenzija, odnosno raspored staništa i konfiguracija terena. Eira i sar. (2006) tumače razlike u sastavu helmintofaune kao rezultat različitih uslova staništa prisutnih na svakom od istraženih biotopa, pri čemu iz date heterogenosti proizilazi i različit stepen izloženosti domaćina parazitima. Zanimljiv primer načina na koji prostorne karakteristike staništa mogu uticati na strukturu parazitske zajednice daju Abu-Madi i sar. (2000) kod šumskog miša u Engleskoj. Najveće abundance tri vrste helminata (uključujući i *H. polygyrus* i *S. stroma*) su zabeležene na ostrvu Vajt, gde su pojasevi žbunja i šiblja razdvojeni obradivim površinama. Dati pojasevi predstavljaju ključno stanište za miševе, naročito u zimskom periodu, a budući da su glodari ograničeni na relativno male prostorne jedinice, učestalost kontakta, bilo međusobnog ili sa parazitima, se povećava, što dovodi do intenzivnijih infekcija.

Struktura zajednica nematoda

Prosečan broj vrsta nematoda u infrazajednici za žutogrog miša na teritoriji Srbije iznosio je 1,88. Vrednosti koje navode drugi autori kreću se od 0,88 kod žutogrog miša u Poljskoj (Hildebrand i sar., 2009), preko 1,40 kod šumskog miša u Ujedinjenom Kraljevstvu (Abu-Madi i sar., 2000), 1,44 (Behnke i sar., 2001b), 1,46 (Bajer i sar., 2005) i 1,48 (Behnke i sar., 2008b) kod riđe voluharice u Poljskoj, 1,70 kod šumskog miša u Portugalu (Eira et al, 2006), 1,74 kod šumskog miša u Španiji (Fuentes i sar., 2010) i 1,90 kod žutogrog miša u Španiji (Debenedetti i sar., 2016), do 2,40 kod šumskog miša u Ujedinjenom Kraljevstvu (Behnke i sar., 1999). U odnosu na literaturne podatke, prosečan diverzitet infrazajednica žutogrog miša u Srbiji je visok, pogotovo kada se uzme u obzir da su svi navedeni radovi obuhvatali i prisustvo drugih kategorija helminata pored intestinalnih nematoda. Najveći prosečan broj vrsta nematoda po jedinki žutogrog miša zabeležen je na lokalitetu Milošev Do (2,83), vrednost veća od one koju navode Behnke i sar. (1999) za sve helminte šumskog miša u Engleskoj. Najniži diverzitet infrazajednice, od jedne vrste po domaćinu (lokalitet Treska), je viši od najniže vrednosti iz literaturnih podataka, koju daju Hildebrand i sar. (2009) upravo za žutogrog miša u okolini Vroclava u Poljskoj. Populacije žutogrog miša sa teritorije Srbije odlikuju se visokim prosečnim brojem vrsta nematoda po jedinki domaćina u odnosu na glodare iz drugih delova Evrope.

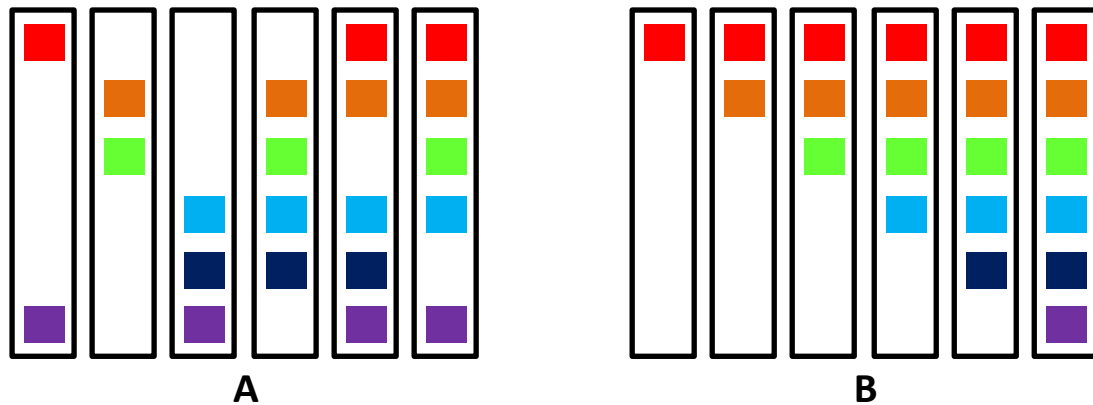
Maksimalan broj vrsta nematoda po domaćinu (pet, registrovan na lokalitetima Vlasina i Župa) se uklapa u raspon vrednosti koje navode drugi autori za helmintofaunu različitih vrsta glodara, uključujući i žutogrog miša. Maksimum od tri vrste po jedinki domaćina registrovan je kod *Rattus rattus* u Nigeriji (Mafiana i sar., 1997) i *Apodemus flavicollis* u Poljskoj (Hildebrand i sar., 2009). Najviše četiri vrste po jedinki domaćina navode se kod *Mus musculus* u Srbiji (Kataranovski i sar., 2008), *A. flavicollis* u Slovačkoj (Ondriková i sar., 2010) i Španiji (Debenedetti i sar., 2016), *A. sylvaticus* u jugoistočnoj Engleskoj (Abu-Madi i sar., 2000), *R. norvegicus* u Srbiji (Kataranovski i sar., 2011) i *Myodes glareolus* u Poljskoj (Behnke i sar., 2001b). Pet vrsta po domaćinu je bila gornja granica bogatstva infrazajednica kod *A. sylvaticus* u Španiji (Fuentes i sar., 2004), dok se maksimalno šest vrsta po domaćinu navodi kod *R. norvegicus* u Italiji (Milazzo i sar., 2010b) i *A. sylvaticus* u Engleskoj (Behnke i sar., 1999). Sedam vrsta po domaćinu konstatovano je kod *A. sylvaticus* u Španiji, u okviru studija regeneracije ekosistema nakon požara (Fuentes i sar., 2007, 2010).

U ukupnom uzorku, gotovo 80% jedinki domaćina bilo je zaraženo sa jednom ili dve vrste nematoda, dok je učestalost infekcije sa tri, četiri i pet vrsta bila znatno manja. Na 16 od 18 ispitanih lokaliteta, više od 50% domaćina je bilo zaraženo sa jednom ili dve vrste crevnih nematoda, a na 14 lokaliteta je taj procenat bio veći od 70%. Uopšteno govoreći, infekcija jednom ili dvema vrstama helminata je najčešći slučaj u populacijama glodara. Debenedetti i sar. (2016) navode da je preko 35% žutogroglj miševa u dolini reke Ero u Španiji bilo zaraženo jednom vrstom helminta. Kataranovski i sar. (2008) kod kućnog miša u Srbiji nalaze da je jednom vrstom helminta bilo zaraženo čak 79%, a sa dve vrste 17,1% jedinki domaćina, dok je sa tri i četiri vrste bilo zaraženo ukupno 3,3% miševa. Kod crnog pacova u Nigeriji, sa jednom, dve i tri vrste helminta bilo je zaraženo redom 59,1%, 36,4% i 4,5% domaćina (Mafiana i sar., 1997), dok je kod mrkog pacova u Srbiji zabeležen sličan red veličina, pri čemu je 51,7%, 31,9%, 14% i 2,4% životinja bilo redom zaraženo sa jednom, dve, tri i četiri vrste helminata (Kataranovski i sar., 2011). Fuentes i sar. (2007) kod šumskog miša u Španiji nalaze da je više od polovine domaćina na izgorelom staništu, i gotovo polovina na kontrolnom, bilo zaraženo sa do dve vrste helminata. Autori u kasnijoj studiji na oba ispitana staništa registruju najveću učestalost infekcije jednom vrstom parazita (Fuentes i sar., 2010). U studiji nezavisnoj od ispitivanja sastava zajednica helminata tokom oporavka ekosistema od

posledice požara, ista istraživačka grupa kod šumskog miša u parku Sijera Espunja nalaze da je 54,1% domaćina bilo zaraženo jednom ili dvema vrstama, a značajno manji procenat sa tri, četiri ili pet vrsta (Fuentes i sar., 2004). Kod *A. flavicollis* u Slovačkoj (Ondriková i sar., 2010) i *A. sylvaticus* u Engleskoj (Abu-Madi i sar., 2000), najveći procenat domaćina je bio zaražen samo jednom vrstom helminta. Behnke i sar. (2001b) i Bajer i sar. (2005) takođe navode najveću zastupljenost infekcija sa jednom ili dve vrste parazita kod *M. glareolus* u Poljskoj. S druge strane, Behnke i sar. (1999) za šumskog miša u Engleskoj navode najveću učestalost infekcije sa dve i tri vrste parazita, i to kod 60,5% domaćina. Kod mrkog pacova u Italiji, Milazzo i sar. (2010b) nalaze da je veći procenat domaćina bio zaražen sa dve (25,53%) i tri (28,38%) nego jednom (14,9%) vrstom helminta. Slično je bilo na nekoliko lokaliteta na teritoriji Srbije (na primer Milošev Do, Lisine i Zlot).

Nijedna od zbirnih zajednica sa pojedinih lokaliteta nije sadržala svih devet vrsta koje su konstatovane u ukupnom uzorku; najveći broj vrsta (sedam) imala je zbirna zajednica sa lokaliteta Milošev Do. Slično tome, infrazajednice koje su u sebi sadržale sve vrste prisutne u zbirnoj zajednici datog lokaliteta su bile izuzetno retke: samo sedam od 249 infrazajednica u ovoj studiji se sastojalo od svih vrsta zabeleženih na njihovim lokalitetima (tri infrazajednice sa Bukulje i po jedna sa Cera, Jabukovca, Rudnika i Treske). Poulin (2001) navodi dva tipa odnosa između bogatstva vrsta infrazajednica i zbirnih zajednica. Sa jedne strane, moguć je linearni odnos, u kojem je broj vrsta u infrazajednici proporcionalan broju vrsta u zbirnoj zajednici. Kod ovakvog odnosa, međusobni uticaji među vrstama parazita su zanemarljivi i prisustvo jedne je u suštini nezavisno od prisustva druge. Druga krajnost je kurvilinearni odnos, gde se sa povećanjem broja vrsta u infrazajednici povećava i njegov stepen zavisnosti od broja vrsta u zbirnoj zajednici. Kurvilinearni odnos može nastati usled efekta interakcija između vrsta parazita, ili usled efekta zasićenja infrazajednica, i sam po sebi ne predstavlja dokaz da različite vrste helminata intereaguju jedna sa drugom. Isti autor takođe ističe da, u slučajevima kada je diverzitet zbirnih zajednica visok, nijedna infrazajednica po pravilu ne sadrži sve moguće vrste, kao što je i bio slučaj kod crevnih nematoda žutogrlih miševa u Srbiji. Kada je broj vrsta nematoda prisutnih na jednom lokalitetu bio veći od tri, nijedna jedinka domaćina nije bila zaražena svima njima istovremeno.

Struktura parazitskih infrazajednica može pratiti princip nasumičnosti. Drugim rečima, skup vrsta koje se javljaju unutar jedne jedinice domaćina može biti slučajan uzorak ukupnog broja vrsta parazita koje se javljaju u datom staništu. Druga mogućnost jeste da postoje faktori (poput interakcija među vrstama) koji strukturiraju parazitske zajednice, odnosno dovode do odstupanja od takvog slučajnog rasporeda. Ovakva struktura podrazumeva da je svaka infrazajednica podskup progresivno sve bogatijih kombinacija vrsta. U takvom poretku, vrste helminata sa najvećim prevalencama će biti prisutne u gotovo svim infrazajednicama, dok će retke vrste (one sa niskim prevalencama) biti prisutne samo u onim infrazajednicama koje imaju veliki broj vrsta (Slika 27). Pritom je neophodno naznačiti da uočavanje ovakve strukture parazitskih zajednica znači samo da postoji faktor koji dovodi do njihovog strukturiranja; ona sama po sebi ne predstavlja dokaz postojanja interakcija ili asocijacija između različitih vrsta parazita (Poulin, 2001).



Slika 27. Shematski prikaz strukturiranosti parazitskih zajednica. Vertikalno postavljene pravougaonice predstavljaju infrazajednice unutar domaćina, dok su kvadratima označene infrapopulacije parazita, pri čemu su različitim bojama obeležene različite vrste. Kod nasumične strukture infrazajednica (A), unutar svakog domaćina se nalazi slučajni uzorak vrsta koje su zastupljene u zbirnoj zajednici. Kada su zajednice strukturirane (B), česte vrste su zastupljene u većini infrazajednica, a retke samo u onima koje se sastoje od većeg broja vrsta (po Poulin, 2001, izmenjeno).

Od 34 kombinacije različitih vrsta intestinalnih nematoda žutogrlog miša, daleko najčešća bila je zajednička pojava vrsta *Heligmosomoides polygyrus* i *Syphacia stroma*, koja je uočena kod više od 25% zaraženih miševa, dok je većina preostalih kombinacija (28) bila zastupljena kod manje od 5% inficiranih domaćina. Značajno je razgraničiti da li ove kombinacije predstavljaju nasumične nakupine različitih vrsta unutar jedne jedinice domaćina, ili su posledica međusobnih interakcija između intestinalnih nematoda, koje dovode do toga da se neke vrste češće (ili ređe) javljaju zajedno nego što bi to bio slučaj da interakcija nema. U ovoj studiji, dominantnost kombinacije *H. polygyrus*-*S. stroma* sugerira postojanje interakcije između ove dve vrste koja je sinergističke prirode i dovodi do njihove česte zajedničke pojave. Međutim, u preglednom radu koji je posvećen upravo interakcijama između helminata kod glodara, Behnke i sar. (2001a) navode neobjavljene rezultate koji ne pružaju nikakve dokaze za pozitivni međusobni uticaj ove dve vrste parazita. Takođe navode da su istraživanja prirodnih populacija glodara nalazila slabu potporu za prisustvo interakcija između različitih vrsta parazita. Sve uočene interakcije su mahom bile kontekstualne prirode, odnosno bile su posledica faktora (godišnje doba, godina uzorkovanja, lokalitet) nevezanih za biotičke odnose parazita. Isti autor u kasnijoj studiji kod šumskog miša takođe nalazi da su asocijacije između različitih vrsta helminata registrovane usled uticaja i međudejstva spoljašnjih i unutrašnjih faktora. Zaključak istraživanja je bio da kvantitativne interakcije helminata ne ispoljavaju značajan uticaj na strukturu njihovih zajednica (Behnke i sar., 2005).

Među vrstama nematoda koje su prisutne u uzorku, za *Heligmosomoides polygyrus* je poznato da stupa u sinergističke interakcije, pre svega zbog svog efekta na imunitet domaćina (Behnke i sar., 2001a; Maizels i sar., 2004). Prisustvo ovog parazita utiče na inflamatorni odgovor creva i redukuje aktivnost mastocita crevne mukoze. U takvim imunokompromitovanim domaćinima, druge vrste nematoda mogu opstati znatno duže nego što bi to bio slučaj u imunokompetentnim jedinkama, što je i dokazano za *Trichuris muris* i *Trichinella spiralis* (Behnke i sar., 2001a), kao i za *Nippostrongylus brasiliensis* (Maizels i sar., 2004). Kod šumskog miša, prisustvo *H. polygyrus* ispoljava pozitivan uticaj na prevalencu i bogatstvo drugih vrsta intestinalnih helminata koje se javljaju zajedno sa ovom nematodom, izmenjujući podložnost domaćina drugim vrstama helminata (Behnke i sar., 2009). Behnke i sar. (2005) su za jedan set podataka unutar uzorka šumskih miševa našli da se vrsta *T. muris* javlja samo u domaćinima zaraženim sa *H. polygyrus*, te da su jake infekcije ovim dvema vrstama povezane. Činjenica da su sve tri najčešće kombinacije nađene kod

žutogrlih miševa u Srbiji sadržale *H. polygyrus* je u skladu sa navedenim podacima, i možda predstavlja dokaz sinergističkih interakcija. I za *T. muris* je poznato da ispoljava imunomodulatorni efekat: juvenilni oblici i subadulti dovode do prelaska imunog odgovora sa Th₂, koji je efikasan protiv juvenilnih stadijuma, na Th₁, samim time omogućavajući preživljavanje juvenilnih formi drugih vrsta parazita (Behnke i sar., 2001a). Nasuprot tome, studija imunog odgovora na prisustvo parazita kod žutogrlog miša (Adnađević i sar., 2014) je ukazala na efekat izbegavanja vrste *H. polygyrus* i vrsta rodova *Trichuris* i *Syphacia* na osnovu broja jaja u fecesu. Izbegavanje je uočeno i između adultnih jedinki vrsta *T. muris* i *S. stroma*. Eventualni uzroci koji dovode do pomenutog izbegavanja nisu analizirani, te nije jasno da li se zaista radi o antagonističkoj interakciji ili uticaju nevezanih faktora.

Biološka struktura nematofaune

U određivanju biološke strukture nematofaune žutogrlog miša na teritoriji Srbije, problem je predstavljalo nedovoljno poznavanje životnog ciklusa određenih vrsta, koje onemogućava njihovo decidno svrstavanje u adekvatnu kategoriju. To se prvenstveno odnosi na vrste *Aonchotheca annulosa* i *Eucoleus* sp., čije je razviće slabo poznato, te u literaturi postoje oprečni podaci. Goüy de Bellocq i sar. (2003) navode da se radi o parazitima sa direktnim razvićem. Fuentes i sar. (2000, 2004, 2010) za rod *Eucoleus* pretpostavljaju direktan, a za *A. annulosa* indirektan ciklus razvića, budući da je svrstavaju u vrste bez slobodnoživećih stadijuma, odnosno one koje imaju prelazne domaćine. Po Pisanu i sar. (2009) razvojni ciklus *A. annulosa* je nepoznat, dok Kirillova (2010) navodi da kišne gliste predstavljaju rezervoare ove nematode. Debenedetti i sar. (2014) je svrstavaju u heteroksene parazite sa kišnim glistama kao prelaznim domaćinima, suprotno podacima sumiranim u Anderson (2000). U skladu sa literaturnim podacima, i zbog nedostatka eksperimentalnih istraživanja koja bi rasvetlila razviće ovih nematoda, za obe vrste je uzeto da predstavljaju monoksene parazite u čijem ciklusu ne učestvuju prelazni domaćini, a čiji su infektivni stadijumi jaja.

U ukupnom uzorku i na većini lokaliteta, monoksene nematode su bile nedvosmisleno dominantne u odnosu na heteroksene, bilo da se radilo o broju jedinki parazita ili o njihovoj prevalenci. Ovakav nalaz se jasno uklapa u literaturne podatke, koji konzistentno nalaze veću učestalost monoksenih parazita kod miševa roda *Apodemus*. Po Lewis (1987), kod primarno granivornih vrsta kakve su ovi glodari, u fauni nematoda dominiraju paraziti sa direktnim razvićem, čiji L3 stadijumi dospevaju u organizam njihovih domaćina putem biljne hrane ili fecesa. Samim time, na zaraženost nematodama i sastav nematofaune najvažniji uticaj imaju ishrana biljkama i blizak kontakt životinja sa zemljištem (Kirillova, 2010). Fuentes i sar. (2000, 2004, 2007, 2010) u svojim istraživanjima helmintofaune *A. sylvaticus* u Španiji bez izuzetka nalaze veće prevalencije monoksenih helminata (sa slobodnoživećim stadijumima) u odnosu na heteroksene (bez slobodnoživećih stadijuma). Ondriková i sar. (2010) objašnjavaju veći diverzitet helmintofaune *A. agrarius* u odnosu na *A. flavicollis*, činjenicom da je učešće beskičmenjaka u ishrani žutogrlog miša upola manje u odnosu na prugastog, što ograničava njegov unos juvenilnih stadijuma heteroksenih parazita i dovodi do dominantnosti monoksenih. Veća zastupljenost monoksenih od heteroksenih nematoda takođe može biti vezana za njihovu veću uspešnost u disperziji i invaziji domaćina, što je u sprezi sa karakteristikama životnog ciklusa (Goüy de Bellocq i sar., 2003).

Heteroksene nematode, odnosno biohelminti, su u uzorku bili zastupljeni vrstama *Mastophorus muris* i *Rictularia proni*. Ova kategorija nematoda ni na jednom lokalitetu nije dostizala visoke apsolutne vrednosti abundance, a brojno je bila dominantna samo na dva. Pored toga, ukupna prevalenca biohelminata je bila značajno niža od one kod geohelminata, i

takav odnos je bio zastupljen na većini lokaliteta na kojima su biohelminti bili prisutni. Slabija zastupljenost heteroksenih nematoda je ogledalo njihove neizvesnije životne strategije, u kojoj se suočavaju sa problemima koji nisu prisutni u ciklusima monoksenih vrsta. Chubb i sar. (2010) navode da je suštinski problem svih juvenilnih stadijuma helminata koji obitavaju unutar prelaznih domaćina identičan. Nakon dospeća jaja u prvog prelaznog domaćina, legu se juvenilne forme koje penetriju zid creva. Potom slede tri ključne etape tokom kojih su one izložene visokom selekcionom pritisku: rast, preživljavanje i prelazak na narednog domaćina, bio on drugi prelazni ili definitivni. Situacija se dodatno komplikuje u slučaju da istog prelaznog domaćina eksploatiše više vrsta parazita, i u takvom slučaju su moguće asocijacije i interakcije između juvenilnih stadijuma koji se nalaze unutar date jedinke. Kako navodi Poulin (2001), jaka negativna asocijacija, odnosno izbegavanje, se očekuje za one parazite koji imaju iste prelazne ali drugačije definitivne domaćine. Ukoliko se juvenilni oblici takvih vrsta istovremeno nađu u jednoj individui prelaznog domaćina, razlika u njihovoj konačnoj destinaciji će neizbežno dovesti do neuspešne transmisije barem jedne od njih. Na osnovu svega navedenog je za očekivati da će prevalencije i abundance heteroksenih nematoda biti niže od istih vrednosti njihovih monoksenih srodnika, sa čime su saglasni rezultati istraživanja nematofaune žutogrlog miša u Srbiji.

Razdvajanje monoksenih nematoda (geohelminata) na geohelminite u užem smislu, pseudogeohelminite i ageohelminite pokazuje da se ove grupe razlikuju u svojim životnim strategijama. Najveći broj jedinki nematoda u ukupnom uzorku, i na devet pojedinačnih lokaliteta, pripadao je ageohelminitima, odnosno vrstama *Syphacia frederici* i *S. stroma*. Njihova dominantnost u pogledu abundance je bila pogotovo uočljiva na pet lokaliteta na kojima su činili preko 70% ukupnog broja uzorkovanih nematoda. Međutim, ukoliko se posmatra prevalenca, izražena je dominacija geohelminata u užem smislu, odnosno vrste *H. polygyrus* koja je jedina u uzorku iz ove kategorije. Ukupna prevalenca geohelminata u užem smislu je bila veća od zbira prevalencija druge dve grupe geohelminata. Pored toga, bili su najprevalentnija kategorija geohelminata na 11 lokaliteta. Izuzetna brojnost ageohelminata, odnosno vrsta roda *Syphacia*, je vezana za njihovu sposobnost akumulacije i reinfekcije domaćina (Lewis, 1987; Anderson, 2000; Klimpel i sar., 2007a). S druge strane, životna strategija trihostrongilidnih nematoda poput *H. polygyrus* podrazumeva zaražavanje većeg broja jedinki domaćina uz veće razlike među domaćinima u broju parazita, posredstvom slobodnoživećih infektivnih stadijuma koji se unose oralno i dugo opstaju u spoljašnjoj sredini (Shaw i Dobson, 1995).

Diverzitet i sličnost zajednica intestinalnih nematoda

Vrednost Šenonovog indeksa diverziteta intestinalnih nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije (1,42) je visoka u odnosu na one dobijene u drugim delovima Evrope. Neophodno je naglasiti da su se vrednosti ovog indeksa diverziteta razlikovale na pojedinim lokalitetima, varirajući od 0,32 do 1,47. U Španiji, Fuentes i saradnici (2007, 2010) su, između ostalog, koristili indekse biodiverziteta kao pokazatelje razlika u sastavu zajednica helminata šumskog miša na dva staništa, jednom koje je zahvaćeno požarom i drugom, kontrolnom. Vrednost Šenonovog indeksa za ukupan uzorak u obe studije iznosi oko 1,30, pri čemu je na izgorelom bila veća u odnosu na kontrolno stanište. U drugoj studiji iste vrste domaćina u Španiji, vrednost Šenonovog indeksa iznosila je 1,40 (Fuentes i sar., 2004). Navedeni podaci još jednom ilustruju probleme na koje se neizbežno nailazi prilikom poređenja podataka vezanih za nematofaunu žutogrlog miša: sva tri istraživanja su rađena na vrsti *A. sylvaticus* i obuhvatale su sve kategorije helminata. Ondriková i sar. (2010) za zajednicu helminata *A. flavicollis* u Slovačkoj navode Šenonov indeks od 1,12, manji od onog

kod *A. agrarius* (1,26). Konačno, Kirillova (2010) kod žutogrlog miša u Rusiji nalazi najviši nivo biodiverziteta helminata u odnosu na ostale vrste glodara koje su ispitivane u datom istraživanju; vrednost Šenonovog indeksa bila je 1,58.

Još jedan značajan pokazatelj biodiverziteta zajednica intestinalnih nematoda je i Berger-Parkerov indeks dominantnosti, koji kod ove grupe organizama često dostiže visoke vrednosti. Kod ride voluharice u Poljskoj iznosio je i preko 0,90 zbog izrazite dominacije vrste *S. petruszewiczi* (Bajer i sar., 2005; Behnke i sar., 2008a). Kod žutogrlog miša u Slovačkoj bio je znatno manji (0,66), ali i dalje veći nego kod srodne vrste *A. agrarius* (Ondriková i sar., 2010). U ukupnom uzorku sa teritorije Srbije iznosio je 0,38, ali su vrednosti na pojedinačnim lokalitetima na kojima je bilo prisutno više od jedne vrste bile u rasponu od 0,30 do 0,92. Sve navedeno upućuje da se zajednica intestinalnih nematoda žutogrlog miša na nivou Srbije odlikuje visokim biodiverzitetom, ali da se zbirne zajednice na pojedinačnim lokalitetima razlikuju, često značajno, u broju vrsta i njihovom nivou ujednačenosti (ekvivalentnosti).

Veličina uzorka domaćina predstavlja potencijalan problem za adekvatnu procenu diverziteta zajednica intestinalnih nematoda. Izražena je korelacija između veličine uzorka i ukupnog broja detektovanih vrsta parazita, do te mere da je veličina uzorka osnovni faktor koji objašnjava bogatstvo vrsta helminata (Feliu i sar., 1997). Na greške u tačnoj proceni broja vrsta najviše utiču retki paraziti koji imaju niske prevalencije (manje od 5%), a takve vrste čine trećinu gastrointestinalnih helminata koji se javljaju kod ptica i sisara (Poulin, 1998). Da bi se evidentirale sve vrste parazita koje su prisutne u zajednici, neophodan je veliki uzorak: kada se pregleda manje od 50 jedinki domaćina, velika je verovatnoća da neke vrste parazita neće biti detektovane (Poulin, 1998; Poulin i Morand, 2000). Nijedan od uzoraka sa teritorije Srbije nije sadržao više od 50 jedinki analizirane vrste domaćina. Međutim, poređenje uočenog broja vrsta sa bootstrap procenom koja uzima u obzir i vrste koje nisu detektovane je pokazalo da je, u većini slučajeva, broj konstatovanih vrsta sasvim adekvatna procena ukupnog diverziteta zajednica. Razlike između S_{obs} i S_b vrednosti su na 11 od 18 lokaliteta bile manje od 0,5. Na osnovu S_b vrednosti može se zaključiti da je na dva lokaliteta (Lisine i Milošev Do) jedna vrsta izbegla detekciju. Stoga se može reći da mala veličina uzoraka nije predstavljala problem u proceni diverziteta zajednica intestinalnih nematoda u ovom istraživanju.

Poređenjem zajednica Sorensenovim indeksom sličnosti dobijene su različite vrednosti u rasponu od minimalne do maksimalne za dati indeks, ali je mnogo važniji podatak da je očekivana negativna korelacija između udaljenosti ispitivanih lokaliteta i vrednosti Sorensenovog indeksa bila samo marginalno statistički značajna. Drugim rečima, prostorno bliži lokaliteti nisu bili međusobno sličniji po svom sastavu zajednica nematoda nego što bi bilo očekivano da udaljenost ne igra nikakvu ulogu. Prostorna udaljenost ispoljava izuzetno značajan efekat na strukturu zajednica helminata kod glodara čak i na najnižem, lokalnom nivou, te i staništa udaljena manje od 30 km mogu imati upadljive razlike u kompoziciji helmintofaune, bez obzira na sličnost u uslovima sredine (Behnke i sar., 2001b). Zajednice parazita uzorkovane iz domaćina koji nastanjuju različite biotope će, predvidivo, biti različitog sastava, kao rezultat heterogenosti u životnim uslovima (Eira i sar., 2006). Međutim, domaćinske populacije iz regija sa krajnje sličnim, ili čak identičnim ekološkim uslovima, se takođe mogu razlikovati u broju i identitetu vrsta koje grade parazitske zajednice. Takve razlike mogu biti posledica različite dostupnosti hrane, pogotovo beskičmenjaka koji su prelazni domaćini određenih vrsta nematoda (Ondriková i sar., 2010). Na lokalnom nivou, genetičke razlike između domaćina, lokalno specifične populacione varijacije, te suptilne razlike u životnoj istoriji, reproduktivnom ulaganju, imunom odgovoru i ponašanju domaćina mogu dovesti do razlika u sastavu nematofaune sa ekološki sličnih lokaliteta, s tim što je nemoguće isključiti i efekat slučajnosti, odnosno stohastičke procese (Behnke i sar., 2001b). Nivo biodiverziteta, odnosno bogatstvo vrsta na određenom lokalitetu,

može biti pokazatelj podobnosti staništa. Visok biodiverzitet može biti vezan za nisku verovatnoću izumiranja parazita, usled karakteristične kombinacije povoljnih uslova, i u takvim staništima mogu opstati i paraziti sa neizvesnijom životnom istorijom (na primer, heteroksene vrste) (Goüy de Belloc i sar., 2003).

Polna struktura nematofaune

Infrapopulacije parazitskih nematoda u prirodi se po pravilu odlikuju neravnomernim odnosom polova u korist ženki, i rezultati studije nematofaune žutogrlog miša na teritoriji Srbije su u saglasnosti sa datim pravilom. Kod riđe voluharice u Poljskoj, odnos polova je neravnomeran kod dve česte vrste intestinalnih nematoda, *Heligmosomoides glareoli* i *Heligmosomum mixtum*, kod kojih proporcija ženki iznosi redom 0,56 i 0,58 (Kloch i sar., 2015). Za *H. mixtum* je nađena identična proporcija ženki kod istog domaćina u Finskoj, pri čemu je uočena i sezonalna sinhronost u odnosu abundance mužjaka i ženki: ženke nematoda su bile brojnije bez obzira na doba godine (Haukisalmi i sar., 1996). Ove vrednosti seksualnog indeksa su veoma bliske proporciji ženki od 0,60 koja je zabeležena za ukupan uzorak žutogrlog miša u Srbiji. Neravnomeran odnos polova uočeni je i kod dve najčešće vrste parazitskih nematoda miševa roda *Apodemus*, *Heligmosomoides polygyrus* (proporcija mužjaka 0,38) i u mnogo većoj meri kod *Syphacia stroma* (0,02) (Müller-Graf i sar., 1999). Uopšteno govoreći, neravnomeran odnos polova u korist ženki kod parazitskih nematoda može jednostavno biti posledica njihove populacione strukture: populacija intestinalnih nematoda je visoko fragmentisana na infrapopulacije unutar jedinki domaćina koje su u reproduktivnom smislu manje-više izolovane jedne od drugih. Upravo za tako izdvojene populacije, u kojima je razmnožavanje ograničeno na mali broj jedinki i ukrštanje u srodstvu je često, se očekuje dominacija ženki. Odnos polova unutar populacija određene vrste je tesno vezan za proces determinacije pola, koji pokazuje neverovatnu raznolikost među živim bićima, nekada i među blisko srodnim vrstama ili čak unutar jedne vrste. Jedan od ključnih elemenata koji oblikuje determinaciju pola jeste genetički konflikt, koji je posledica prisustva različitih genetičkih elemenata koji usmeravaju determinaciju pola u različitim pravcima (Werren i Beukeboom, 1998).

U svom istraživanju parazita mišolikih glodara, Tarasovskaya (2008) nalazi da će odnos polova biti okvirno 2:1 u korist ženki, pod uslovom da je životni vek oba pola približno isti (na primer kod roda *Aspiculuris*), i ovakav brojčani odnos se održava bez obzira na apsolutnu brojnost jedinki parazita. Kada su se dve vrste parazita javljale zajedno, udeo mužjaka je rastao, ali u infekcijama sa tri ili više vrsta on ponovo opada na nivo sličan onome kod pojedinačnih infekcija, što je Tarasovskaya pokazala za *H. polygyrus*. Ovakvi preokreti u brojčanom odnosu polova su rezultat interspecijskih odnosa. Sa jedne strane, kompeticija sa drugim parazitima može izmeniti sastav infrapopulacije, bilo kroz borbu za prostor i resurse, bilo dejstvom metabolita i biohemijskih agenasa koje paraziti proizvode. S druge strane, ne treba zanemariti i odnos parazita sa domaćinom, čiji imuni sistem reguliše brojnost i sastav infrapopulacija parazita. Do preokretanja odnosa polova u korist mužjaka može doći usled preferencijalne eliminacije ženki od strane domaćina. Naime, krupnije ženke predstavljaju veće energetske opterećenje za organizam budući da preusmeravaju materiju i energiju iz tela domaćina i ulažu je u sopstvenu reprodukciju, te se nameću kao očigledne mete imunog odgovora. Nasuprot zaključku koji donosi Tarasovskaya, Kloch i sar. (2015) nalaze da broj vrsta nematoda po domaćinu nema uticaja na polnu strukturu kod dve vrste intestinalnih nematode riđe voluharice. U istoj studiji, za vrstu *Heligmosomoides glareoli* nađen je značajno veći udeo ženki kod starijih jedinki domaćina, kao i granično značajan uticaj telesne mase na odnos polova. Kod druge ispitanе vrste (*Heligmosomum mixtum*), uzrast i masa

domaćina nisu uticali na polnu strukturu; vrlo je verovatno da je polna struktura rezultat interakcije velikog broja specifičnih faktora koji se moraju razmatrati od slučaja do slučaja. Kod žutogrlog miša u Srbiji je nađeno da prisustvo B hromozoma u genotipu domaćina dovodi do povećanja proporcije mužjaka u infrapopulacijama *Heligmosomoides polygyrus* (Jovanović i sar., neobjavljeni podaci), ali se u skladu sa prethodno navedenim ovakav nalaz mora primiti sa rezervom: moguće je da se ne odnosi na sve vrste glodara koje su domaćini ovog parazita, niti na sve populacije *H. polygyrus* koje se javljaju kod žutogrlog miša.

Sa aspekta polne strukture, posebno su značajne oksiuroidne nematode roda *Syphacia* za koje je poznato da se odlikuju haplodiploidijom, koja utiče na sve aspekte njihove reprodukcije pa tako i na odnos polova. Kod ovih nematoda, broj mužjaka može da bude drastično manji od broja ženki: na teritoriji Srbije, *S. frederici* i *S. stroma* su imale vrlo niske vrednosti seksualnog indeksa (manja proporcija mužjaka nađena je samo kod *R. proni*). Pored toga, od samo pet populacija u kojima nije bilo mužjaka, četiri su bile populacije ovih dveju vrsta. Müller-Graf i sar. (1999) smatraju da je izraženija neravnoteža u odnosu polova kod ovih parazita upravo vezana za njihov haplodiploidni system determinacije pola. U haplodiploidnom sistemu, ženke su te koje funkcionišu kao kolonizatori novih staništa, a u slučaju intestinalnih nematoda novih domaćina. Kada se uspostave u organizmu, one partenogenetski stvaraju haploidne mužjake. Prevelik broj mužjaka niti je potreban, niti je poželjan, jer njihovo prisustvo dovodi do povećane kompeticije za resurse unutar organa, što dovodi do njihove slabe zastupljenosti u infrapopulacijama roda *Syphacia*. Müller-Graf i sar. (1999) su do svojih zaključaka došli poredeći vrste *H. polygyrus* i *S. stroma*, kao što je ranije navedeno. Osim što su za prvu vrstu našli daleko manju proporciju ženki, ilustrativna je bila i struktura pojedinačnih infrapopulacija. Kod *H. polygyrus* su uočena sva tri moguća slučaja: infrapopulacije sa više mužjaka, one sa više ženki i one sa približno jednakim brojem jedinki oba pola, pri čemu je većina domaćina nosila i mužjake i ženke. Nasuprot tome, kod *S. stroma* su ženke uvek bile brojnije, i većina zaraženih domaćina nije nosila mužjake. Identična situacija se može uočiti za ove dve vrste kod žutogrlog miša u Srbiji, sa jedinom razlikom u vidu većeg udela mužjaka u infrapopulacijama vrste *S. stroma*; infrapopulacije sastavljene isključivo od ženki bile su sasvim retke. Međutim, potrebno je skrenuti pažnju da kod *S. stroma* mužjaci žive kraće od ženki, te odnos polova zavisi i od trenutka kada su infrapopulacije uzorkovane. Upravo razlika između polova u trajanju životnog veka se navodi kao značajan razlog za neravnomernu polnu strukturu kod roda *Syphacia* (Müller-Graf i sar., 1999; Tarasovskaya, 2008).

Ranije spomenuti genetički konflikt može imati ulogu u evoluciji haplodiploidne determinacije pola i reproduktivne strategije. Naime, haplodiploidija može nastati kao posledica konflikta između dela genoma koji potiče od majke i dela genoma koji potiče od oca. Među majčinskim genima, selektivnu prednost će imati oni koji će potpuno eliminisati očinsku komponentu i dovesti do formiranja haploidnog potomstva. Objašnjenje leži u činjenici da haploidni mužjaci, kod kojih ne dolazi do redukcione deobe, prenose veću proporciju majčinskih gena na narednu generaciju od diploidnih mužjaka. Mužjaci kod haplodiploidnih vrsta se nalaze u nezavidnoj poziciji: oni su selektovani da povećaju broj oplodjenih jaja unutar ženki, jer na taj način povećavaju i svoj reproduktivni uspeh, kao i verovatnoću prenosa gena poreklom od oca. Međutim, što je veći broj oplodjenih jaja, to je veći broj ženki u narednoj generaciji, čiji su geni selekcionisani da uklanjaju očinsku komponentu prilikom formiranja partenogenetskih mužjaka (Werren i Beukeboom, 1998). Evolucionari procesi koji su doveli do pojave haplodiploidije kod parazitskih nematoda su evidentno vrlo složeni i zavise od međuodnosa, ili bolje rečeno konflikta, više različitih genomskih komponenti.

U ovoj studiji, polni dimorfizam kod intestinalnih nematoda žutogrlog miša je uvek bio u korist ženki. Ptice i sisari, kod kojih su mužjaci po pravilu veći pol, u suštini

predstavljaju izuzetke u životinjskom svetu: kod većine gonohorističkih organizama, uključujući i najveći deo parazitskih nematoda, ženke su krupnije. Smatra se da je ta razlika nastala kao posledica korelacije između veličine tela i fekunditeta, pri čemu je prirodna selekcija favorizovala povećanje dimenzija kod ženki. Pretpostavlja se da u određivanju stepena polnog dimorfizma kod parazitskih nematoda deluju dva faktora. Kao prvo, težnja ka većem fekunditetu dovodi do selekcije većih dimenzija kod ženki. Kao drugo, različiti nivoi intraseksualne kompeticije kod mužjaka dovode do ublažavanja razlika u dimenzijama kod određenih evolutivnih linija (Poulin, 1997). Naime, kod mužjaka parazita, nivo intraseksualne kompeticije može uticati na telesne dimenzije (Poulin, 1997; Morand i Hugot, 1998). Sa povećanjem broja ženki u infrapopulaciji, što vodi do manje kompeticije za parenje, dimenzije tela mužjaka se smanjuju, što odražava slabiji selekcionni pritisak. Shodno tome, najkrupniji mužjaci bi trebalo da budu prisutni u infrapopulacijama sa najmanje ženki, gde je kompeticija izražena. Rezultati korelacione analize nematoda žutogrlog miša iz Srbije ne idu u prilog ovakvom shvatanju. Dobijene korelacije su mahom bile slabe, nijedna nije bila statistički značajna, a za većinu vrsta je uočena direktna proporcionalnost između broja ženki i dimenzija mužjaka. Kod pet od sedam analiziranih vrsta, najkrupniji mužjaci su bili prisutni u infrapopulacijama sa više ženki, suprotno literaturnim podacima (Poulin, 1997; Morand i Hugot, 1998). Ovakav nalaz ne isključuje prisustvo intraseksualne kompeticije među mužjacima, ali sugerše da njen efekat može da se razlikuje od očekivanog. Male dimenzije mužjaka u infrapopulacijama sa manjim brojem ženki se mogu protumačiti kao posledica negativnog uticaja kompetitivnih odnosa, koji su antagonističke prirode i mogu ispoljiti negativni efekat na mužjake. Smanjenje telesnih dimenzija bi mogla biti jedna od manifestacija nepovoljnog dejstva kompeticije. S druge strane, mužjaci u infrapopulacijama sa više ženki, u odsustvu kompeticije, postižu veće dimenzije.

Van uticaja seksualne selekcije, moguće je ponuditi i alternativna objašnjenja za malu veličinu tela mužjaka parazitskih nematoda. Manje telesne dimenzije mogu biti u vezi sa većom sposobnošću izbegavanja efekta imunog sistema, što bi dovelo do težnje ka manjim mužjacima. Pored toga, s obzirom na ograničenu količinu dostupnih resursa unutar tela domaćina, moguće je da deluju mehanizmi zavisni od gustine populacije čija je konačna posledica redukcija veličine tela. Najverovatnije je da su izbegavanje imunog odgovora domaćina, kao i intraseksualna i intraspecijska kompeticija, svojim međudejstvom tokom evolucije doveli do selekcije karakteristične veličine tela mužjaka, koja je u skladu sa pritislima njihove sredine (Poulin, 1997). Tarasovskaya (2008) za nematode mišolikih glodara nalazi generalno smanjenje telesnih dimenzija oba pola (dužine i širine tela) nakon postizanja određenog praga brojnosti. Pritom, granična brojnost nakon koje dolazi do smanjenja telesnih dimenzija je niža u prisustvu drugih vrsta nematoda nego kod pojedinačne infekcije. Za nematode male i srednje veličine tela, objašnjenje ove pojave verovatno leži u uticaju imunog sistema domaćina: blisko srodne vrste raspolažu sličnim antigenima i izazivaju analogi odgovor domaćina. Prisustvo druge vrste može izazvati drugačiji vid odgovora domaćina i učiniti sredinu manje podobnom, što ograničava rast parazita. Kod krupnijih nematoda, ova pojava je pre rezultat kompeticije za prostor i resurse.

Haplodiploidija nematoda roda *Syphacia*, koja je značajna u kontekstu njihovog odnosa polova, igra ulogu i u polnom dimorfizmu ovih parazita. Kao i kod ostalih parazitskih nematoda, ženke su krupnije od mužjaka, ali je među oksiuroidnim nematodama stepen polnog dimorfizma izraženiji kod vrsta roda *Syphacia* nego kod predstavnika familije Heteroxynematidae, kod kojih nije prisutna perianalna kontaminacija domaćina (Morand i Hugot, 1998). U uzorku žutogrlog miša sa teritorije Srbije, vrednost SDI za *Aspiculuris tetraptera* (familija Heteroxynematidae) iznosila je 0,42, znatno manje od vrednosti ovog indeksa za vrste *Syphacia frederici* (2,49) i *S. stroma* (0,87). Moguće objašnjenje leži upravo u haplodiploidnom načinu reprodukcije, koji dovodi do povećanog nivoa srodstva između

partenogenetski formiranih mužjaka. S obzirom na njihovu srodnost, očekuje se da će kompeticija između takvih mužjaka biti slabije izražena, te samim time ne postoji tendencija ka povećanju njihovih telesnih dimenzija. Dodatan faktor jeste i ukrštanje u srodstvu, koje je posledica česte autoinfekcije, što popušta selekcionu pritisak ka povećanju veličine tela mužjaka kod vrsta roda *Syphacia* (Morand i Hugot, 1998).

Uticaj spoljašnjih i unutrašnjih faktora na prevalencu i abundancu parazitske infekcije

Lokalitet

Lokalitet, faktor koji obuhvata sumu ekoloških karakteristika staništa sa kojih su uzorci sakupljeni, se pokazao kao najznačajniji faktor odgovoran za variranje abundance intestinalnih nematoda kod žutogrlog miša u Srbiji. Ispoljavao je visoko značajan efekat na nivou ukupnog uzorka, i na abundancu pet od šest analiziranih vrsta. Lokalitet nije bio značajan faktor u određivanju abundance kod *Trichuris muris*, dok je za vrstu *H. polygyrus* bio manjeg nivoa značajnosti u odnosu na ostale vrste. Behnke i sar. (2009) za *H. polygyrus* nalaze približno iste nivoa abundance na tri staništa koja su prostorno udaljena i klimatski heterogena. Odsustvo efekta lokaliteta na abundancu *T. muris*, i manje izražen efekat lokaliteta na abundancu *H. polygyrus* vezani su za činjenicu da se radi o parazitima širokog rasprostranjenja koji su registrovani na gotovo svim analiziranim staništima na teritoriji Srbije. Samim time, lokalitet nije ispoljavao uticaj, ili je ispoljavao manje značajan uticaj na njihovu abundancu.

Dobijeni rezultati su u skladu sa nalazima ranijih istraživanja, u kojima se ističe uticaj lokaliteta na sastav i strukturu helmintofaune glodara. Još početkom poslednje decenije XX veka je bilo jasno da se kompozicija i abundanca parazitskih zajednica šumskog miša može značajno razlikovati u zavisnosti od mesta uzorkovanja (Montgomery i Montgomery, 1990). Prilikom istraživanja vrste *H. polygyrus*, Abu-Madi i sar. (1998) ističu lokalitet kao jedan od ključnih faktora koji određuje varijaciju u distribuciji parazita: prevalenca i abundanca ove nematode se razlikovala među ispitivanim područjima. Kasnije objavljeni rezultati sa istih staništa ukazuju da je lokalitet značajno uticao na parametre infekcije kod četiri od pet ispitanih vrsta helminata, koje su se razlikovale u karakteristikama svog životnog ciklusa. Zaključak navedenog istraživanja jeste da visoka abundanca određenih vrsta može biti u vezi sa prostornim odlikama staništa (Abu-Madi i sar., 2000). Eira i sar. (2006) kod šumskog miša u Portugalu takođe navode razlike u sastavu helmintofaune sa različitih biotopa, koje se objašnjavaju heterogenošću sredine. Kod helminata riđe voluharice u Poljskoj, lokalitet je značajno uticao i na bogatstvo vrsta nematoda po domaćinu, pored uticaja na prevalencu i abundancu infekcije kod određenih vrsta (Behnke i sar., 2001b, 2008b). Štaviše, lokalitet je bio najznačajniji faktor koji je objašnjavao variranje abundance kod četiri od pet analiziranih vrsta helminata, izdvajajući se kao ključna determinanta sastava parazitskih zajednica ove vrste domaćina (Behnke i sar., 2008b). Razlike su pritom uočene i na lokalitetima vrlo sličnih karakteristika, što naglašava važnost prostornog faktora, čak i na maloj prostornoj skali (Behnke i sar., 2001b). U skladu sa navedenim, značajne razlike u abundanci intestinalnih nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije posledica su prostorne udaljenosti ispitanih lokaliteta i razlika u uslovima staništa koje se na njima javljaju.

Nadmorska visina

Nadmorska visina je, među analiziranim faktorima, imala najmanji značaj, s obzirom da je efekat ispoljavala samo kroz interakcije i to kod dve od šest vrsta crevnih nematoda. U svetlu ranijih nalaza, najznačajniji rezultat jeste odsustvo uticaja ovog faktora na abundancu *Rictularia proni*. Genov (1984) ovu vrstu navodi kao karakterističnu za visokoplaninske regije, gde se češće nalazi u odnosu na ravničarske šume. Analiza abundance *R. proni* sa 18 lokaliteta na teritoriji Srbije pokazala je da je ova nematoda podjednako prisutna kod žutogrllog miša nezavisno od nadmorske visine, te da je njena ekološka valenca u tom pogledu šira nego što raniji literaturni podaci navode.

Pol domaćina

O uticaju pola domaćina na intenzitet i prevalencu parazitske infekcije postoji opsežna literatura i veliki broj podataka iz studija različitih grupa organizama koje, vrlo često, nude oprečne rezultate i na osnovu kojih nije moguće izvući nikakav sveobuhvatni zaključak koji bi bio uopšteno primenljiv. Rezultati analize uticaja pola domaćina na prevalencu i abundancu infekcije kod žutogrljih miševa u Srbiji ilustruju ovu činjenicu. Kada se posmatraju svi miševi uzorkovani sa svih ispitanih lokaliteta, pol domaćina je značajno uticao na prevalencu samo dve vrste nematoda: *Syphacia stroma* je zarazila veći procenat mužjaka, dok je *Trichuris muris* imala veću prevalencu infekcije kod ženki. Na nivou pojedinačnih populacija, statistički značajna razlika u prevalenci između polova domaćina nađena je kod dve od 79 analiziranih; u oba slučaja prevalenca je bila veća kod ženki. Kao pojedinačni faktor, pol domaćina je uticao na abundancu samo kod vrste *Aonchotheca annulosa*, pri čemu su mužjaci miševa u proseku nosili veći broj jedinki ove nematode. U ukupnom uzorku, abundanca nematoda je bila veća kod mužjaka, ali je pol pokazivao značajnost samo kroz interakciju sa prisustvom B hromozoma; kao pojedinačan faktor nije imao statistički značajan efekat. Pol domaćina je kao faktor bio zastupljen i u minimalnom modelu za vrstu *R. proni*; mada nije bio značajan kao pojedinačan faktor, abundanca ove nematode je bila veća kod ženki miševa.

Rezultati istraživanja uticaja pola na prevalencu, abundancu i bogatstvo vrsta intestinalnih nematoda glodara ne daju uvek rezultate koji se uklapaju u očekivani obrazac izraženije infekcije kod mužjaka. Štaviše, kod šumskog miša postoji niz istraživanja koja nisu našla nikakav uticaj pola domaćina na zaraženost (Gregory i sar., 1992; Göuy de Bellocq i sar., 2003; Fuentes i sar., 2004, 2007, 2010; Milazzo i sar., 2010a). S druge strane, oni radovi koji se odnose na *A. sylvaticus*, a koji ukazuju na značajne razlike između polova u nivou infekcije su saglasni sa predviđanjima da su mužjaci zaraženiji (Abu-Madi i sar., 1998, 2000; Behnke i sar., 1999). Svakako bi daleko značajnije bilo sumiranje nalaza dobijenih za vrstu *A. flavicollis*, ali u ovom trenutku ne postoji nijedno istraživanje koje se eksplicitno bavi fenomenom polne razlike u zaraženosti kod ove vrste glodara. Eksperimentalna studija zasnovana na diferencijalnom tretiranju mužjaka antihelminnikom je pokazala da su mužjaci *A. flavicollis* odgovorni za širenje i održavanje parazita *H. polygyrus* u prirodi, dok ženke imaju neznatnu ulogu u tom procesu (Ferrari i sar., 2004). Ovakav zaključak je poduprt matematičkim modelovanjem, a objašnjen imunološkim i etološkim razlikama između polova (Ferrari i sar., 2007). Pored toga, Ondriková i sar. (2010) su kod ženki *A. flavicollis* našli veći prosečan broj vrsta helminata po domaćinu, kao i veću prevalencu infekcije; razlika u prevalenci nije bila statistički značajna.

Nalazi Ferrari i sar. (2004, 2007), međutim, pokazuju da mužjaci i ženke žutogrljih miševa mogu da imaju krajnje drugačiji uticaj na dinamiku intestinalnih nematoda i u odsustvu razlike u zaraženosti. Čak i u situacijama kada su oba pola sa identičnim opterećenjem parazitima, i izbacuju u spoljašnju sredinu identičan broj jaja, razlike u

imunitetu i ponašanju mogu dovesti do diferencijalne transmisije i preživljavanja jaja i infektivnih stadijuma. Životinje sa slabijim imunitetom će davati veći doprinos ukupnom broju uspešnih slobodnoživećih stadijuma, i saglasno sa takvim očekivanjem mužjaci generišu veći broj slobodnoživećih stupnjeva *H. polygyrus*. Razlike u prostornom ponašanju takođe igraju značajnu ulogu. Mužjaci *A. flavicollis* imaju veće teritorije u odnosu na ženke, koje se ujedno preklapaju sa više susednih teritorija, što povećava izloženost infektivnim stadijumima. Ženke, s druge strane, zbog odlaganja fecesa van svojih gnezda i kontakta sa malim brojem mužjaka imaju manju verovatnoću dodira sa infektivnim stadijumima. Ova dva mehanizma verovatno deluju zajednički, uz moguć uticaj i drugih koji ranije nisu razmatrani, poput životnog veka domaćina, razlika među polovima u mortalitetu izazvanom parazitizmom i razlika u životnom veku parazita (Ferrari i sar., 2007).

U ukupnom uzorku, prevalenca vrste *S. stroma* je bila značajno veća kod mužjaka. Ova nematoda je ujedno i jedina vrsta za koju Behnke i sar. (1999) nalaze značajan pojedinačan uticaj pola na zaraženost: mužjaci *A. sylvaticus* su bili sa izraženijim infekcijama. Autori smatraju da je ova razlika pre posledica etološkog faktora; da je posredi razlika u imunokompetenciji, registrovala bi se povećana zaraženost mužjaka i drugim vrstama nematoda, koje su invazivnije i izazivaju jači imuni odgovor od vrsta roda *Syphacia*. Mužjaci su, tokom sezone parenja kada je izraženo njihovo kompetitivno ponašanje, češće u međusobnom kontaktu, koji je ključan za širenje ovih nematoda. Poređenja radi, ženke su u ovom periodu uglavnom sedentarne, pogotovo dok doje mlade, te su slabije izložene infektivnim stadijumima (Behnke i sar., 1999). Na ovaj način se može objasniti i veća prevalenca *S. stroma* kod mužjaka žutogrlog miša sa teritorije Srbije.

Nasuprot tome, prevalenca *T. muris* je bila značajno veća kod ženki miševa. U istraživanju sprovedenom kod vrste *Microtus arvalis*, Sanchez i sar. (2011) za srodnog parazita *T. arvicolae* nalaze veće prevalence i veći broj jaja po gramu fecesa kod ženki voluharica, pri čemu su najzaraženije bile trudne i dojeće ženke. Njihov eksperiment (dizajniran po ugledu na Ferrari i sar., 2004) je otkrio da su, u ovom sistemu parazit-domaćin, ženke odgovorne za prenos i održavanje parazita u populaciji, dok mužjaci imaju zanemarljivu ulogu, potpuno suprotno u odnosu na sistem *A. flavicollis*-*H. polygyrus*. Sanchez i sar. kao razlog takođe navode fiziološke i bihevioralne faktore. Konkretno, smatra se da su ženke tokom reproduktivnog perioda, a pre svega tokom trudnoće i laktacije, izložene fiziološkim i hormonalnim promenama koje mogu dovesti do povećane osetljivosti na patogene i parazite i, posledično, veće zaraženosti. Ovo je potencijalno objašnjenje za veću prevalencu infekcije nematodom *T. muris*, kao i za veću abundancu *R. proni* kod ženki žutogrlog miša u Srbiji.

Neophodno je naglasiti da su razlike između polova domaćina u zaraženosti parazitima i dalje nepotpuno razjašnjene. Dostupni podaci ukazuju da se radi o izuzetno kompleksnom fenomenu: koji pol će biti zaraženiji, i da li će uopšte jedan biti zaraženiji od drugog, zavisi od guste mreže ispreplitanih faktora, uključujući vrstu domaćina i parazita, lokalitet, godišnje doba i uslove staništa (Krasnov i sar., 2005, 2012). Kada je prisutna, razlika ne mora obavezno biti univerzalna pojava, već može varirati čak i unutar jednog sistema parazit-domaćin ukoliko se on posmatra duž prostornog i vremenskog gradijenta (Kiffner i sar., 2013). Da bi se u potpunosti rasvetlio uticaj pola domaćina na nivo parazitizma ne samo kod *A. flavicollis*, nego kod životinja uopšte, neophodna su dodatna i opsežnija istraživanja ovog tipa, kako na teritoriji Srbije, tako i širom Evrope i sveta. Potrebno je problemu pristupiti iz što više različitih uglova, kroz analizu što većeg broja taksona, jer se jedino tako mogu razgraničiti razlike specifične za jedan sistem parazit-domaćin od predvidivih tendencija koje su od opšteg značaja (Zuk i McKean, 1996).

Uzrast domaćina

U istraživanjima uticaja različitih faktora na kvantitativni sastav parazitskih zajednica, uzrast domaćina je nezaobilazni parametar koji veoma često ispoljava značajan efekat. Kod žutogrlog miša na teritoriji Srbije, uzrast se izdvojio kao visoko značajan faktor variranja abundance na nivou ukupnog uzorka, pri čemu je opterećenje parazitima bilo veće kod starijih životinja. Od šest analiziranih vrsta, ispoljavao je značajan efekat na tri (*Aonchotheca annulosa*, *Heligmosomoides polygyrus* i *Rictularia proni*). Kod sve tri vrste, abundanca je rasla sa uzrastom domaćina. Za *Trichuris muris* i dve vrste roda *Syphacia* nije konstatovan značajan pojedinačan efekat uzrasta na abundancu; za *T. muris* je zabeležena samo njegoova interakcija sa nadmorskom visinom.

U literaturnim izvorima postoje različiti zaključci dobijeni analizom uticaja uzrasta glodara na prevalencu, abundancu i bogatstvo vrsta njihovih intestinalnih parazita. Često je registrovano statistički značajno povećanje abundance parazita sa uzrastom domaćina, pri čemu su prevalenca infekcije (Behnke i sar., 1999, 2008b; Eira i sar., 2006; Kataranovski i sar., 2008; Fuentes i sar., 2010), broj jedinki parazita (Behnke i sar., 1999, 2008b; Eira i sar., 2006; Fuentes i sar., 2010) ili bogatstvo zajednica parazita (Behnke i sar., 1999, 2001b, 2008b; Fuentes i sar., 2004, 2007; Bajer i sar., 2005; Ondriková i sar., 2010) bili veći kod odraslih u odnosu na juvenilne jedinke. Povećanje abundance *A. annulosa* i *H. polygyrus*, i nematoda kao grupe, sa uzrastom kod žutogrlog miša u Srbiji saglasno je sa iznetim literaturnim podacima. Za vrste *Aspicularis tetraptera* i *Mastophorus muris* nije bilo moguće sprovesti GLM analizu zbog malog broja zaraženih domaćina, ali je i kod njih konstatovan značajan uticaj uzrasta na prevalencu (za *A. tetraptera*), odnosno prevalencu i abundancu infekcije (za *M. muris*) (Behnke i sar., 2008b). Povećanje abundance parazita sa uzrastom domaćina se objašnjava većom verovatnoćom zaraze kod starijih jedinki. Starije životinje su, u odnosu na juvenilne, duže i češće izložene infektivnim stadijumima parazita. Pored toga, životni vek helminta je relativno dug u odnosu na životni vek njihovih domaćina, što znači da sa vremenom dolazi i do njihove akumulacije, što povećava uzrasnu razliku u abundanci (Behnke i sar., 2008b).

Za tri vrste nije registrovan pojedinačni efekat uzrasta domaćina na abundancu. Jedna od njih je *T. muris*, kod koje je na abundancu značajno uticala samo interakcija ovog faktora sa nadmorskom visinom. Međutim, postoje podaci da prevalenca i abundanca ove vrste rastu sa uzrastom domaćina (Behnke i sar., 1999). Preostale dve vrste na čiju abundancu nije uticao uzrast domaćina su *Syphacia frederici* i *S. stroma*, i ovaj nalaz je saglasan sa zaključcima više studija koje navode da ovaj faktor ne utiče značajno na kvantitativne parametre vrsta roda *Syphacia*. Jedina vrsta helminta kućnog miša kod koje Kataranovski i sar. (2008) ne nalaze povećanje prevalencije sa uzrastom domaćina jeste *S. obvelata*, blisko srodna vrsta koja je parazit *Mus musculus*. Pored toga, Kataranovski i sar. (2011) ne nalaze uticaj uzrasta na prevalencu infekcije ni kod jedne vrste helminta mrkog pacova u Srbiji, uključujući i vrstu *S. muris*. Fuentes i sar. (2004, 2007) kod šumskog miša ne beleže efekat uzrasta domaćina na abundancu *S. frederici* i *S. stroma*, dok Abu-Madi i sar. (2000) za potonju vrstu kod istog domaćina navode da su variranja prevalencije i abundance pokazivala isti obrazac kako kod juvenilnih, tako i kod odraslih jedinki miševa. Behnke i sar. (2008b) nalaze odsustvo uticaja uzrasta na abundancu vrste *S. petrusewiczii* kod riđe voluharice. Nasuprot prethodno navedenom, postoje i radovi koji navode uticaj uzrasta na prevalencu i abundancu vrsta roda *Syphacia*, kako povećanje ovih parametara (Behnke i sar., 1999; Eira i sar., 2006), tako i njihovo smanjenje kod starijih životinja (Bajer i sar., 2005; Eira i sar., 2006). Vrste roda *Syphacia*, kako je više puta istaknuto, poseduju izuzetnu sposobnost akumulacije unutar tela domaćina kroz autoinfekciju (Lewis, 1987; Anderson, 2000; Klimpel i sar., 2007a), što im omogućava da postiču relativno visoke abundance kod životinja svih uzrasnih grupa. U takvoj

situaciji, uzrast domaćina ne bi ispoljavao značajan uticaj na njihovu brojnost. Bajer i sar. (2005) objašnjavaju smanjenje abundance i prevalencije vrsta roda *Syphacia* kod starijih domaćina razvojem stečenog imuniteta. Moguće je da je abundanca ovih parazita u datom trenutku rezultat dveju suprotnih tendencija: njihove akumulacije unutar domaćina, koja teži da poveća njihovu brojnost, i imunog odgovora, koji teži da je smanji. Individualne i populacione razlike između domaćina u imunokompetenciji potencijalno objašnjavaju oprečne rezultate, pri čemu kod vrsta roda *Syphacia* može doći do povećanja ili smanjenja brojnosti sa uzrastom, ili se može konstatovati potpuno odsustvo efekta uzrasta u zavisnosti od trenutka uzorkovanja.

B hromozomi

Genetika domaćina je samo jedan od brojnih faktora koji utiču na infrapopulacije i infrazajednice njihovih parazita, ali ispitivanja uticaja genetičke strukture domaćina su često komplikovana, i uglavnom ograničena na parazite biljaka, sa malim brojem radova vezanih za kičmenjake (Wilson i sar., 2002). Konkretno, kod B+ žutogrlih miševa registrovan je niži nivo ekspresije TGF- β gena, čiji je produkt protein koji je značajan regulator transkripcije regulatora ćelijskog ciklusa, ali ima i imunosupresivno dejstvo. Kroz pomenuti odnos sa TGF- β genom, B hromozomi bi mogli da utiču na abundancu parazita unutar svojih nosilaca, što bi predstavljalo uticaj genetike domaćina na strukturu i sastav parazitofaune (Adnađević i sar., 2014).

Na nivou ukupnog uzorka, statistički značajna razlika u prevalenciji između B+ i B0 miševa registrovana je samo za *Aspiculuris tetraptera* i *Mastophorus muris*, dve vrste koje su bile prisutne kod veoma malog broja domaćina (devet, odnosno tri jedinke od ukupno 305); u oba slučaja prevalenca je bila veća kod B+ domaćina. Pored toga, od 74 analizirane populacije intestinalnih nematoda samo kod tri je konstatovana značajna razlika u prevalenciji, u korist nosilaca B hromozoma. Što se tiče uticaja na abundancu, prisustvo B hromozoma se kao nezavisan faktor javlja samo kod vrste *Syphacia frederici*, uz interakciju sa lokalitetom kod *Rictularia proni* i *S. stroma*, odnosno sa abundancom *S. frederici* kod *R. proni*. Međutim, ukupno uzevši, prisustvo B hromozoma je, samo po sebi i u sprezi sa polom i lokalitetom, značajno uticalo na abundancu intestinalnih nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije. Kada je registrovana statistička značajnost njihovog efekta na abundancu, nosioci B hromozoma su uvek imali veće abundance nematoda u odnosu na B0 jedinke.

Prilikom tumačenja ovih rezultata potrebno je imati na umu tri ključna problema. Prvi je gotovo potpuno odsustvo istraživanja koja se bave interakcijom između B hromozoma i parazitskih zajednica, što onemogućava poređenje sa rezultatima drugih autora. Drugi jeste izrazito varijabilna priroda ovih dopunskih genetičkih elemenata, čija se struktura, morfologija, poreklo i frekvencija može razlikovati od populacije do populacije, od jedinke do jedinke, pa čak i među tkivima ili unutar tkiva jednog organizma (Volobujev, 1981; Vujošević i Blagojević, 2004; Vujošević i sar., 2005; Borisov, 2014). Treći je vezan za interpretaciju rezultata analiza: nalaz visoko značajnog uticaja B hromozoma na određeni parametar ne svedoči obavezno o njihovoj uzročno-posledičnoj vezi. Naprotiv, on može biti artefakt dejstva trećeg faktora koji nije uzet u obzir prilikom analize.

Ukoliko je povećanje abundance, odnosno prevalencije intestinalnih nematoda kod B+ životinja direktna posledica uticaja B hromozoma, rezultati ovog istraživanja navode na zaključak da je model njihovog održavanja parazitski, što bi impliciralo prisustvo mehanizma akumulacije. Do današnjeg dana nijedan takav mehanizam nije otkriven kod *Apodemus flavicollis* (Vujošević i sar., 1990, 2009; Blagojević i sar., 2009), što ne isključuje njegovo postojanje. Istraživanje Adnađević i sar. (2014) o međudejstvu B genoma žutogrlog miša i intestinalnih nematoda na teritoriji Srbije ilustruje problematičnost donošenja ovakvih

zaključaka. U navedenom istraživanju konstatovan je niži nivo ekspresije TGF- β gena kod B+ miševa. Na prvi pogled, ovakav uticaj bi se mogao protumačiti kao pozitivno dejstvo B hromozoma: TGF- β je imunosupresant, i pri nižim koncentracijama ovog molekula imuni odgovor domaćina će biti efikasniji u uklanjanju parazitskih infekcija. Međutim, mnogo značajnija je funkcija TGF- β kao regulatora transkripcije regulatora ćelijskog ciklusa. Smanjenje ekspresije ovog gena je možda selektovano kod B hromozoma da bi se „provukli kroz pukotine“, odnosno omogućili sebi prolazak kroz kontrolne tačke mejotičke deobe i obezbedili prenos u narednu generaciju. Radi se, dakle, o situaciji u kojoj uslovno rečeno „sebično“ ponašanje B hromozoma u širem kontekstu ima pozitivan uticaj po njihovog domaćina. Ovakvi nalazi mute granicu između heterotičkog i parazitskog modela i sugerišu da su uticaji i mehanizmi održavanja B hromozoma u prirodnim populacijama veoma kompleksni i određeni ili suprotstavljenim interesima A i B genoma, ili kooperacijom koja proširuje varijabilnost na nivou populacije. Čak i u slučajevima kada se čini da njihovo prisustvo donosi direktnu korist ili nanosi direktnu štetu, nemoguće je zaključiti kakav će biti konačni efekat na preživljavanje nosioca B hromozoma, nakon sabiranja i oduzimanja efekata svih drugih faktora koji se javljaju u interakciji. U svetlu ovog zaključka, potrebna je obazrivost prilikom tumačenja uticaja ovih dopunskih genetičkih elemenata, pogotovo ukoliko se predlažu direktne uzročno-posledične veze između njihovog prisustva i karakteristika njihovih nosilaca.

Postoje indicije da B hromozomi utiču i na odnos polova parazitskih nematoda (Jovanović i sar., neobjavljeni podaci). U populacijama žutogrlog miša iz Srbije uočena je veća proporcija mužjaka vrste *H. polygyrus* kod B+ miševa. Prisustvo B hromozoma predstavlja izmenu u unutrašnjoj sredini domaćina na koju parazit mora da se prilagodi, a povećanje broja mužjaka jeste mehanizam koji kroz polno razmnožavanje povećava genetički diverzitet parazita kao odgovor na promenljive uslove izazvane dejstvom ovih genetičkih elemenata.

Abundanca drugih vrsta nematoda

Prisustvo i brojnost drugih vrsta intestinalnih nematoda je ispoljavalo efekat na abundancu analiziranih parazita. Abundanca vrste *Aonchotheca annulosa* je bila veća u prisustvu *Aspicularis tetraptera*. Kod vrste *Syphacia frederici*, abundanca je bila veća u prisustvu vrsta *A. tetraptera* i *A. annulosa*. Konačno, abundanca *S. stroma* je bila veća u prisustvu vrste *Eucoleus* sp. Abundanca pojedinih vrsta je bila zastupljena i u statistički značajnim interakcijama sa drugim faktorima.

Izneti rezultati pokazuju da se, u slučajevima kada je zabeležen, efekat abundance jedne vrste na drugu uvek ispoljavao kroz povećanje brojnosti. Drugim rečima, u prisustvu jedne vrste druga je bila brojnija nego što bi bilo očekivano da između njih ne postoji nikakav odnos. Ovakav nalaz sugeriše prisustvo sinergističke interakcije između dveju vrsta, pri čemu jedna nematoda svojim prisustvom omogućava drugim vrstama da uspostave vezu sa domaćinom i prežive unutar njega (Behnke i sar., 2001a). Kroz sinergističku interakciju, druga vrsta može opstati duže, postići veću stopu reprodukcije, i dostići veće telesne dimenzije u odnosu na pojedinačnu infekciju (Behnke i sar., 2005). Tokom evolutivnog raspona vremena, ovaj tip interakcije može dovesti do pojave pozitivne asocijacije između dve vrste, odnosno one će se češće javljati zajedno unutar istog domaćina nego što slučajnost nalaže. Sinergističke interakcije su prvenstveno imunološke prirode. Već je istaknut pozitivan efekat vrsta *Heligmosomoides polygyrus* i *Trichuris muris* na opstanak drugih vrsta parazita, zahvaljujući njihovoj modifikaciji imunog odgovora domaćina (Behnke i sar., 2001a, 2005, 2009; Maizels i sar., 2004). Međutim, nijedna od ove dve vrste nije ispoljavala značajan uticaj na abundancu intestinalnih nematoda žutogrlog miša u Srbiji. Abundanca *T. muris* je uticala

na brojnost drugih vrsta samo u interakciji sa abundancom *S. stroma* (na *H. polygyrus*) i lokalitetom (na *R. proni*). Još interesantnije je potpuno odsustvo uticaja *H. polygyrus* na ijednu od analiziranih vrsta intestinalnih nematoda, pogotovo u svetlu uverljivih nalaza koji svedoče o povećanju abundance drugih parazita u prisustvu ove vrste (Behnke i sar., 2009).

Međutim, potrebno je naglasiti da ispitivanja prirodnih populacija, za razliku od onih rađenih u eksperimentalnim uslovima, nisu našla značajne dokaze bilo kakvih interakcija crevnih parazita glodara, te da se ne može osnovano tvrditi da kvantitativne interakcije između helminata značajno utiču na strukturu njihovih zajednica (Behnke i sar. 2001a, 2005). Za mnoge sisteme parazit-domaćin su češće konstatovane pozitivne asocijacije, poput onih navedenih u prethodnom pasusu, ali su pri tumačenju takvih rezultata moguće brojne greške. Određene metode su sklonije detekciji pozitivnih od negativnih asocijacija, što dovodi do pristrasnosti u rezultatima. Heterogenost unutar domaćinske populacije može značiti da jedinke nose sebi svojstvene kombinacije parazita, koje se javljaju zajedno bez ikakve asocijacije ili interakcije. Pozitivne asocijacije mogu se očitati i kada dve vrste parazita dugog životnog veka infestiraju domaćina u istom vremenskom periodu; one će gotovo sinhrono prolaziti kroz faze svog razvića zbog čega se može steći pogrešan utisak o njihovoj pozitivnoj asocijaciji (Poulin, 2001). Sumirajući zaključke svog preglednog rada koji se tiče interakcija između helminata, Poulin (2001) navodi da se iz rezultata ranijih studija ne mogu izvući nikakvi sveobuhvatni zaključci koji bi bili primenjivi na sve sisteme parazit-domaćin: svakom sistemu treba pristupiti kao pojedinačnom slučaju i testirati moguće interakcije bez prethodnih predviđanja ili očekivanja. Samim time, neophodna su dalja istraživanja koja će pokazati da li su efekti abundance jedne vrste na drugu registrovani u ovom istraživanju zaista posledica sinergističkih interakcija, ili rezultat dejstva nevezanih, neispitanih faktora.

Zaključci

- Fauna intestinalnih nematoda žutogrlog miša (*Apodemus flavicollis*) sa 18 lokaliteta na teritoriji Srbije obuhvata devet vrsta iz osam rodova, šest familija, četiri reda i dve klase razdela Nematoda. Vrsta *Mastophorus muris* je prvi put konstatovana kod žutogrlog miša na teritoriji naše zemlje. Vrsta *Heligmosomoides polygyrus* je bila prisutna na gotovo svim lokalitetima, dok je *M. muris* registrovana na samo dva. Sve konstatovane vrste su karakteristične za miševе roda *Apodemus*.
- Ukupna prevalenca iznosila je 81,6%, dok se na pojedinačnim lokalitetima kretala od niskih 25% do totalne infekcije uzoračke populacije. Vrste *H. polygyrus* i *Syphacia stroma* su najčešći paraziti žutogrlog miša u Srbiji. Posmatrano po lokalitetima, vrsta *H. polygyrus* se odlikovala visokim vrednostima prevalencе, dok su vrste roda *Syphacia* postizale visoke vrednosti srednjeg intenziteta infekcije. Visok stepen agregacije intestinalnih nematoda je zabeležen u gotovo svim populacijama, a njihova distribucija se uklapala u negativnu binomijalnu.
- Broj vrsta nematoda po jedinki domaćina kretao se od jedan do pet. Infekcija sa jednom ili dve vrste je bila prisutna na svim lokalitetima, dok je istovremena pojava tri, četiri i pet vrsta registrovana sporadično ili retko. Kada je u jednom domaćinu bilo prisutno više od jedne vrste, najčešće se javljala kombinacija *H. polygyrus*-*S. stroma*. Sve tri najzastupljenije kombinacije su sadržale vrstu *H. polygyrus*. U nedostatku eksperimentalnih podataka i adekvatnih modela za poređenje, u ovom trenutku je nemoguće zaključiti da li postoje interakcije i asocijacije između intestinalnih nematoda žutogrlog miša u Srbiji.
- Monoksene nematode su bile daleko zastupljenije od heteroksenih: imale su veću prevalencu i abundancu infekcije ukupno i na većini ispitanih lokaliteta pojedinačno. Među monoksenim nematodama, najveću brojnost postizali su ageohelminti (vrste roda *Syphacia*), ali je najveća prevalenca konstatovana kod *H. polygyrus* koja je geohelminth u užem smislu. Dokazano je da se ageohelminti akumuliraju unutar domaćina i postižu izuzetno visoke abundance, dok geohelminti u užem smislu inficiraju veći broj domaćina uz manje abundance.
- Šenonov indeks diverziteta za ukupnu zajednicu nematoda žutogrlog miša na teritoriji Srbije iznosio je 1,42, pri čemu su se vrednosti po pojedinačnim lokalitetima kretale od 0,32 do 1,47. Bootstrap procena bogatstva zajednica ukazuje da mala veličina pojedinih uzoraka nije uticala na procenu broja vrsta parazitskih nematoda: uočeno bogatstvo vrsta (S_{obs}) adekvatno ilustruje raznovrsnost zajednica intestinalnih nematoda žutogrlog miša u Srbiji. Sorensenov indeks je varirao od 0 do 1 za različite parove lokaliteta, ali distance među lokalitetima nisu značajno korelisane sa ovim indeksom.
- Odnos polova intestinalnih nematoda je bio pomeren u korist ženki, koje su bile i krupnije od mužjaka. Polni dimorfizam je bio najizraženiji kod vrsta *R. proni* i *S. frederici*. Nije uočena značajna korelacija između broja ženki u infrapopulacijama i prosečne dužine tela mužjaka. Najsitniji mužjaci su, kod pet od sedam analiziranih vrsta, bili prisutni u infrapopulacijama sa najmanje ženki, što se može objasniti negativnim uticajem intraseksualne kompeticije.

- Pol domaćina je značajno uticao na prevalencije vrsta *S. stroma* i *T. muris* u ukupnom uzorku. Kod prve vrste, prevalenca je bila veća kod mužjaka miševa, dok su kod druge vrste ženke imale veću prevalenciju infekcije. Kao pojedinačan faktor, pol domaćina je uticao samo na abundancu *A. annulosa*, koja je bila veća kod mužjaka miševa.
- Konstatovano je da prisustvo B hromozoma u genomima domaćina povećava prevalenciju *A. tetraptera* i *M. muris* i abundancu kod vrste *S. frederici* i nematoda uopšte na nivou ukupnog uzorka. Povećana prevalenca i abundanca intestinalnih nematoda kod žutogrlih miševa sa B hromozomima može da ukazuje da oni, u kompleksu sa velikim brojem drugih faktora, ispoljavaju efekat na parazitske zajednice domaćina. Međutim, s obzirom na složenu povezanost i interakciju velikog broja različitih uticaja koji deluju na sposobnost preživljavanja domaćina, teško je eksplicitno tvrditi da dobijeni rezultati idu u prilog parazitskom ili heterotičkom modelu održavanja B hromozoma u prirodnim populacijama.
- Abundanca intestinalnih nematoda, kod pet od šest analiziranih vrsta, najviše je zavisila od lokaliteta na kome su prikupljeni domaćini. Nadmorska visina nije imala uticaj ni kod jedne analizirane vrste. U ukupnom uzorku abundanca intestinalnih nematoda značajno se povećavala kod starijih jedinki. Ovaj efekat uzrasta domaćina dobijen je i pojedinačno kod tri od šest analiziranih vrsta nematoda: *A. annulosa*, *H. polygyrus* i *R. proni*. Pozitivna korelacija abundanci zabeležena je među *A. tetraptera*, *A. annulosa* i *S. frederici*, kao i između *Eucoleus* sp. i *S. stroma*.

Literatura

- Abt KF, Bock WF. 1998. Seasonal variations of diet composition in farmland field mice *Apodemus* spp. and bank voles *Clethrionomys glareolus*. *Acta Theriologica* 43 (4): 379-389.
- Abu-Madi MA, Behnke JM, Lewis JW, Gilbert FS. 1998. Descriptive epidemiology of *Heligmosomoides polygyrus* in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology* 72 (2): 93-100.
- Abu-Madi MA, Behnke JM, Lewis JW, Gilbert FS. 2000. Seasonal and site specific variation in the component community structure of intestinal helminths in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. *Journal of Helminthology* 74 (1): 7-15.
- Adnađević T, Jovanović VM, Blagojević J, Budinski I, Čabrilo B, Bjelić Čabrilo O, Vujošević M. 2014. Possible influence of B chromosomes on genes included in immune response and parasite burden in *Apodemus flavicollis*. *PLOS ONE* 9 (11): e112260. doi: 10.1371/journal.pone.0112260.
- Anderson RC. 2000. Nematode parasites of vertebrates. Their development and transition. 2nd edition. Wallingford/New York: CABI Publishing.
- Anderson RC, Chabaud AG, Willmott S, editors. 2009. Keys to the nematode parasites of vertebrates: Archival volume. Wallingford/New York: CABI Publishing.
- Arneberg P. 2002. Host population density and body mass as determinants of species richness in parasite communities: comparative analyses of directly transmitted nematodes of mammals. *Ecography* 25 (1): 88-94.
- Arneberg P, Skorping A, Grenfell B, Read AF. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasitic communities. *Proceedings of the Royal Society of London B* 265 (1403): 1283-1289.
- Asakawa M, Tenora F. 1996. A checklist of epidemiology of nematode parasites of the genus *Apodemus* (Murinae: Rodentia) throughout the world excluding Japan. *Journal of Rakuno Gakuen University* 20 (2): 181-213.
- Axtner J, Sommer S. 2011. *Heligmosomoides polygyrus* infection is associated with lower MHC class II gene expression in *Apodemus flavicollis*: indication for immune suppression? *Infection, Genetics and Evolution* 11 (8): 2063-2071.
- Bajer A, Behnke JM, Pawełczyk A, Kuliś K, Sereda MJ, Siński E. 2005. Medium-term temporal stability of the helminth component community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* 130 (2): 1-16.
- Banaei-Moghaddam AM, Martis MM, Macas J, Gundlach H, Himmelbach A, Altschmied L, Mayer KFX, Houben A. 2015. Genes on B chromosomes: Old questions revisited with new tools. *Biochimica et Biophysica Acta* 1849 (1): 64-70.

Baruš V, Daniel M. 1972. The occurrence of some helminth species in birds and mammals from Yugoslavia. *Folia Parasitologica* 19 (2): 111-112.

Behnke JM, Bajer A, Harris PD, Newington L, Pidgeon E, Rowlands G, Sheriff C, Kuliś-Malkowska K, Siński E, Gilbert FS, Barnard CJ. 2008a. Temporal and between-site variation in helminth communities of bank voles (*Myodes glareolus*) from N.E. Poland. 1. Regional fauna and component community levels. *Parasitology* 135 (8): 985-997.

Behnke JM, Bajer A, Harris PD, Newington L, Pidgeon E, Rowlands G, Sheriff C, Kuliś-Malkowska K, Siński E, Gilbert FS, Barnard CJ. 2008b. Temporal and between-site variation in helminth communities of bank voles (*Myodes glareolus*) from N.E. Poland. 2. The infracommunity level. *Parasitology* 135 (8): 999-1018.

Behnke JM, Bajer A, Siński E, Wakelin D. 2001a. Interactions involving intestinal helminths of rodents: experimental and field studies. *Parasitology* 122 (S1): S39-S49.

Behnke JM, Barnard CJ, Bajer A, Bray D, Dinmore J, Frake K, Osmond J, Race T, Siński E. 2001b. Variation in the helminth community structure in bank voles (*Clethrionomys glareolus*) from three comparable localities in the Mazury Lake District region of Poland. *Parasitology* 123 (4): 401-414.

Behnke JM, Barnard CJ, Hurst JL, McGregor PK, Gilbert F, Lewis JW. 1993. The prevalence and intensity of infection with helminth parasites in *Mus spretus* from the Setubal peninsula of Portugal. *Journal of Helminthology* 67 (2): 115-122.

Behnke JM, Eira C, Rogan M, Gilbert FS, Torres J, Miquel J, Lewis JW. 2009. Helminth species richness in wild wood mice, *Apodemus sylvaticus*, is enhanced by the presence of the intestinal nematode *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology* 136 (7): 793-804.

Behnke JM, Gilbert FS, Abu-Madi MA, Lewis JW. 2005. Do the helminth parasites of wood mice interact? *Journal of Animal Ecology* 74 (5): 982-993.

Behnke JM, Keymer AE, Lewis JW. 1991. *Heligmosomoides polygyrus* or *Nematospiroides dubius*? *Parasitology Today* 7 (7): 177-179.

Behnke JM, Lewis JW, Mohd Zain SN, Gilbert FS. 1999. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host age, sex and year on the prevalence and abundance of infections. *Journal of Helminthology* 73 (1): 31-44.

Behnke JM, Stewart A, Bajer A, Grzybek M, Harris PD, Lowe A, Ribas A, Smales L, Vandegrift KJ. 2015. Bank voles (*Myodes glareolus*) and house mice (*Mus musculus musculus*; *M. m. domesticus*) in Europe are each parasitized by their own distinct species of *Aspiculuris* (Nematoda, Oxyurida). *Parasitology* 142 (12): 1493-1505.

Bjelić Čabrilo O, Čabrilo B, Popović E. 2013. Helminth fauna of rodents (Mammalia, Rodentia) from Zasavica (Serbia). *Biologia Serbica* 35 (1-2): 43-47.

Bjelić Čabrilo O, Kostić D, Popović E, Ćirković M, Aleksić N, Lujčić J. 2011. Helminth fauna of the bank vole *Myodes glareolus* (Rodentia, Arvicolinae) on the territory of

Fruska gora mountain (Serbia) – a potential source of zoonoses. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 17 (6): 829-836.

Bjelić Čabrilo O, Novakov N, Ćirković M, Čabrilo B, Popović E, Lujić J. 2015. Helminth fauna and zoonotic potential of the European hamster *Cricetus cricetus* Linnaeus, 1758 in agrobiocoenoses from Vojvodina province (Serbia). *Helminthologia* 52 (2): 139-143.

Blagojević J, Jojić V, Bugarski-Stanojević V, Adnađević T, Vujošević M. 2006. Do B chromosomes affect fecundity in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia)? *Archives of Biological Science Belgrade* 58 (4): 221-223.

Blagojević J, Stamenković G, Jojić Šipetić V, Bugarski-Stanojević V, Adnađević T, Vujošević M. 2009. B chromosomes in populations of yellow-necked mice – stowaways or contributing genetic elements? *Italian Journal of Zoology* 76 (3): 250-257.

Blagojević J, Vujošević M. 1995. The role of B chromosomes in the population dynamics of yellow-necked wood mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). *Genome* 38 (3): 472-478.

Blagojević J, Vujošević M. 2000. Do B chromosomes affect morphometric characters in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia)? *Acta Theriologica* 45 (1): 129-135.

Blagojević J, Vujošević M. 2004. B chromosomes and developmental homeostasis in the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia): Effects on nonmetric traits. *Heredity* 93 (3): 249-254.

Blagojević J, Vukićević-Radić O, Vujošević M. 2005. B chromosomes and asymmetry of eye lenses in the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). *Belgian Journal of Zoology* 135 (1): 79-81.

Borisov YM. 2014. B-chromosomes and the plasticity of the species. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 4 (5): 341-350.

Bougourd SM, Parker JS. 1979. The B chromosome system of *Allium schoenoprasum* III. An abrupt change in B-frequency. *Chromosoma* 75 (3): 385-392.

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83 (4): 575-583.

Camacho JPM, Sharbel TF, Beukeboom LW. 2000. B-chromosome evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 355 (1394): 163-178.

Chubb JC, Ball MA, Parker GA. 2010. Living in intermediate hosts: evolutionary adaptations in larval helminths. *Trends in Parasitology* 26 (2): 93-102.

Cobb NA. 1915. Nematodes and their relationships. *Yearbook of the United States Department of Agriculture* 1914: 457-490.

Colwell RK. 2013. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. [citirano 11. aprila 2016.]. <http://www.purl.oclc.org/estimates>.

Combes C. 2004. Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions. Chicago, USA: University of Chicago Press.

Čabrilo B, Jovanović VM, Bjelić Čabrilo O, Budinski I, Blagojević J, Vujošević M. 2016. Diversity of nematodes in the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* from the Peripannonic region of Serbia. *Journal of Helminthology* 90 (1): 14-20.

Debenedetti ÁL, Sáez-Durán S, Sainz-Elipse S, Galán-Puchades MT, Fuentes MV. 2014. Hepatic parasitosis in two wood mice, *Apodemus sylvaticus* (Rodentia: Muridae), due to *Aonchotheca annulosa* (Nematoda: Trichuridae), and *Eucoleus bacillatus* (Nematoda: Trichuridae). Erratic parasitism or *post mortem* migration? *Acta Parasitologica* 59 (4): 610-614.

Debenedetti ÁL, Sainz-Elipse S, Sáez-Durán S, Galicia D, Imaz A, Galán-Puchades MT, Fuentes MV. 2016. First report on the helminthfauna of the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis*, in the Iberian peninsula. *Helminthologia* 53 (3): 294-297.

Dell Inc. 2015. Dell Statistica (data analysis software system), version 13. software.dell.com.

Doran DJ. 1955. A catalogue of the protozoa and helminths of North American rodents. III. Nematoda. *The American Midland Naturalist* 53 (1): 162-175.

Dostál V. 2012. *Apodemus flavicollis*. [Pristupljeno 07.12.2016.]. URL: [commons.wikimedia.org/wiki/File:Apodemus_flavicollis_\(Ratiborice\).jpg](https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Apodemus_flavicollis_(Ratiborice).jpg).

Dunn CW, Hejzol A, Matus DQ, Pang K, Browne WE, Smith SA, Seaver E, Rouse GW, Obst M, Edgecombe GD, Sørensen MV, Haddock SHD, Schmidt-Rhaesa A, Okusu A, Kristensen RM, Wheeler WC, Martindale MQ, Giribet G. 2008. Broad phylogenomic sampling improves resolution of the animal tree of life. *Nature* 452 (10): 745-749.

Eira C, Torres J, Vingada J, Miquel J. 2006. Ecological aspects influencing the helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in Dunas de Mira, Portugal. *Acta Parasitologica* 51 (4): 300-308.

Efron B, Tibshirani R. 1993. An introduction to the bootstrap. London, UK: Chapman i Hall.

Feliu C, Renaud F, Catzefflis F, Hugot J-P, Durand P, Morand S. 1997. A comparative analysis of parasite species richness in Iberian rodents. *Parasitology* 115 (4): 453-466.

Ferrari N, Cattadori IM, Nespereira J, Rizzoli A, Hudson PJ. 2004. The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters* 7 (2): 88-94.

Ferrari N, Rosà R, Pugliese A, Hudson PJ. 2007. The role of sex in parasite dynamics: model simulations on transmission of *Heligmosomoides polygyrus* in populations of

yellow-necked mice, *Apodemus flavicollis*. International Journal for Parasitology 37 (3-4): 341-349.

Fuentes MV, Cerezuella AM, Galán-Puchades MT. 2000. A helminthological survey of small mammals (insectivores and rodents) in the Serra Calderona mountains (Valencian community, Spain). Research and Reviews in Parasitology 60 (1-2): 25-35.

Fuentes MV, Sáez S, Trelis M, Galán-Puchades MT, Esteban JG. 2004. The helminth community of the wood mouse, *Apodemus sylvaticus*, in the Sierra Espuña, Murcia, Spain. Journal of Helminthology 78 (3): 219-223.

Fuentes MV, Sainz-Elipe S, Galán-Puchades MT. 2007. Ecological study of the wood mouse helminth community in a burned Mediterranean ecosystem in regeneration five years after a wildfire. Acta Parasitologica 52 (4): 403-413.

Fuentes MV, Sainz-Elipe S, Sáez-Durán S, Galán-Puchades MT. 2010. The helminth community of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in a Mediterranean ecosystem in regeneration ten years after a wildfire. Journal of Helminthology 84 (1): 39-48.

Garms H, Borm L. 1981. Fauna Evrope. Priručnik za određivanje životinjskih vrsta. Ljubljana, SFRJ: Mladinska Knjiga.

Genov T. 1984. Хелминти на насекомояданите бозайници и гризачите в България [Helminths of insectivorous mammals and rodents in Bulgaria]. Sofia, Bulgaria: Publishing house of the Bulgarian academy of sciences.

Gibbons LM. 2010. Keys to the nematode parasites of vertebrates: Supplementary volume. Wallingford/New York: CABI Publishing.

Goüy de Bellocq J, Sará M, Casanova JC, Feliu C, Morand S. 2003. A comparison of the structure of helminth communities in the woodmouse, *Apodemus sylvaticus*, on islands of the western Mediterranean and continental Europe. Parasitology Research 90 (1): 64-70.

Green DM. 1990. Muller's Ratchet and the evolution of supernumerary chromosomes. Genome 33 (6): 818-824.

Gregory RD, Montgomery SSJ, Montgomery WI. 1992. Population biology of *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in the wood mouse. Journal of Animal Ecology 61 (3): 749-757.

Griekienienė J. 2005. Investigations into endoparasites of small mammals in the environs of lake Drūkšiai. Acta Zoologica Lituanica 15 (2): 109-114.

Habijan-Mikeš V. 1990. Nematode vrste *Apodemus flavicollis* Melch. sa Fruške gore. Magistarski rad. Institut za biologiju, Prirodno-matematički fakultet, Univerzitet u Novom Sadu.

Hasegawa H, Shiraishi S, Rochman. 1992. *Tikusnema javaense* n. gen., n. sp. (Nematoda: Acuarioidea) and other nematodes from *Rattus argentiventer* collected in west Java, Indonesia. Journal of Parasitology 78 (5): 800-804.

- Haukisalmi V, Henttonen H. 1999. Determinants of helminth aggregation in natural host populations: individual differences or spatial heterogeneity? *Ecography* 22 (6): 629-636.
- Haukisalmi V, Henttonen H, Vikman P. 1996. Variability of sex ratio, mating probability and egg production in an intestinal nematode in its fluctuating host population. *International Journal for Parasitology* 26 (7): 755-764.
- Hernandez AD, Sukhdeo MVK. 1995. Host grooming and the transmission strategy of *Heligmosomoides polygyrus*. *The Journal of Parasitology* 81 (6): 865-869.
- Hildebrand J, Zalesny G, Okulewicz A, Baszkiewicz K. 2009. Preliminary studies on the zoonotic importance of rodents as a reservoir of toxocariasis from recreation grounds in Wroclaw (Poland). *Helminthologia* 46 (2): 80-84.
- Hodda M. 2011. Phylum Nematoda Cobb 1932. In: Zhang Z-Q, editor. *Animal biodiversity: an outline of higher-level classification and survey of taxonomic richness*. Zootaxa 3148. pp. 63-95.
- Houben A, Banaei-Moghaddam AM, Klemme S, Timmis JN. 2014. Evolution and biology of supernumerary B chromosomes. *Cellular and Molecular Life Sciences* 71 (3): 467-478.
- Hsu TC, Patton JL. 1969. Bone marrow preparations for chromosome studies. In: Benirschke K, editor. *Comparative mammalian cytogenetics*. Berlin/Heidelberg/New York: Springer. pp. 454-460.
- Hudson PJ, Cattadori IM, Boag B, Dobson AP. 2006. Climate disruption and parasite-host dynamics: patterns and processes associated with warming and the frequency of extreme climatic events. *Journal of Helminthology* 80 (2): 175-182.
- Hugot J-P. 1988. Les nématodes Syphaciinae, parasites de rongeurs et de lagomorphes. Taxonomie. Zoogéographie. Évolution. [The Syphaciinae parasitic on rodents and lagomorphs. Taxonomy. Zoogeography. Evolution.] Paris, France: Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (A).
- Hurst RJM, Else KJ. 2013. *Trichuris muris* research revisited: a journey through time. *Parasitology* 140 (11): 1325-1339.
- Jojić V, Blagojević J, Ivanović A, Bugarski-Stanojević V, Vujošević M. 2007. Morphological integration of the mandible in yellow-necked field mice: the effects of B chromosomes. *Journal of Mammalogy* 88 (3): 689-695.
- Jojić V, Blagojević J, Vujošević M. 2011. B chromosomes and cranial variability in yellow-necked field mice (*Apodemus flavicollis*). *Journal of Mammalogy* 92 (2): 396-406.
- Jones RN. 1995. B chromosomes in plants. *New Phytology* 131 (4): 411-434.
- Jones RN, Ress H. 1982. *B Chromosomes*. New York, USA: Academic Press.

Kataranovski DS, Vukićević-Radić OD, Kataranovski MV, Radović DL, Mirkov II. 2008. Helminth fauna of *Mus musculus* Linnaeus, 1758 from the suburban area of Belgrade, Serbia. Archives of Biological Science Belgrade 60 (4): 609-617.

Kataranovski M, Mirkov I, Belij S, Popov A, Petrović Z, Gačić Z, Kataranovski D. 2011. Intestinal helminth infection of rats (*Rattus norvegicus*) in the Belgrade area (Serbia): the effects of sex, age and habitat. Parasite 18 (2): 189-196.

Kiffner C, Stanko M, Morand S, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Laudisoit A, Leirs H, Hawlena H, Krasnov BR. 2013. Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent-flea associations from three biomes. Oecologia 173 (3): 1009-1022.

Kirillova NJ. 2010. Экологический анализ нематод (Nematoda) мышевидных грызунов Самарской Луки [Ecological analysis of nematodes (Nematoda) of murine rodents from the Samarskaya Luka]. Вестник СамГУ – Естественнонаучная Серия 6 (80): 206-216.

Kisielewska K. 1983. Ecological characteristics of parasitic worm (helminth) communities. In: Petruszewicz K, editor. Ecology of the bank vole. Warsaw, Poland: Polish Scientific Publishers. pp. 73-88.

Klementowicz JE, Travis MA, Grencis RK. 2012. *Trichuris muris*: a model of gastrointestinal parasite infection. Seminars in Immunopathology 34 (6): 815-828.

Klimpel S, Förster M, Schmahl G. 2007a. Parasites of two abundant sympatric rodent species in relation to host phylogeny and ecology. Parasitology Research 100 (4): 867-875.

Klimpel S, Förster M, Schmahl G. 2007b. Parasite fauna of the bank vole (*Clethrionomys glareolus*) in an urban region of Germany: reservoir host of zoonotic nematode parasites? Parasitology Research 102 (1): 69-75.

Kloch A, Michalski A, Bajer A, Behnke J. 2015. Biased sex ratio among worms of the family Heligmosomidae – searching for a mechanism. International Journal for Parasitology 45 (14): 939-945.

Krasnov BR, Bordes F, Khokhlova IS, Morand S. 2012. Gender-biased parasitism in small mammals: patterns, mechanisms, consequences. Mammalia 76 (1): 1-13.

Krasnov BR, Morand S, Hawlena H, Khokhlova IS, Shenbrot GI. 2005. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. Oecologia 146 (2): 209-217.

Kriska T. 1993. Parasitic helminths of house mouse (*Mus musculus* Linnaeus, 1758) in Hungary. Miscellanea Zoologica Hungarica 8: 13-23.

Kulišić ZB. 2001. Helmintologija. Beograd, Srbija: Veterinarska komora Srbije.

- Landaela-Aqueveque CA, Robles MDR, Callan PE. 2007. The community of gastrointestinal helminths in the housemouse, *Mus musculus*, in Santiago, Chile. *Parasitologia Latinoamericana* 62 (3-4): 165-169.
- Leung B. 1998. Aggregated parasite distributions on hosts in a homogenous environment: examining the Poisson null model. *International Journal for Parasitology* 28 (11): 1709-1712.
- Lewis JW. 1987. Helminth parasites of British rodents and insectivores. *Mammal Review* 17 (2-3): 81-93.
- Lovich JE, Gibbons JW. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development, and Aging* 56 (4): 269-281.
- Mafiana CF, Osho MB, Sam-Wobo S. 1997. Gastrointestinal parasites of the black rat (*Rattus rattus*) in Abeokuta, southwest Nigeria. *Journal of Helminthology* 71 (3): 217-220.
- Magurran A. 2004. Measuring biological diversity. Malden/Oxford/Carlton: Blackwell Publishing.
- Maizels RM, Balic A, Gomez-Escobar N, Nair M, Taylor MD, Allen JE. 2004. Helminth parasites – masters of regulation. *Immunological Reviews* 201 (1): 89-116.
- Mažeika V, Paulauskas A, Balčiauskas L. 2003. New data on the helminth fauna of rodents in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica* 13 (1): 41-47.
- Mészáros F, Habijan V, Mikes M. 1983. Parasitic nematodes of rodents in Vojvodina (Yugoslavia). *Parasitologia Hungarica* 16: 103-110.
- Meyer-Lucht Y, Sommer S. 2005. MHC diversity and the association to nematode parasitism in the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis*). *Molecular Ecology* 14 (7): 2233-2243.
- Milazzo C, Di Bella C, Casanova JC, Ribas A, Cagnin M. 2010a. Helminth communities of wood mouse (*Apodemus sylvaticus*) on the river Avena (Calabria, southern Italy). *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy* 21 (2): 171-176.
- Milazzo C, Ribas A, Casanova JC, Cagnin M, Geraci F, Di Bella C. 2010b. Helminths of the brown rat (*Rattus norvegicus*) (Berkenhout, 1769) in the city of Palermo, Italy. *Helminthologia* 47 (4): 238-240.
- Montgomery SSJ, Montgomery WI. 1988. Cyclic and non-cyclic dynamics in populations of the helminth parasites of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *Journal of Helminthology* 62 (1): 78-90.
- Montgomery SSJ, Montgomery WI. 1990. Structure, stability and species interactions in helminth communities of wood mice, *Apodemus sylvaticus*. *International Journal for Parasitology* 20 (2): 225-242.

- Morand S, Bouamer S, Hugot J-P. 2006. Nematodes. In: Morand S, Krasnov BR, Poulin R, editors. *Micromammals and macroparasites. From evolutionary ecology to management*. Tokyo, Japan: Springer-Verlag Tokyo. pp. 63-78.
- Morand S, Hugot J-P. 1998. Sexual size dimorphism in parasitic oxyuroid nematodes. *Biological Journal of the Linnean Society* 64 (3): 397-410.
- Moravec F. 1982. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. *Folia Parasitologica* 29 (2): 119-132.
- Moravec F. 2000. Review of capillariid and trichosomoidid nematodes from mammals in the Czech Republic and the Slovak Republic. *Acta Societatis zoologicae Bohemicae* 64 (3): 271-304.
- Moravec F, Baruš D. 1991. Systematic status of *Thominx platyrrhinorum* Baruš, 1961 (Nematoda: Capillariidae). *Folia Parasitologica* 38 (2): 155-162.
- Müller-Graf CDM, Durand P, Feliu C, Hugot J-P, O'Callaghan CJ, Renaud F, Santalla F, Morand S. 1999. Epidemiology and genetic variability of two species of nematodes (*Heligmosomoides polygyrus* and *Syphacia stroma*) of *Apodemus* spp. *Parasitology* 118 (4): 425-432.
- Nabaglo L, Pachinger K. 1979. Eye lens weight as an age indicator in yellow-necked mice. *Acta Theriologica* 24 (11): 119-122.
- Nunn CL, Lindenfors P, Pursall ER, Rolff J. 2009. On sexual dimorphism in immune function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 364 (1513): 61-69.
- Ondříková J, Miklisová D, Ribas A, Stanko M. 2010. The helminth parasites of two sympatric species of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) from south-eastern Slovakia. *Acta Parasitologica* 55 (4): 369-378.
- Östergren G. 1945. Parasitic nature of extra fragment chromosomes. *Botaniska Notiser* 2: 157-163.
- Petrov BM. 1992. *Mammals of Yugoslavia*. Belgrade, Serbia: Natural History Museum in Belgrade.
- Pisanu B, Jerusalem C, Huchery C, Marmet J, Chapuis J-L. 2007. Helminth fauna of the Siberian chipmunk, *Tamias sibiricus* Laxmann (Rodentia, Sciuridae) introduced in suburban French forests. *Parasitology Research* 100 (6): 1375-1379.
- Pisanu B, Lebailleur L, Chapuis J-L. 2009. Why do Siberian chipmunks (Sciuridae) introduced in French forests acquired so few intestinal helminth species from native sympatric Murids? *Parasitology Research* 104 (3): 709-714.
- Poulin R. 1997. Covariation of sexual size dimorphism and adult sex ratio in parasitic nematodes. *Biological Journal of the Linnean Society* 62 (4): 567-580.

- Poulin R. 1998. Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology* 84 (3): 485-490.
- Poulin R. 2001. Interactions between species and the structure of helminth communities. *Parasitology* 122 (S1): S3-S11.
- Poulin R, Keeney DB. 2008. Host specificity under molecular and experimental scrutiny. *Trends in Parasitology* 24 (1): 24-28.
- Poulin R, Morand S. 2000. The diversity of parasites. *The Quarterly Review of Biology* 75 (3): 277-293.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. [citirano 11. aprila 2016.]. <http://www.R-project.org>.
- Reiczigel J. 2003. Confidence intervals for the binomial parameter: some new considerations. *Statistics in Medicine* 22 (4): 611-621.
- Reiczigel J, Abonyi-Tóth Z, Singer J. 2008. An exact confidence set for two binomial proportions and exact unconditional confidence intervals for the difference and ratio of proportions. *Computational Statistics i Data Analysis* 52 (11): 5046-5053.
- Rojas M, Del C, Digiani MC. 2003. First record of *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) (Nematoda: Spiruroidea) from a wild host in South America. *Parasite* 10 (4): 375-378.
- Rolff J. 2002. Bateman's principle and immunity. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269 (1493): 867-872.
- Rothenburger JL, Himsworth CG, Lejeune M, Treuting PM, Leighton FA. 2014. Lesions associated with *Eucoleus* sp. in the non-glandular stomach of wild urban rats (*Rattus norvegicus*). *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 3 (2): 95-101.
- Rózsa L, Reiczigel J, Majoros G. 2000. Quantifying parasites in samples of hosts. *Journal of Parasitology* 86 (2): 228-232.
- Ryzhikov KM, Gvozdev EV, Tokobaev MM, Shaldybin LS, Matsaberidze GV, Merkusheva IV, Nadtochiy EV, Khokhlova IG, Sharpilo LD. 1979. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы [Key to helminths of rodents of the fauna of the USSR. Nematodes and acanthocephalans]. Moscow, Russia: Издательство „Наука“.
- Sainz-Elipse S, Galán-Puchades MT, Fuentes MV. 2007. The helminth community of the Mediterranean mouse, *Mus spretus*, in a post-fire regenerated Mediterranean ecosystem. *Helminthologia* 44 (3): 107-111.
- Sanchez A, Devevey G, Bize P. 2011. Female-biased infection and transmission of the gastrointestinal nematode *Trichuris arvicolae* infecting the common vole, *Microtus arvalis*. *International Journal for Parasitology* 41 (13-14): 1397-1402.

- Scott ME, Jalili F, Koski KG. 1999. Diet texture modifies outcome of a primary infection with *Heligmosomoides polygyrus* (Nematoda) in mice. *Journal of Parasitology* 85 (4): 761-765.
- Shaw DJ, Dobson AP. 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology* 111 (S1): S111-S133.
- Smales LR, Spratt DM. 2004. Helminth community structure in *Rattus leucopus* (Gray) (Muridae) from Australia, Papua New Guinea and Papua. *Australian Journal of Zoology* 52 (3): 283-291.
- Stoehr AM, Kokko H. 2006. Sexual dimorphism in immunocompetence: what does life-history theory predict? *Behavioral Ecology* 17 (5): 751-756.
- Taffs LF. 1976. Pinworm infections in laboratory rodents: a review. *Laboratory Animals* 10 (1): 1-13.
- Tanić N, Dedović N, Vujošević M, Dimitrijević B. 2000. DNA profiling of B chromosomes from the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia). *Genome Research* 10 (1): 55-61.
- Tanić N, Vujošević M, Dedović-Tanić N, Dimitrijević B. 2005. Differential gene expression in yellow-necked mice *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) with and without B chromosomes. *Chromosoma* 113 (8): 418-427.
- Tarasovskaya NE. 2008. Размеры и соотношение полов как показатели межвидовых и внутривидовых отношений нематод мышевидных гризунов [Sizes and sex ratio as indices of inter- and intraspecific relationships of the nematodes from murine rodents]. *Паразитология* 42 (6): 517-525.
- Tenora F. 2004. Corrections in the taxonomic position of the helminth-fauna of *Apodemus* spp. (Rodentia) in the Czech Republic. *Acta Universitatis Agriculturae et Silviculturae Mendelianae Brunensis* 52 (2): 7-14.
- Tenora F, Henttonen H, Haukisalmi V. 1983. On helminths of rodents in Finland. *Annales Zoologici Fennici* 20 (1): 37-45.
- Tenora F, Mészáros F. 1975. Nematodes of the genus *Syphacia* Seurat, 1916 (Nematoda) – parasites of rodents (Rodentia) in Czechoslovakia and Hungary. *Acta Universitatis Agriculturae* 23 (3): 537-554.
- Umur S, Moravec F, Gurler A, Bolukbas C, Acici M. 2012. First report on *Aonchotheca annulosa* Dujardin, 1845 (Nematoda, Capillariidae) in a *Hamadryas* baboon (*Papio hamadryas*) from a zoo in northern Turkey. *Journal of Medical Primatology* 41 (6): 384-387.
- Volobujev VT. 1981. B-chromosomes system of the mammals. *Caryologia* 34 (1): 1-23.
- Vujošević M. 1992. B-chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* (Rodentia, Mammalia) during five years. *Caryologia* 45 (3-4): 347-352.

Vujošević M, Blagojević J. 1995. Seasonal changes of B-chromosome frequencies within the population of *Apodemus flavicollis* (Rodentia) on Cer mountain in Yugoslavia. *Acta Theriologica* 40 (2): 131-137.

Vujošević M, Blagojević J. 2000. Does environment affect polymorphism of B chromosomes in the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*? *Zeitschrift für Säugetierkunde – International Journal of Mammalian Biology* 65: 313-317.

Vujošević M, Blagojević J. 2004. B chromosomes in populations of mammals. *Cytogenetic and Genome Research* 106 (2-4): 247-256.

Vujošević M, Blagojević J, Jojić Šipetić V, Bugarski-Stanojević V, Adnadević T, Stamenković G. 2009. Distribution of B chromosomes in age categories of the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis* (Mammalia, Rodentia). *Archives of Biological Science Belgrade* 61 (4): 653-658.

Vujošević M, Blagojević J, Radosavljević J, Bejaković D. 1991. B chromosome polymorphism in populations of *Apodemus flavicollis* in Yugoslavia. *Genetica* 83 (2): 167-170.

Vujošević M, Jojić V, Blagojević J. 2005. Intra individual variation in the number of B chromosomes in the yellow-necked mouse, *Apodemus flavicollis* (Mammalia, Rodentia). *Folia Biologica (Kraków)* 53 (1-2): 75-78.

Vujošević M, Jojić V, Bugarski-Stanojević V, Blagojević J. 2007. Habitat quality and B chromosomes in the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Italian Journal of Zoology* 74 (4): 313-316.

Vujošević M, Radosavljević J, Živković S. 1990. Meiotic behavior of B chromosomes in yellow necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Archives of Biological Science Belgrade* 42 (1-2): 39-42.

Vujošević M, Živković S. 1987. Numerical chromosome polymorphism in *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Mammalia: Rodentia) caused by supernumerary chromosomes. *Acta Veterinaria* 37 (2-3): 115-122.

Vukićević-Radić O, Kataranovski D, Kataranovski M. 2007. First record of *Mastophorus muris* (Gmelin, 1790) (Nematoda: Spiruroidea) in *Mus musculus* from the suburban area of Belgrade, Serbia. *Archives of Biological Science Belgrade* 59 (1): 1P-2P.

Vukićević-Radić O, Matić R, Vujadinović T, Jovanović T, Kataranovski D. 2006. Spatial distribution of *Apodemus flavicollis* and *A. agrarius* in a forest community *Quercetum-petraea* on Mt. Avala (Serbia). *Biotechnology & Biotechnology Equipment* 20 (1): 57-60.

Weischer B, Brown DJF. 2000. An introduction to nematodes: General nematology. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers.

Werren JH, Beukeboom LW. 1998. Sex determination, sex ratios and genetic conflict. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 29 (1): 233-261.

White MJD. 1973. The chromosomes. 6th edition. London, UK: Chapman & Hall.

Wilson K, Bjørnstad ON, Dobson AP, Merler S, Poglayen G, Randolph SE, Read AF, Skorping A. 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. In: Hudson PJ, Rizzoli A, Grenfell BT, Heesterbeek H, Dobson AP, editors. The ecology of wildlife disease. Oxford, UK: Oxford University Press. pp. 6-44.

Wilson K, Grenfell BT, Shaw DJ. 1996. Analysis of aggregated parasite distributions: a comparison of methods. *Functional Ecology* 10 (5): 592-601.

Wójcik JM, Wójcik AM, Macholán M, Piálek J, Zima J. 2004. The mammalian model for population studies of B chromosomes: the wood mouse (*Apodemus*). *Cytogenetic and Genome Research* 106 (2-4): 264-270.

Zaleśny G, Hildebrand J, Paziewska-Hariss A, Behnke JM, Harris PD. 2014. *Heligmosomoides neopolygyrus* Asakawa i Ohbayashi, 1986, a cryptic Asian nematode infecting the striped field mouse *Apodemus agrarius* in Central Europe. *Parasites and Vectors* 7 (457). doi: 10.1186/s13071-014-0457-y.

Zima J, Macholán M. 1995. B chromosomes in the wood mice (genus *Apodemus*). *Acta Theriologica* 40 (S3): 75-86.

Zima J, Piálek J, Macholán M. 2003. Possible heterotic effects of B chromosomes on body mass in a population of *Apodemus flavicollis*. *Canadian Journal of Zoology* 81 (8): 1312-1317.

Zuk M. 2009. The sicker sex. *PLoS Pathogens* 5 (1): e1000267. doi:10.1371/journal.ppat.1000267.

Zuk M, McKean KA. 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology* 26 (10): 1009-1024.

Biografija



Borislav Čabrilo rođen je 18.07.1988. u Novom Sadu, u tadašnjoj SFRJ. Osnovnu školu „Žarko Zrenjanin“ u Novom Sadu pohađao je od 1995. do 2003. a prirodno-matematički smer gimnazije „Jovan Jovanović Zmaj“ u Novom Sadu od 2003. do 2007. godine. Po završetku srednje škole upisuje osnovne studije biologije na Departmanu za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu, koje završava 2011. godine prosekom 9,90. Iste godine upisuje master studije biologije, modul Zoologija, na istom departmanu. Odbranom master rada pod nazivom „Nematofauna glodara (Mammalia, Rodentia) sa Obedske bare“ završava master studije 2012. godine, sa prosekom 10,00. Iste godine upisuje doktorske studije biologije na istom departmanu. Od 2015. godine je zaposlen kao asistent na Katedri za ekologiju Departmana za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu. U nastavi je bio angažovan na predmetima Opšta zoologija, Morfologija i sistematika beskičmenjaka, Biogeografija (Zoogeografija) i Ekologija životinja. U autorstvu ili koautorstvu je publikovao četiri rada u časopisima M20 kategorije, tri rada u časopisima M50 kategorije, te osam saopštenja sa nacionalnih ili međunarodnih naučnih skupova u zbornicima M30 i M60 kategorije. Van naučnog rada, njegovi hobiji su muzika, crtanje i pisanje.

Novi Sad, 19.01.2017.

Borislav Čabrilo

UNIVERZITET U NOVOM SADU
PRIRODNO-MATEMATIČKI FAKULTET

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

Redni broj:

RBR

Identifikacioni broj:

IBR

Tip dokumentacije:

Monografska dokumentacija

TD

Tip zapisa:

Tekstualni štampani materijal

TZ

Vrsta rada:

Doktorska disertacija

VR

Autor:

Borislav Čabrilo

AU

Mentor:

dr Olivera Bjelić Čabrilo, vanredni profesor na Departmanu za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu

MN

Mentor:

dr Vladimir Jovanović, naučni saradnik na Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ Univerziteta u Beogradu

MN

Naslov rada:

Diverzitet faune i ekologija intestinalnih nematoda žutogrla miša (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) na teritoriji Srbije

NR

Jezik publikacije:

srpski/engleski

JP

Jezik izvoda:

srpski/engleski

JI

Zemlja publikovanja:

Republika Srbija

ZP

Uže geografsko područje:

Vojvodina

UGP

Godina:

2017

GO

Izdavač:

Autorski reprint

IZ

Mesto i adresa:

Departman za biologiju i ekologiju, Prirodno-matematički

MA

Fizički opis rada:

fakultet, Trg Dositeja Obradovića 2, Novi Sad

FO

Naučna oblast:

7 poglavlja, 134 stranice, 47 tabela, 27 slika, 170 literaturnih navoda

NO

Naučna disciplina:

Biologija, Ekologija

NO

Predmetna odrednica/ ključne

Zoologija, Parazitologija

ND

reči:

intestinalne nematode, žutogrla miš, prevalenca, abundanca, struktura zajednica, polna struktura, diverzitet, unutrašnji faktori, spoljašnji faktori

PO

UDK

Čuva se:

Biblioteka departmana za biologiju i ekologiju PMF-a u

ČU

Novom Sadu

Važna napomena:

VN

Izvod:

IZ

Nema

Vršeno je istraživanje intestinalnih nematoda žutogrlog miša (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) uzorkovanog sa 18 lokaliteta na teritoriji Srbije, južno od Save i Dunava, sa ciljem proširenja i upotpunjavanja saznanja o ovoj komponenti parazitofaune glodara u ovom delu Evrope. Fauna nematoda crevnog trakta je analizirana sa više aspekata: kvantitativnog, aspekta zajednica, biološkog, aspekta biodiverziteta i aspekta polne strukture. Pored toga, ispitan je uticaj odabranih spoljašnjih i unutrašnjih faktora na prevalencu i abundancu parazitske infekcije.

Zabeleženo je prisustvo devet vrsta intestinalnih nematoda, pri čemu je broj vrsta po lokalitetu varirao od 1 do 7. Ukupna prevalenca infekcije iznosila je 81,6%. Najčešće vrste u uzorku bile su *Heligmosomoides polygyrus* i *Syphacia stroma*, koje su se odlikovale najvišim prevalencama i intenzitetima infekcije. Distribucija nematoda unutar domaćina je bila agregirana. Broj vrsta po domaćinu varirao je od 1 do 5, ali su najzastupljenije bile infekcije jednom ili dvema vrstama. Najčešća kombinacija vrsta bila je *H. polygyrus*-*S. stroma*; međutim, odsustvo podataka iz ranijih istraživanja i adekvatnih polaznih modela sprečava donošenje zaključaka o mogućim interakcijama i asocijacijama između vrsta.

Monoksene nematode su bile brojnije i imale veću prevalencu od heteroksenih nematoda, što oslikava razlike u njihovim životnim ciklusima. Među monoksenim nematodama, geohelminti u užem smislu su se odlikovali najvećim prevalencama, a ageohelminti najvećom abundancom, u skladu sa životnim strategijama koje teže ka disperziji ili akumulaciji. Šenonov indeks diverziteta cele uzoračke populacije iznosio je 1,44 što je visoka vrednost u odnosu na one iz drugih delova Evrope. Nije uočena značajna negativna korelacija između udaljenosti lokaliteta i vrednosti Sorensenovog indeksa, ukazujući da je prostorni faktor značajan u strukturiranju zajednica intestinalnih nematoda i na lokalnom nivou. Odnos polova je bio neravnomeran, uglavnom u korist ženki, u skladu sa podacima drugih autora. Ženke su ujedno bile krupnije od mužjaka, saglasno sa ranijim nalazima za parazitske nematode. Nadmorska visina nije uticala na abundancu intestinalnih nematoda. Pol domaćina je uticao na prevalencu dve vrste: prevalenca *S. stroma* je bila veća kod mužjaka, a prevalenca *Trichuris muris* kod ženki. Kao značajan faktor uticao je na abundancu samo kod vrste *Aonchotheca annulosa*; abundanca ove vrste bila je veća kod mužjaka. Rezultati sugerišu da je uticaj pola domaćina na nivo parazitske infekcije izuzetno kompleksan fenomen. Prevalenca i abundanca infekcije intestinalnim nematodama je bila veća kod domaćina sa B hromozomima. Lokalitet je bio značajan faktor u variranju abundance nematoda. Uzrast i prisustvo drugih vrsta nematoda

su takođe ispoljavali značajan efekat. Povećanje abundance nematoda sa uzrastom se vezuje za dužu izloženost starijih jedinki parazitima. Iako je registrovan uticaj abundance jedne vrste na abudancu druge, on ne predstavlja čvrst dokaz za postojanje interakcija između vrsta.

Datum prihvatanja teme od NN veća:

21.01.2016.

DP

Datum prihvatanja teme od strane Senata:

11.02.2016.

DP

Datum odbrane:

DO

Članovi komisije:

KO

Mentor:

dr Olivera Bjelić Čabrilo, vanredni profesor na Departmanu za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu

Mentor:

dr Vladimir Jovanović, naučni saradnik na Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu

Predsednik:

dr Ester Popović, redovni profesor na Departmanu za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu

Član:

dr Laslo Barši, docent na Departmanu za biologiju i ekologiju Prirodno-matematičkog fakulteta u Novom Sadu

Član:

dr Jelena Blagojević, naučni savetnik na Institutu za biološka istraživanja „Siniša Stanković“ u Beogradu

UNIVERSITY OF NOVI SAD
FACULTY OF SCIENCES

KEY WORDS DOCUMENTATION

Accession number:

ANO

Identification number:

INO

Document type:

Monograph publication

DT

Type of record:

Textual printed material

TR

Content code:

Doctoral dissertation

CC

Author:

Borislav Čabrilo

AU

Mentor:

Olivera Bjelić Čabrilo, PhD, associate professor at the Department of biology and ecology, Faculty of Sciences, Novi Sad

MN

Mentor:

Vladimir Jovanović, PhD, research associate at the Institute for biological research „Siniša Stanković“, University of Belgrade
Diversity and ecology of intestinal nematodes of the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) on the territory of Serbia

MN

Title:

TI

Language of text:

Serbian (Latin)

LT

Language of abstract:

Serbian/English

LA

Country of publication:

Serbia

CP

Locality of publication:

Vojvodina

LP

Publication year:

2017

PY

Publisher:

Author's reprint

PU

Publication place:

Department of Biology and Ecology, Faculty of Sciences, Trg Dositeja Obradovića 2, Novi Sad

PP

Physical description:

7 chapters, 134 pages, 47 tables, 27 figures, 170 references

PD

Scientific field:

Biology, Ecology

SF

Scientific discipline:

Zoology, Parasitology

SD

Subject/ Key words:

intestinal nematodes, yellow-necked mouse, prevalence, abundance, community structure, diversity, sex ratio, intrinsic factors, extrinsic factors

SKW

UC

Holding data:

HD

Note:

N

Abstract:

AB

Library of Department of Biology and Ecology of the Faculty of Sciences, Novi Sad

None

A study of intestinal nematode parasites was conducted on the yellow-necked mouse (*Apodemus flavicollis* Melchior, 1834) sampled from 18 sites from Serbia south of the Sava and Danube rivers. The aim of the study was to broaden and enrich the data on this category of rodent parasites in this part of Europe. The nematode fauna of the gastrointestinal tract was analysed from quantitative, community, biological, biodiversity and sex ratio aspects. In addition, selected extrinsic and intrinsic factors were tested for their influence on the prevalence and abundance of infection.

Nine species of intestinal nematodes were noted, 1 to 7 per site. Total sample prevalence was 81.6%. *Heligmosomoides polygyrus* and *Syphacia stroma* were the most common species, with the highest prevalence and intensity values. Nematodes were aggregated within their hosts. Infracommunity richness varied from 1 to 5, but infections with one or two species were most common. The most frequent combination of species was *H. polygyrus*-*S. stroma*, but in absence of prior research and adequate null models, conclusions of possible interactions and associations between species could not be drawn.

Monoxenous nematodes were more abundant and prevalent than heteroxenous species, reflecting the differences in their life cycles. Of the monoxenous nematodes, geohelminths *sensu stricto* had the highest prevalence values, whereas ageohelminths were most abundant, with respect to their life strategies that favour either dispersal or accumulation. Shannon's diversity index for the total sample was 1.44, a high value compared to those from other European based studies. A significant negative correlation between site distance and Sorensen index values was not found, implying that spatial factors have an important role in structuring intestinal nematode communities on a local scale. Sex ratio was generally female-biased, in agreement with data from other authors. In addition, females were larger than males, congruent with previous findings for parasitic nematodes.

Elevation did not significantly influence intestinal nematode abundance. Host sex influenced the prevalence of two species: for *S. stroma* prevalence was higher in males, and for *Trichuris muris* in females. Influence of host sex on abundance was found only for *Aonchotheca annulosa*, with abundances of this parasite higher in male mice. The results suggest that the effect of host sex on parasite infection levels is a highly complex phenomenon. Infection prevalence and abundance was higher in hosts that carried B chromosomes. Site was a significant factor in explaining variations in nematode abundance. Host

age and presence of other nematode species also exhibited effects. An increase in nematode abundance with host age is explained by prolonged exposure to parasites in older host individuals. Although results indicate that the abundance of one species influences the abundance of another, this is not firm evidence of the existence of species interactions.

Accepted by the Scientific Board:

21.01.2016.

ASB

Accepted by the Senate:

11.02.2016.

AS

Defended on:

DE

Thesis defence board:

DB

Mentor:

Olivera Bjelić Čabrilo, PhD, associate professor at the Department of biology and ecology, Faculty of Sciences, Novi Sad

Mentor:

Vladimir Jovanović, PhD, research associate at the Institute for biological research „Siniša Stanković“, Belgrade

President:

Ester Popović, PhD, full professor at the Department of biology and ecology, Faculty of Sciences, Novi Sad

Member:

Laslo Barši, PhD, assistant professor at the Department of biology and ecology, Faculty of Sciences, Novi Sad

Member:

Jelena Blagojević, PhD, senior research fellow at the Institute for biological research „Siniša Stanković“, Belgrade