

СТОХАСТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ГЕЛЬМИНТОЛОГИЧЕСКОГО ЗАРАЖЕНИЯ

II. ПРИЛОЖЕНИЕ МОДЕЛИ

Е. Я. Фрисман, Э. Х. Гинзбург и К. П. Федоров

Институт цитологии и генетики СО АН УССР
и Биологический Институт СО АН СССР

В статье сравниваются эмпирические частотные распределения хозяев по числу гельминтов с теоретическим негативным биномиальным распределением. Хорошее соответствие наблюдается в случае заражения домовых мышей цестодой *Hymenolepis fraterna* и полевок нематодой *Heligmosomum costellatum*. Дается теоретическое обоснование справедливости условий и выводов модели в пределах определенного диапазона интенсивности инвазии.

ВВЕДЕНИЕ

В сообщении I нами были рассмотрены несколько гельминтологических процессов, из которых каждый характеризуется своей константой: а) выделение яиц взрослыми гельминтами, ω — коэффициент яйцепroduкции, т. е. вероятность того, что один гельминт выделит одно яйцо в единицу времени; б) развитие яиц до взрослой стадии, h — доля яиц, осуществивших этот процесс; в) эмиграция; г) заражение хозяина инвазионной формой этого гельминта из внешней среды, θ — коэффициент первичного заражения, вероятность заражения хозяина одной личинкой в единицу времени; д) развитие промежуточной стадии гельминта до взрослой, η — доля инвазионных личинок, осуществивших этот процесс; е) эмиграция (гибель) взрослых гельминтов, τ — коэффициент эмиграции, т. е. вероятность эмиграции (гибели) одного гельминта в единицу времени; ж) эмиграция инвазионных личинок. Предполагается, что все эти процессы являются стохастическими. На этом основании построена математическая модель и показано, что при условии $\lambda = \omega h < \tau$ модель приводит к появлению отрицательного биномиального распределения животных-хозяев по числу найденных у них гельминтов при вскрытии. Именно это распределение достаточно часто наблюдается исследователями в природных популяциях. Если же $\lambda = \tau$ или $\lambda = 0$, то следует ожидать, что распределение будет соответствовать пуассоновскому (Фрисман, Гинзбург и Федоров, 1972).

Настоящая работа представляет собой попытку проиллюстрировать справедливость построенной нами модели для тех случаев, когда наблюдается отрицательное биномиальное распределение и проанализировать с точки зрения модели причины, приводящие к случаям, отличающимся от отрицательной биномиальности.

Прочие типы распределений (в том числе и пуассоновское) в настоящей работе не рассматриваются.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Иллюстративным материалом нам послужили выборки, отражающие интенсивность инвазии ленточными и круглыми червями трех популяций мышевидных грызунов, добытых в двух далеко отстоящих друг от друга

районах Советского Союза. В частности, были использованы показатели зараженности домовых мышей цестодой *Hymenolepis fraterna*, красных и красно-серых полевков — цестодой *Hymenolepis horrida* и нематодой *Heligmosomum costellatum*.

Домовые мыши добывались в степных биотопах и населенных пунктах в Карасукском районе Новосибирской области в течение трех полевых сезонов 1967—1969 гг. Для отлова зверьков использовались плашки Геро. Красные и красно-серые полевки добывались тем же способом в Средне-Колымском районе Якутской АССР в течение одного полевого сезона 1962 г. Все животные были подвергнуты полному гельминтологическому исследованию по общепринятой методике. Во всех случаях выборки представляют собой смешанные группы разновозрастных и разнополых особей. Мы не исследовали влияние половозрастных особенностей в каждой из рассмотренных групп на интенсивность инвазии. В литературе этот вопрос также освещен недостаточно; поэтому мы не учитывали в нашей работе значение пола и возраста хозяина. Этот вопрос требует специального изучения.

Точечные оценки параметров отрицательного биномиального распределения (p и r) определялись по методике, изложенной в работах Блисса и Фишера (Bliss и Fisher, 1953) и Бреева (1968). Параметр r оценивался по методу пропорции нулевого члена:

$$r = \frac{\lg \frac{N}{f_0}}{\lg \left(1 - \frac{\mu}{r}\right)},$$

где f_0 — количество незараженных животных, а N — общее число исследованных. Второй параметр определялся формулой:

$$p = \frac{r}{\mu + r}.$$

Оценка для μ определялась как среднее арифметическое значение числа гельминтов у одного хозяина. По этим параметрам (p и r) строилось теоретическое распределение. Методом χ^2 проверялось, имеется ли противоречие между предложенной моделью и эмпирическими данными.

В связи с тем что целью настоящей работы является только проверка факта соответствия эмпирического распределения хозяев по числу найденных у них гельминтов теоретическому отрицательному биномиальному распределению, метод определения параметров последнего существенного значения не имеет. Поэтому, несмотря на то что метод пропорции нулевого члена может давать смещенную оценку параметра, если доказано требуемое соответствие, то модель считается справедливой независимо от точного значения параметров распределения.

Цестода *Hymenolepis fraterna* у домашней мыши

Биология этого вида изучена достаточно хорошо (Гаркави и Глебова, 1957; Гаркави, 1958). Этот гельминт отличается следующими особенностями. Взрослые черви паразитируют в тонком кишечнике. Онкосферы, вышедшие из яиц, выделенных гельминтами, внедряются в слизистую оболочку ворсинок кишечника, где претерпевают метаморфоз до цистицеркозной стадии. Цистицерки, выпав в просвет кишечника, развиваются там до взрослой стадии.

По схеме, предложенной в сообщении I, таким образом реализуется пункт «е». Если предположить, что число яиц пропорционально числу взрослых гельминтов; число онкосфер пропорционально числу яиц; число развившихся личинок пропорционально числу онкосфер; число взрослых гельминтов пропорционально числу сформировавшихся цистицерков, то можно показать, что развитие этого вида осуществляется по

предложенной в предыдущем сообщении схеме. Часть яиц выносятся наружу с фекалиями, что, таким образом, соответствует пункту «в» модели об эмиграции яиц. Заражение извне может осуществляться двумя способами: либо яйца с созревшими в них онкосферами попадают в организм хозяина вместе с кормом непосредственно из зараженных фекалий, либо паразиты совершают часть своего жизненного цикла до цистицеркозной стадии в организме промежуточного хозяина (насекомые), и тогда зараже-

Т а б л и ц а 1

Частотное распределение мышей по числу найденных у них цестод *Hymenolepis fraterna*

Число гельминтов	Эмпирическая частота	Теоретическая частота
0	57	56.95
1	10	9.43
2	7	4.68
3	3	2.84
Более 3	4	7.1

ние происходит в результате поедания хозяином инвазированного насекомого. Оба эти способа соответствуют пункту «г» модели. В дальнейшем яйца цестод, попавшие в организм хозяина вместе с пищей и цистицерки из насекомых, развиваются до взрослой стадии — пункт «д» модели или покидают (гибнут) организм хозяина — пункт «ж». Наконец, можно предположить, что часть взрослых цестод покидает организм хозяина (например, вследствие естественного отмирания) и тогда имеет место пункт «е» нашей модели.¹

Таким образом, как видно из вышеизложенного, биология цестоды *Hymenolepis fraterna* не противоречит условиям модели. Сравнение частотных распределений экспериментального и теоретического показывает, что распределение хозяев по числу найденных в них цестод не противоречит гипотезе об отрицательном биномиальном распределении, что видно из табл. 1. Подобный результат можно ожидать также в случае заражения людей карликовым цепнем *Hymenolepis nana* (Дорель, 1947) и мышей — *Hymenolepis diminuta*. Оба эти вида в биологическом отношении идентичны *H. fraterna* и потому должны полностью соответствовать модели.

Нематода *Heligmosomum costellatum* у красных и красно-серых полевков из Средне-Колымского района ЯАССР

Кроме случаев, когда развитие паразитов осуществляется внутри организма хозяина, отрицательно-биномиальное распределение хозяев по числу найденных у них гельминтов может наблюдаться также и тогда, когда часть цикла развития паразита протекает вне организма дефинитивного хозяина — во внешней среде. Часть вынесенных во внешнюю среду яиц по завершению процесса развития до стадии инвазионной личинки возвращается в организм того же хозяина, хотя и в новой форме; при этом предполагается, что число инвазионных личинок пропорционально общему числу выделенных яиц гельминтами этого животного. Непременным условием такого случая должно быть экологически и этологически обусловленное совмещение мест обитания хозяина и инкубации гельминтов.

В качестве примера такого рода мы рассматриваем нематоду *Heligmosomum costellatum* — паразита тонкого кишечника красной и красно-серой полевков, добытых в Средне-Колымском районе Якутской АССР.

¹ Учитывая некоторые погрешности в методике получения авторами исходных данных, редакция считает необходимым отметить следующее. Обсуждая приводимый фактический материал как доказательство справедливости предложенной модели, авторы фактически делают еще три очень существенных допущений, а именно, что характер распределения численности изучаемых видов паразитов в популяциях их хозяев не зависит от состава исследуемых выборок особей хозяина: по возрасту, по полу, по принадлежности отдельных особей к одной или разным популяциям.

В Якутии этот вид является фоновым для ряда полевков (Губанов и Федоров, 1970).

Биологический цикл *Heligmosomum costellatum* мы исследовали в 1962 г. Установлено, что эта нематода является геогельминтом. Ее биологический цикл совершается без участия промежуточного хозяина. Таким образом, первым обязательным условием для развития паразита является вынос яиц из организма хозяина — пункт «а» в предложенной нами схеме. Оптимальной средой для развития яиц является влажная почва, лесная подстилка. Здесь из них выходят личинки I стадии, которые претерпевают необходимый морфогенез, трижды линяют, превращаясь за 25—30 дней в инвазионную личинку. Экспериментально установлено, что активность и выживаемость свободноживущих форм личинок нематод находится в прямой зависимости от условий влажности и температуры среды. При оптимальных условиях они совершают вертикальную и горизонтальную миграции; при этом нередко забираются на растения и поедаются полевками вместе с последними. Важно отметить, что полевкам свойственно придерживаться некоторого индивидуального участка (Штильмарк, 1961; Никитина и Меркова, 1963; Никитина, 1964). На основании вышеизложенного можно сделать следующие предположения: число яиц, выделяемых нематодами, пропорционально числу взрослых гельминтов; подавляющее большинство яиц рассеивается в пределах индивидуального участка хозяина; число инвазионных личинок пропорционально числу рассеянных яиц; число инвазионных личинок, попавших в организм хозяина, пропорционально общему числу инвазионных личинок, развившихся в пределах индивидуального участка хозяина; число взрослых гельминтов, развившихся из инвазионных личинок в организме хозяина, пропорционально числу проникших личинок. Если все эти предположения верны, то реализуется пункт «б» нашей модели. Часть яиц и личинок гибнет, некоторая часть инвазионных личинок по той или иной причине оказывается недоступной для хозяина и не попадает в его организм — все это в целом может быть объединено под общим условным названием «миграция яиц», которое мы употребили, введя пункт «в» нашей модели в первом сообщении. При условии наличия индивидуального участка у данной особи хозяина в естественной обстановке чаще всего заражение осуществляется инвазионными личинками из яиц, рассеянных этим же зверьком. Кроме того, заражение может происходить личинками, рассеянными зверьками-мигрантами из соседних или дальних индивидуальных участков. Первичное заражение молодых осуществляется личинками, рассеянными родителями на семейных участках и пришельцами из соседних. Кроме того, не исключена, хотя и мало вероятна, возможность заражения гельминтами на соседних участках. Таким образом, в рассматриваемом примере всегда имеется возможность инвазии гельминтами стороннего происхождения, как это нами предусматривалось в пункте «г» модели. Процессы, описанные в пунктах «е» и «ж», очевидно, одинаковы и у *Heligmosomum costellatum*, и у *Hymenolepis fraterna*. Итак, из изложенного можно увидеть, что условия модели не противоречат биологии *H. costellatum*.

Экспериментальное частотное распределение хозяев по числу найденных у них гельминтов, приведенное в табл. 2, удовлетворительно согласуется с построенным отрицательным биномиальным распределением.

Таким образом, в пределах точности проведенного исследования у нас имеются основания заключить, что в случае инвазии красных поле-

Таблица 2

Частотное распределение красных полевков по числу найденных у них нематод *Heligmosomum costellatum*

Число гельминтов	Эмпирические частоты	Теоретические частоты
0	122	121.89
1	62	47.42
2	23	28.2
3	16	18.66
4—8	27	29.21
Более 6	17	21.68

вок нематодой *H. costellatum* предложенные нами механизмы заражения справедливы.

Точечные оценки параметров теоретического распределения: $r=0.466$, $p=0.20$; значение критерия $\chi^2=7.0$; табличное значение $\chi^2=7.8$ для числа степеней свободы, равного 3 при $P=0.95$. Было бы неверно рассматривать только такие случаи, когда наблюдается хорошее согласие эмпирического и теоретического отрицательно-биномиального распределений. Во-первых, потому, что число таких случаев достаточно велико и привлекает внимание многих исследователей (Crofton, 1971; Pennicuick, 1971; Бреев, 1972), во-вторых, потому, что при исследовании случаев, когда такое согласие выражено плохо или отсутствует совсем, удается найти тонкие места в модели, причины ее неадекватности и указать границы ее использования. Вот почему мы считаем полезным и необходимым наряду с рассмотрением случаев, показывающих хорошее согласие эмпирического и теоретического распределений, остановиться на некоторых случаях, когда наши предположения оказываются несправедливыми, и их проанализировать.

Цестода *Hymenolepis horrida* у красных и красно-серых полевков Якутии

Биологический цикл этого гельминта неизвестен. Однако, учитывая то, что в эксперименте не удается получить заражение путем прямого скармливания яиц паразитов подопытным животным (белые мыши), можно предположить, что это биогельминт, в цикле которого необходим промежуточный хозяин. Вероятнее всего, роль последних выполняют какие-то почвенные беспозвоночные (клещи, бескрылые насекомые), имеющие ограниченную площадь обитания. Аутоинвазия типа *Hymenolepis fraterna* и *Hymenolepis nana* исключена.

В целях определения механизма заражения полевков цестодой *Hymenolepis horrida* сделаем следующие предположения: число яиц, выделенных гельминтами, паразитирующими внутри хозяина, пропорционально общему числу гельминтов; подавляющее большинство яиц рассеивается в пределах индивидуального участка хозяина; число яиц, попавших в организм промежуточного хозяина, пропорционально общему числу яиц, рассеянных в среде; для промежуточных хозяев, зараженных личиночными формами этого вида, мы выдвигаем те же предположения, какие были сделаны нами для инвазионных личинок нематод *Heligmosomum costellatum* из предыдущего примера. Если все предположения справедливы, то, по-видимому, все процессы, связанные с заражением хозяев цестодой *Hymenolepis horrida*, не должны значительно отличаться от предыдущих примеров. Однако сравнение эмпирических частотных распределений полевков по числу найденных у них ленточных червей с теоретическими не показывает удовлетворительного согласия. В этом легко убедиться по материалам табл. 3 и 4.

Таблица 3

Частотное распределение красных полевков по числу найденных у них цестод *Hymenolepis horrida*

Число гельминтов	Эмпирические частоты	Теоретические частоты
0	132	131.95
1	88	68.54
2	27	35.11
3	10	17.78
Более 3	10	13.62

Таблица 4

Частотное распределение красно-серых полевков по числу найденных у них цестод *Hymenolepis horrida*

Число гельминтов	Эмпирическая частота	Теоретическая частота
0	191	190.85
1	24	15.62
2	4	6.88
3	3	3.87
Более 3	3	8.19

Точечные оценки параметров теоретического распределения (табл. 3): $p=0.519$, $r=1.073$. Значение критерия $\chi^2=11.5$; табличное значение критерия χ^2 при двух степенях свободы и $P=0.95$ равно 6.0.

Точечные оценки параметров теоретического распределения (табл. 4): $p=0.20$, $r=0.102$; эмпирическое значение критерия $\chi^2=8.9$; табличное значение χ^2 при двух степенях свободы и $P=0.95$ равно 6.0. В целях анализа причин такого несоответствия мы приводим более подробные данные (табл. 5), из которой видно, что у обоих видов исследованных нами полевок большая часть популяции заражена сравнительно небольшим числом гельминтов: от 1 до 12 и от 1 до 8 на одно животное. В то же время имеются по одному экземпляру зверьков, зараженных большим количеством цестод: у красной полевки — 38, у красно-серой — 34 паразита. Такое явление встречается не только в случае с *Hymenolepis horrida*, но и другими видами гельминтов.

Нетрудно увидеть, что основной причиной возрастания критерия, приводящего к отвержению гипотезы о справедливости построенной нами модели, является наличие именно этих гиперинвазированных особей. В табл. 6 приведены в сравнении эмпирические частоты рассматриваемых полевок по числу найденных у них гельминтов и теоретические отрицательно-биномиальные распределения без учета гиперинвазированных особей. Эти материалы показывают, что если в исследуемой выборке не учитывать гиперинвазированных особей, то распределение остальных согласуется с исследуемой моделью негативно-биномиального распределения.

Т а б л и ц а 5

Полные частотные распределения полевок по числу найденных у них цестод *Hymenolepis horrida*

Число гельминтов	Эмпирические частоты красных полевок	Эмпирические частоты красно-серых полевок
0	132	191
1	88	24
2	27	4
3	10	3
4	4	0
5	1	0
6	0	1
7	0	1
8	0	0
9	2	0
10	0	0
11	1	0
12	1	0
13	0	0
14—33	0	0
34	1	0
35	0	0
36	0	0
37	0	0
38	0	1

Т а б л и ц а 6

Сравнение эмпирических и теоретических частотных распределений красных и красно-серых полевок по числу найденных у них цестод *Hymenolepis horrida* без учета гиперинвазированных особей

Число гельминтов	Красные полевки		Красно-серые полевки	
	эмпирические частоты	теоретические частоты	эмпирические частоты	теоретические частоты
0	132	131.96	191	190.88
1	88	75.86	24	21.19
2	27	34.55	4	6.9
3	10	14.52	3	3.36
Более 3	9	9.52	2	1.57

Значения критерия χ^2

	Красные полевки	Красно-серые полевки
Эмпирическое	5.1	1.7
Критическое при $P=0.95$. .	6.0	6.0

Можно привести три возможных объяснения причины того, что включение в выборку гиперинвазированных особей приводит к расхождению эмпирического распределения с отрицательно-биномиальным.

1. Степень поражения животных может в значительной мере зависеть от такого чисто экологического фактора, как степень насыщенности среды инвазионными формами гельминтов. Если предположить, что существует некоторая неоднородность индивидуальных участков, заселенных хозяевами, то можно ожидать разной зараженности для разных особей хозяев; при этом такое разнообразие в степени поражения нельзя отнести к категории случайных. Поэтому в рассматриваемой нами модели коэффициент первичного заражения θ нельзя считать постоянным для всех особей изучаемой популяции. Переменные значения этого коэффициента меняют выводы модели, и отрицательное биномиальное распределение животных по числу найденных гельминтов не получается. Если же исключаются гиперинвазированные особи, то в пределах точности проведенного исследования для остальных можно допустить величину θ постоянной, что и приводит к справедливости рассматриваемой модели.

2. При построении модели одно из основных предположений состоит в том, что коэффициент яйцепродукции гельминтов ω одинаков для всех животных-хозяев исследуемой популяции. Это равносильно допущению, что между гельминтами отсутствуют всякие конкурентно-симбиотические отношения и что каждый взрослый гельминт живет и размножается вне зависимости от интенсивности инвазии хозяина паразитами данного вида. Однако известно, что по мере возрастания интенсивности инвазии хозяина между отдельными особями паразитов данного вида усиливаются конкурентные взаимоотношения, что приводит зачастую к некоторому, порой значительному взаимному угнетению (Догель, 1947). Последнее прежде всего сказывается на снижении яйцепродуктивности, уменьшении размеров тела и т. д. Такой антагонизм может носить пороговый характер: он практически незаметен при низких показателях интенсивности инвазии (на нашем примере это зараженность в пределах 0—12 червей) и достаточно четко виден при высокой. Таким образом, тезис о постоянстве коэффициента яйцепродукции ω становится спорным. В связи с этим возникает необходимость введения зависимости коэффициента ω от числа гельминтов X , что существенно меняет как уравнения, так и выводы модели: вместо членов линейных по величине $X(t)$ в уравнении должны возникать члены более высокой степени по $X(t)$. В этом случае не будет наблюдаться отрицательно биномиальное распределение. Однако исключение из рассмотрения гиперинвазированных особей позволяет приближенно считать ω величиной постоянной для всех особей популяции, т. е. пренебречь конкурентными отношениями между гельминтами, что приводит к справедливости условий модели и к отрицательному биномиальному распределению. Интересно, что такой же анализ можно привести, если учесть, что имеется влияние конкурентных отношений между гельминтами разных стадий развития. В этом случае будет наблюдаться неоднородность для разных особей популяции хозяев других параметров модели, таких, как h или τ . Последние тоже становятся зависимыми от числа гельминтов в данном организме хозяина $X(t)$, что также приводит к нарушению справедливости рассматриваемой нами модели. В тех случаях, если можно указать определенный порог конкурентных отношений, то для особей, степень инвазии которых ниже этого порога, должна быть справедливой наша модель.

3. Наконец, можно остановиться еще на одной возможной причине такого несоответствия эмпирического и теоретического распределений — генетико-эволюционной.

В настоящее время можно считать установленным (Шмальгаузен, 1946), что реакции отдельных особей одинаковы на многие влияния среды, если последние не выходят за пределы адаптивного диапазона, в котором шла эволюция популяции. Это означает, что в этом случае для всех особей популяции можно ввести единую норму реакции на внешние влияния.

Однако, если эти влияния становятся несколько большими, что выходит за рамки адаптивного диапазона, то наблюдается разнообразие норм реакции у разных животных, обусловленное разнообразием их генотипов. Отсюда при таких экстремальных воздействиях становится невозможным описывать реакции отдельных животных популяции одинаковыми константами. Можно предположить, что нечто подобное наблюдается и в случае с гельминтозной инвазией: до тех пор пока степень внешнего воздействия (т. е. число инвазирующих паразитов) не выходит за пределы адаптивного диапазона (10—12 паразитов на одно животное) реакции отдельных зверьков в среднем одинаковы, что и позволяет ввести единые для всей популяции константы процессов. С этой точки зрения гиперинвазированных животных можно рассматривать как членов популяции, попавших в экстремальные условия. Следовательно, их реакции на гельминтозные воздействия становятся иными, чем у других, так как определяются иным набором генов, иными константами процессов. Исключение таких животных позволяет сохранить требование модели для остальных членов популяции и, следовательно, получить отрицательное биномиальное распределение.

Каждое из вышеприведенных объяснений имеет право на существование. В настоящее время отсутствие достаточного числа фактов, полученных в специальных экспериментах, не позволяет выделить для каждого отдельного случая инвазии ту или иную причину в качестве основной. Не исключено, что все три причины присутствуют в каждом случае, влияя на вид эмпирического распределения.

Отметим еще одно важное следствие из вышеприведенных суждений. Установление допороговой зоны, в которой выполняются условия модели, т. е. в которой можно считать одинаковыми реакции отдельных членов популяции, в достаточной степени условно. Не трудно понять, что в пределах этой зоны сохраняется определенное разнообразие между животными. Вопрос заключается лишь в том, насколько это разнообразие велико, чтобы оно могло быть зафиксировано используемыми статистическими критериями (например, критерием согласия χ^2). Таким образом, если справедливы вышеизложенные соображения, то модель окажется тем адекватнее действительности, чем меньше разнообразие по степени инвазии наблюдается между отдельными членами популяции хозяев. Действительно, если вернуться к первым двум видам (*Hymenolepis fra-*

Т а б л и ц а 7
Сокращенные частотные распределения грызунов по числу найденных у них гельминтов

Число гельминтов	<i>Hymenolepis fraterna</i>		<i>Heligmosomum costellatum</i>	
	эмпирическая частота	теоретическая частота	эмпирическая частота	теоретическая частота
0	57	57.0	122	122.0
1	10	12.24	62	50.69
2	7	4.96	23	29.70
3	9	2.33	16	19.08
4	1	1.16	27	27.8
Более 4	1	1.31	14	15.74

Значения критерия χ^2

	Для цестоды <i>Hymenolepis fraterna</i> домашней мыши		Для нематоды <i>Heligmosomum costellatum</i> красной полевки	
	по табл. 7	по табл. 1	по табл. 7	по табл. 1
	Эмпирические значения	1.6	2.5	4.9
Табличные значения . .	7.8	6.0	7.6	7.8

terna и *Heligmosomum costellatum*), то можно заметить, что можно существенно улучшить степень согласия их эмпирических частотных распределений отрицательному биномиальному, исключив из выборки животных с наибольшим числом гельминтов. Критерий согласия χ^2 при этом существенно уменьшается (табл. 7).

ВЫВОДЫ

1. Сделана попытка проиллюстрировать на конкретном цифровом материале справедливость модели гельминтологического заражения для случаев, когда следует ожидать отрицательное биномиальное распределение животных-хозяев по числу найденных у них гельминтов. В качестве иллюстративного материала использованы данные по интенсивности инвазии домовых мышей цестодой *Hymenolepis fraterna* и красных и красно-серых полевок — цестодой *Hymenolepis horrida* и нематодой *Heligmosomum costellatum*. Точечные оценки основных параметров отрицательного биномиального распределения определялись по методу пропорции нулевого члена.

2. Сравнением частотных распределений хозяев по количеству найденных у них гельминтов с теоретическим было показано, что хорошее соответствие предложенной модели наблюдается в случае с цестодой *Hymenolepis fraterna* и нематодой *Heligmosomum costellatum*. Ведущим условием этого соответствия является либо аутоинвазия, либо циркуляция гельминта на сравнительно небольшом участке, заселенном одной и той же особью хозяина или постоянной группой хозяев данного вида.

3. В тех случаях, когда в популяции встречаются особи, отличавшиеся значительной интенсивностью поражения, соответствие не наблюдается, что говорит о несправедливости некоторых условий рассматриваемой модели.

4. Дается теоретическое обоснование справедливости условий и выводов модели в пределах определенного диапазона интенсивности инвазии. Оно подтверждается тем, что исключение из рассмотрения гиперинвазированных особей приводит к удовлетворительному согласию экспериментальных данных и модели.

Литература

- Гаркави Б. Л. и Глебова И. Я. 1957. Развитие цестод *Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906) и *Hymenolepis nana* (Siebold, 1952) в организме белых мышей. Зоол. журн., 36 (7) : 936—992.
- Гаркави Б. Л. 1958. Мыши — промежуточные хозяева цепня *Hymenolepis fraterna* (Stiles, 1906). В сб.: Работы по гельминтологии. Изд. АН СССР : 93—95.
- Губанов Н. М. и Федоров К. П. 1970. Фауна гельминтов мышевидных грызунов Якутии. В сб.: Фауна Сибири, № 1, изд. «Наука» СО АН СССР, Новосибирск : 18—47.
- Бреев К. А. 1972. Применение негативно-биномиального распределения в паразитологических исследованиях. Изд. «Наука», Л. : 70.
- Догель В. А. 1947. Курс общей паразитологии. Учпедгиз. Л. : 372.
- Никитина Н. А. и Меркова М. А. 1963. Использование территории мышами и полевками по данным меченья. Бюллетень МОИП, отд. биологии, 68 : 5—15.
- Никитина Н. А. 1964. Изучение контактов и подвижности мелких млекопитающих. В кн.: Методы изучения природных очагов болезней человека. «Медицина», М. : 192—206.
- Фрисман Е. Я., Гинзбург Э. Х. и Федоров К. П. 1972. Стохастическая модель заражения гельминтами. Сообщение I. Построение модели. Паразитол., 6 (5) : 408—415.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд. «Наука», 1948, М: 450.
- Штильмарк Ф. Р. 1961. Подвижность и перемещения лесных мышевидных грызунов в Теллермановской дубраве. Сообщ. лаб. лесоведения АН СССР, 3 : 46.
- Bliss C. I. and Fisher R. 1953. Fitting the negative binomial distribution to biological data. Note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics, № 2, 9 (2) : 176—200.
- Crofton H. D. 1971. A quantitative approach to parasitism. Parasitology, 62 : 179—193.
- Penicick L. 1971. Frequency distribution of parasites in population of three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* L. with particular referens to the negative binomial distribution. Parasitology, 63 : 389—406.

A STOCHASTIC PATTERN
OF THE HELMINTHOLOGICAL INVASION

REPORT II. THE PATTERN'S FITTING

E. Ja. Frisman, E. Kh. Ginzburg and K. P. Fedorov

S U M M A R Y

In this paper experimental frequency distributions of the hosts according to the number of helminths are compared to the theoretical negative binomial distribution. Good fitting is in the case of mice invasion with the cestode *Hymenolepis fraterna* and that of moles with the nematode *Heligmosomum costellatum*. A theoretical substantiation of the correctness of conditions of the pattern within certain ranges of the invasion intensity is given.
