

ТИП И ПАРАМЕТРЫ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛИЧИНОК
ОБЫКНОВЕННОГО ПОДКОЖНОГО ОВОДА (*HYRODERMA BOVIS*)
В СТАДАХ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА
В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

К. А. Бреев, Я. К. Минарж

Зоологический институт АН СССР, Ленинград;
Институт паразитологии ЧСАН, Прага

Методом статистического анализа распределений личинок II и III стадий *Hyro* *derma bovis* в 54 стадах (8120 голов) скота из Чехословакии и 20 стадах (1809 голов) из Монголии показано: а) что негативное биномиальное распределение в подавляющем большинстве случаев моделирует распределение личинок с достаточной надежностью; б) что изменчивость параметров распределения независимо от частей ареала овода отличается устойчивостью.

В конце 60-х годов было установлено, что распределение личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота хорошо моделируется негативным биномиальным распределением (Бреев, 1968а). В дальнейшем выяснилось, что такой тип распределения характерен и для нескольких видов паразитических червей, и для личинок и взрослых иксодовых клещей (Crofton, 1971а; Pennycuik, 1971; Бреев, 1972; Мыскин, Окулова, 1972; Anderson, 1974а).

Определение характера связи между процентной долей зараженных животных в популяции хозяина и средней численностью паразита и выяснение закономерности изменчивости экспоненты отрицательного бинома k при разной экстенсивности заражения позволили создать модель распределения личинок подкожных оводов крупного рогатого скота в популяциях хозяина и дать предварительную количественную оценку интенсивности действия факторов, ограничивающих уровень численности оводов (Бреев, 1968б).

Принимая во внимание некоторые теоретические основы негативного бинома, а именно агрегированность, вызываемую случайной изменчивостью вероятности события в пределах определенного множества, и тот факт, что для популяции паразитов в большинстве случаев характерна та или иная степень агрегированности в особях популяции хозяина, можно предполагать, что этот тип распределения найдет широкое применение в паразитологии и, в частности, для математического описания популяционных процессов, обусловленных хозяино-паразитными отношениями. В частности, безвременно скончавшийся д-р Крофтон уже попытался создать на такой основе общую математическую модель хозяино-паразитных отношений (Crofton, 1971б). Его попытка, хотя и чисто гипотетическая, представляет значительный интерес, как один из первых шагов на пути развития математических методов в паразитологии. Позднее этим вопросам были посвящены работы Фрисмана, Гинзбурга и Федорова (1972) и Андерсона (Anderson, 1974б).

Однако главным образом вследствие значительных трудностей в накоплении первичных материалов и крайней бедности паразитологии в сопоставимых количественных данных о численности отдельных видов паразитов подавляющее большинство опубликованных до сих пор работ основано на очень небольших выборках, полученных, как правило, в одной точке ареала вида. Лишь материалы по подкожным оводам крупного рогатого скота были собраны в разных районах на обширной территории Советского Союза, но и они преимущественно включали результаты учетов в пределах Ленинградской обл. (Бреев, 1968а).

Тем более интересно было проверить основные выводы наших исследований на материалах, полученных в таких удаленных друг от друга и резко различающихся по климатическим условиям, по породному составу и условиям содержания скота частях ареала оводов, как Чехословакия и Монголия.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В Чехословацкой Социалистической Республике материалы были собраны на протяжении 1965—1974 гг. во время регулярных обследований скота главным образом в основных очагах заражения скота оводом, сосредоточенных в Словакии. В течение всего периода работы при обследованиях, включавших в общей сложности многие тысячи голов скота, были обнаружены только личинки *Hypoderma bovis*. Более детальные данные об особенностях сроков развития оводов в Чехословакии и о методике учетов опубликованы в статьях Минаржа (Minař, 1970, 1972) и Минаржа с соавт. (Minař, Musil, Tesařík, Zbořil, 1970).

Учеты численности личинок подкожных оводов в Монгольской Народной Республике были проведены Я. Минаржем и Ц. Доржем в 1968 г. Хотя в Монголии обитают оба вида этих паразитов — *H. bovis* и *H. lineatum*, обследование проходило в районах с преобладающей численностью *H. bovis* и в сроки максимального скопления личинок II и III стадий этого вида под кожей спины. Поэтому материалы из Монголии по видовому составу оводов оказались вполне сопоставимыми с данными, полученными в ЧССР и в СССР. Подробные сведения о районах обследования в Монголии, его сроках и методике уже опубликованы (Minař, Dorzh, 1970; Дорж, Минарж, 1971).

Во всех случаях при учетах выделялись следующие возрастные группы скота: телята от 1 до 2 лет, бычки и телки от 2 до 3 лет и взрослые животные от 3 лет и старше. В каждом пункте учета, включавшем обычно одну ферму, подсчет зараженных животных и личинок на каждом из них велся отдельно по каждой возрастной группе, чтобы, насколько возможно, сделать выборки менее гетерогенными и по возрастному составу хозяев, и по условиям их заражения яйцами оводов в предыдущем сезоне.

После первичного упорядочения материала, включавшего составление рядов, ранжированных по численности личинок на одном животном, последующая статистическая обработка для получения обычных показателей и параметров отрицательного биномиального распределения для материалов из Чехословакии и Монголии производилась в Вычислительном центре Чехословацкой Академии наук сотрудником центра К. Фораминеком по программе, специально им составленной на основании данных, приведенных в статье Бреева (1968а).

Общий объем материала характеризуется следующими показателями. В Чехословакии было обследовано 54 стада с общим составом 8120 голов; в Монголии — 20 стад, 1809 голов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Статистические параметры распределения личинок II и III стадий *H. bovis* в обследованных стадах приведены в таблице. Их анализ прежде всего показывает, что оценки надежности исследуемого типа распреде-

Статистические показатели распределения личинок подкожного овода *Hypoderma bovis* в стадах крупного рогатого скота

3 Паразитология, 1, 1978

Место и год обследования скота, возраст животных	№ стада	Количество животных N	Экстенсивность заражения (в %)	Варiances s ²	Параметры негативного биномиального распределения		Хи-кв.-кват-рат χ ²	Число степеней свободы y	Критерий Пирсона P (в интервале)	
					среднее арифметическое M ± m(M)	экспонента k ± m(k)				
Чехословакия										
Наместов 1973	взрослые	64	265	1.89	0.048	0.026 ± 0.013	0.030 ± 0.027	1.647	1	0.10—0.20
Коцань 1973	»	67	80	2.50	0.062	0.038 ± 0.028	0.035 ± 0.046	—	0	—
Пструша 1973	»	66	240	2.50	0.196	0.067 ± 0.029	0.015 ± 0.009	3.337	1	0.05—0.10
Трстена 1973	»	63	307	2.93	0.134	0.052 ± 0.021	0.029 ± 0.016	0.496	1	0.40—0.50
Луков 1973	»	73	110	3.64	0.062	0.046 ± 0.023	0.095 ± 0.12	—	0	—
Важец 1974	»	85	390	4.62	0.141	0.074 ± 0.019	0.056 ± 0.024	0.955	1	0.30—0.40
Буянов 1968	»	7	114	5.26	0.416	0.132 ± 0.060	0.035 ± 0.020	0.038	1	0.80—0.90
Выходна 1972	»	55	382	5.50	0.229	0.097 ± 0.024	0.057 ± 0.021	0.191	1	0.60—0.70
Стожок 1973	»	68	69	5.80	0.097	0.072 ± 0.038	0.16 ± 0.21	—	0	—
Зволенска Слатина 1972	»	40	226	6.64	0.143	0.088 ± 0.025	0.14 ± 0.08	1.912	1	0.10—0.20
Прибылина 1972	»	52	307	6.84	0.196	0.101 ± 0.025	0.105 ± 0.046	1.760	1	0.10—0.20
Тялешово 1973	»	65	165	7.27	0.470	0.151 ± 0.053	0.060 ± 0.027	0.216	1	0.60—0.70
Сухдол 1968	»	3	82	7.32	0.247	0.110 ± 0.055	0.106 ± 0.086	1.482	1	0.20—0.30
Хневанов 1968	»	2	72	8.33	0.224	0.125 ± 0.056	0.127 ± 0.107	0.187	1	0.60—0.70
Скоронице 1968	»	12	96	8.33	0.258	0.125 ± 0.052	0.125 ± 0.088	0.246	1	0.60—0.70
Прибылина 1974	»	79	360	9.44	0.533	0.181 ± 0.038	0.090 ± 0.025	0.401	2	0.80—0.90
Липтовски Ян 1971	»	15	101	9.90	0.532	0.218 ± 0.072	0.082 ± 0.040	3.746	1	0.05—0.10
Выходна 1974	»	86	440	10.91	1.353	0.309 ± 0.055	0.067 ± 0.014	1.522	3	0.60—0.70
Малонты 1968	»	6	92	11.96	0.385	0.206 ± 0.065	0.149 ± 0.083	1.768	1	0.10—0.20
Мокролуг 1973	»	72	66	13.64	1.220	0.364 ± 0.136	0.094 ± 0.046	0.870	1	0.30—0.40
Важец 1972	»	50	470	14.68	0.637	0.253 ± 0.037	0.179 ± 0.040	2.666	3	0.40—0.50
Желовце 1971	»	4	100	15.00	1.450	0.380 ± 0.120	0.107 ± 0.041	1.040	1	0.30—0.40
Липтовски Ян 1973	»	62	80	15.00	1.534	0.400 ± 0.138	0.104 ± 0.044	0.965	1	0.30—0.40
Зволенска Слатина 1972	1—2 года	39	85	16.47	0.543	0.294 ± 0.080	0.212 ± 0.109	2.146	1	0.10—0.20
Клокоч 1972	взрослые	47	116	17.24	0.319	0.233 ± 0.052	0.507 ± 0.362	0.709	1	0.30—0.40
Михнице 1968	»	1	52	19.23	0.656	0.327 ± 0.112	0.273 ± 0.172	0.095	1	0.70—0.80
Вавришово 1973	»	59	124	19.35	15.45	1.306 ± 0.353	0.076 ± 0.019	3.376	2	0.10—0.20
Важец 1973	»	76	443	19.86	2.649	0.591 ± 0.077	0.131 ± 0.020	4.398	5	0.40—0.50
Криво 1972	2—3 года	44	73	20.55	0.519	0.301 ± 0.084	0.432 ± 0.277	0.513	1	0.40—0.50
Хинцовце 1973	взрослые	74	61	21.31	1.186	0.459 ± 0.139	0.210 ± 0.100	0.302	1	0.50—0.60
Выходна 1973	»	77	429	22.38	10.24	1.005 ± 0.154	0.110 ± 0.015	5.810	7	0.50—0.60
Стожок 1972	»	43	50	24.00	0.602	0.360 ± 0.110	0.533 ± 0.404	0.181	1	0.60—0.70
Ямник 1973	»	61	156	26.28	5.291	0.865 ± 0.184	0.170 ± 0.038	2.146	3	0.50—0.60
Клокоч 1973	»	69	100	27.00	2.744	0.770 ± 0.166	0.208 ± 0.062	2.384	2	0.30—0.40
Рейдова 1973	»	71	178	28.09	4.359	0.770 ± 0.156	0.213 ± 0.046	1.597	4	0.80—0.90
Выходна 1972	2—3 года	54	134	37.31	12.51	1.701 ± 0.306	0.216 ± 0.043	2.002	5	0.80—0.90
Захорце 1971	взрослые	14	100	41.00	6.454	1.480 ± 0.254	0.316 ± 0.076	4.261	4	0.30—0.40

Продолжение

Место и год обследования скота, возраст животных	№ стада	Количество животных N	Экстенсивность заражения (в %)	Варианса s^2	Параметры негативного биномиального распределения		Хи-квад- рат χ^2	Число степеней свободы ν	Критерий Пирсона P (в интервале)
					среднее арифме- тическое $M \pm m(M)$	экспонента $k \pm m(k)$			
Выходна 1973 3 года	78	44	45.45	33.08	2.614+0.861	0.257+0.076	4.095	2	0.10—0.20
Похорска Нова Вес 1968 2 »	13	46	45.65	2.444	1.000+0.230	0.694+0.295	0.604	2	0.70—0.80
Стожок 1972 1—1.5 »	41	42	47.62	8.681	2.048+0.454	0.366+0.122	3.483	2	0.10—0.20
Клокоч 1974 2—3 »	82	72	52.78	9.019	2.097+0.354	0.473+0.124	6.950	4	0.10—0.20
Немешаны 1973 взрослые	75	103	57.28	5.431	1.631+0.230	0.701+0.170	2.345	4	0.60—0.70
Кржиштанов 1970 2 года	18	41	58.54	11.16	2.512+0.522	0.558+0.179	1.952	2	0.30—0.40
Рейдова 1973 3 »	70	53	60.38	4.716	1.509+0.298	0.861+0.306	1.408	2	0.40—0.50
Прибылина 1974 3 »	80	57	61.40	44.38	5.158+0.882	0.400+0.094	6.822	4	0.10—0.20
Клокоч 1972 2—3 »	46	30	73.33	31.86	4.73+1.05	0.618+0.196	0.303	2	0.80—0.90
Выходна 1975 3 »	93	97	75.23	17.09	4.03+0.42	0.897+0.178	5.765	7	0.50—0.60
Важец 1975 3 »	90	144	77.78	14.15	3.47+0.31	1.095+0.188	6.110	8	0.60—0.70
Важец 1972 2—3 »	49	169	80.47	121.73	8.12+0.85	0.557+0.069	21.32	15	0.10—0.20
Велки Кртыш 1971 2 »	16	94	84.04	103.82	8.80+1.05	0.739+0.121	3.022	10	0.90—0.99
Гневанов 1965 2—3 »	17	53	84.91	13.39	3.73+0.50	1.368+0.433	4.365	5	0.40—0.50
Выходна 1972 1—1.5 »	53	91	91.21	86.59	10.79+0.97	1.200+0.220	15.27	12	0.20—0.30
Выходна 1974 2—3 »	87	229	100.00	45.07	10.72+0.44	3.081+0.286	21.38	20	0.30—0.40
Важец 1972 1—1.5 »	48	40	100.00	295.8	22.30+2.72	1.672+0.331	1.896	4	0.70—0.80
Монголия, 1968 г.									
Гацурт взрослые	5	65	30.77	1.899	0.769+0.171	0.314+0.124	3.818	1	0.05—0.10
Гацурт »	19	54	38.89	8.413	1.241+0.395	0.293+0.097	0.518	2	0.70—0.80
Халхин-Гол »	10	159	40.88	5.437	1.434+0.185	0.333+0.064	14.87	5	0.010—0.025
Хелен-Буйр »	11	143	53.85	3.780	1.357+0.163	0.762+0.181	6.144	4	0.10—0.20
Мунгун-Морьт »	36	100	81.00	229.39	10.62+1.51	0.557+0.086	14.51	11	0.20—0.30
Умнэ-Дэлгэр »	37	102	81.37	144.43	8.28+1.19	0.601+0.086	13.24	10	0.20—0.30
Умнэ-Дэлгэр 2—3 года	33	53	86.79	354.55	13.60+2.59	0.53+0.10	8.532	6	0.20—0.30
Дадал взрослые	23	100	90.00	104.47	8.49+1.02	0.864+0.133	21.34	12	0.025—0.050
Баян-Дзурх »	9	74	90.54	11.75	3.97+0.40	2.064+0.512	6.081	7	0.50—0.60
Халхин-Гол 2—3 года	25	82	92.68	61.66	9.27+0.87	1.501+0.286	9.022	10	0.50—0.60
Дадал 2—3 »	34	85	94.12	1361.7	38.6+4.00	0.729+0.108	11.87	12	0.40—0.50
Гацурт 2—3 »	35	49	97.96	227.0	14.20+2.15	1.20+0.25	25.17	6	< 0.0005
Хелен-Буйр 1 год	24	95	100.00	43.40	14.45+0.68	6.77+0.81	13.71	12	0.30—0.40
Халхин-Гол 1 »	8	116	100.00	106.7	20.02+0.95	4.27+0.40	17.63	13	0.10—0.20
Гацурт 1 »	31	41	100.00	562.2	28.39+3.70	1.25+0.29	10.54	5	0.05—0.10
Дадал 1 »	29	108	100.00	385.5	30.75+1.89	2.00+0.29	36.14	15	0.001—0.005
Гацурт 1 »	32	127	100.00	725.1	39.80+2.39	2.01+0.13	27.65	19	0.05—0.10
Мунгун-Морьт 1 »	27	55	100.00	406.5	40.29+2.72	4.40+1.15	11.26	7	0.10—0.20
Баян-Дзурх 1 »	30	99	100.00	643.8	51.20+2.55	3.62+0.20	16.02	15	0.30—0.40
Мунгун-Морьт 1 »	28	102	100.00	681.1	51.57+2.58	3.11+0.45	21.41	16	0.10—0.20

ления в подавляющем большинстве случаев достаточно высоки. Они определяются по вероятностям случайного характера имевшихся расхождений между теоретически вычисленными и фактически наблюдаемыми рядами распределений в отдельных стадах (критерий Пирсона). Данные из Чехословакии свидетельствуют, что в 51 случае соответствующие показатели всегда превышали обычный уровень значимости ($P > 5\%$),¹ лишь в двух случаях находились в интервале от 5% до 10% и в 38 случаях превышали 20%. Монгольские материалы в этом отношении более разнородны (в 4 случаях из 20 $P < 5\%$), что связано с большими трудностями ведения точных учетов численности личинок в условиях кочевого хозяйства, но и там в 8 случаях $P > 20\%$. Таким образом, мы получили новое подтверждение, что негативное биномиальное распределение представляет достаточно надежную логическую структуру для моделирования распределения личинок подкожных оводов крупного рогатого скота в популяциях их хозяев.

Посмотрим теперь, каковы пределы изменчивости основных параметров распределения — средней численности личинок на 1 голову в стаде (M) и экспоненты распределения (k) в разных частях ареала, включая и ранее опубликованные данные по Советскому Союзу, где было исследовано 48 стад, 8399 голов скота (Бреев, 1968а). В ЧССР величина M в отдельных стадах варьировала в пределах от 0.03 до 22.30; в МНР — от 0.77 до 51.57; в СССР — от 0.05 до 9.88. Соответствующие величины для k : ЧССР — от 0.02 ± 0.01 до 3.08 ± 0.29 ; МНР — от 0.29 ± 0.10 до 6.77 ± 0.81 ; СССР — от 0.07 ± 0.06 до 2.63 ± 0.74 .

Мы видим, что величины минимальной средней численности, особенно в СССР и в ЧССР, мало отличаются друг от друга, но максимальное заражение было резко различным. Объясняется это тем, что возрастной состав обследованных стад в разных странах был не полностью идентичен. В материалах из СССР практически отсутствовали учеты заражения молодняка возрастом 1 год, в ЧССР было 2 стада такого возраста, а в МНР — 8. Именно эти стада и дали наиболее высокие показатели численности личинок оводов, что и следовало ожидать, так как давно известно резкое снижение заражения животных личинками II и III стадий подкожных оводов по мере увеличения возраста хозяев.

Несмотря на значительные различия в максимальных показателях численности личинок, величины экспоненты распределения k варьировали в значительно более узких и более сходных между собой пределах. Материалы из СССР и ЧССР в этом отношении оказались вообще однородными, так как имеющиеся различия не выходят за пределы случайных ошибок. В монгольских материалах максимальные значения k также обычно не превышают 3—4 (см. таблицу), т. е. близки к отмеченным в ЧССР и СССР, и лишь в одном случае, в стаде годовалого молодняка, k оказалось почти вдвое больше — 6.77. Последнее свидетельствует о тенденции к более равномерному распределению паразитов в популяции хозяина при наличии более сильного заражения, связанного с отсутствием возрастного иммунитета.

Если взять теперь результаты анализа в целом, то и показатели средней численности личинок овода и основного параметра, определяющего характер их распределения в популяциях хозяина, в далеко удаленных друг от друга и резко различающихся по климатическим условиям частях ареала оказались достаточно устойчивыми. Последнее свидетельствует в пользу высказанного нами предположения, что тип и параметры распределения паразитов в популяциях хозяина являются наиболее общим статистическим выражением определенного типа хозяино-паразитных отношений (Бреев, 1968б).

¹ В 3 случаях (стада №№ 67, 68, 73) критерий Пирсона не мог быть определен из-за отсутствия степеней свободы, что связано с очень слабым заражением. Подробнее эти вопросы рассмотрены в брошюре Бреева (1972, с. 15—17).

Однако для более детальной проверки такого заключения необходим анализ не только самих по себе параметров распределения и пределов их изменчивости, но и закономерности этой изменчивости при возрастании заражения. Такой анализ требует особых статистических методов и потому выходит за ограниченные рамки настоящей статьи и заслуживает отдельного сообщения.

Л и т е р а т у р а

- Б р е е в К. А. 1968а. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. I. Негативное биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов. *Паразитолог.*, 2 (4) : 322—333.
- Б р е е в К. А. 1968б. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. II. Экспонента негативного биномиального распределения как мера дисперсии заражения животных оводами. *Паразитолог.*, 2 (5) : 381—394.
- Б р е е в К. А. 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. *Методы паразитологических исследований*, 6 : 1—70, «Наука».
- Д о р ж Ц., М и н а р ж Я. 1971. Подкожные овода крупного рогатого скота в Монгольской Народной Республике. *Паразитолог.*, 5 (1) : 26—32.
- М ы с к и н А. А., О к у л о в а Н. М. 1972. Анализ распределения теплокровных хозяев и паразитов — переносчиков в природном очаге. Инст. полимиелита и вирус. энцефалитов АМН СССР. Тр. инст., 20 : 157—168.
- Ф р и с м а н Е. Я., Г и н з б у р г Э. Х., Ф е д о р о в К. П. 1972. Стохастическая модель гельминтологического заражения. Сообщение I. Построение модели. *Паразитолог.*, 6 (5) : 408—415.
- A n d e r s o n R. M. 1974a. Population dynamics of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.). *J. anim. ecology*, 43 (2) : 305—321.
- A n d e r s o n R. M. 1974b. Mathematical model of host-helminth parasite interaction. *Ecological stability* (Ed. Usher M. B. a. Williamson M. H.), Chapman a. Hall Ltd. : 43—69.
- C r o f t o n H. D. 1971a. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, 62 (2) : 179—193.
- C r o f t o n H. D. 1971b. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, 63 (3) : 343—364.
- M i n a ř J. 1970. Hypodermatosa skotu na středním Slovensku. Informačné zprávy Vysoké školy poľnohospodárskej v Nitre. *Biologické základy hospodárstva*, 8 : 215—218.
- M i n a ř J. 1972. Experiences with the control of bovine hypodermatosis. *Wiadomości parasitologiczne*, 18 (4—6) : 635—637.
- M i n a ř J., D o r z h C. 1970. Cattle warble-flies (Diptera, Hypodermatidae) in Mongolia. *Folia parasitologica* (Praha), 17 : 91—92.
- M i n a ř J., M u s i l J., T e s a ř í k L., Z b o ř í l V. 1970. Tlumení střechovitosti skotu v šumavské pastevní oblasti *Hypocidem*, *Veter. medicina*, 15 : 287—296.
- P e n n y c u i c k L. 1971. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution. *Parasitology*, 63 (3) : 389—406.

TYPE AND PARAMETERS OF THE DISTRIBUTION OF HYPODERMA BOVIS LARVAE IN HERDS OF THE CATTLE IN VARIOUS PARTS OF THE AREA

K. A. Breyev, Ja. K. Minarzh

S U M M A R Y

The method of statistical analysis of the distribution of the 2nd and 3d instar larvae of *Hypoderma bovis* in 54 herds (8120 heads) of cattle from Czechoslovakia and in 20 herds (1809 heads) from Mongolia has shown that in most cases the negative binomial distribution models the distribution of larvae with sufficient reliability and that the variability in parameters of the distribution is stable independent on the parts of the area.