

О СТАТИСТИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ
ХОЗЯИНО-ПАРАЗИТНЫХ ОТНОШЕНИЙ
ОБЫКНОВЕННОГО ПОДКОЖНОГО ОВОДА
КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА
(HYRODERMA BOVIS) (HYRODERMATIDAE)
В РАЗНЫХ ЧАСТЯХ АРЕАЛА

К. А. Бреев, Я. К. Минарж

Зоологический институт АН СССР, Ленинград
и Институт паразитологии АН ЧССР, Прага

Исследовалась изменчивость параметров распределения личинок II и III стадий подкожного овода *H. bovis* в стадах крупного рогатого скота в Советском Союзе, Чехословакии и Монголии. Ковариационный анализ показал, что параметры регрессий, характеризующие изменения экспоненты негативного биномиального распределения k при разной экстенсивности заражения стад оводом, остаются постоянными в разных частях ареала. Последнее свидетельствует о том, что регуляторные системы, ограничивающие численность популяций овода, связаны с хозяино-паразитными отношениями и не зависят от комплекса условий, специфичных для различных природных зон.

Изучение на значительном по объему материале типа и параметров распределения личинок II и III стадий *H. bovis* De Geer в Советском Союзе, Чехословакии и Монголии показало, что несмотря на большие различия в климатических условиях и в содержании скота в разных частях ареала овода общая закономерность распределения (негативное биномиальное) и пределы изменчивости его основного параметра (экспоненты k) отличаются значительным постоянством (Бреев, 1968а; Бреев и Минарж, 1977). Такая устойчивость подтверждает важность исследований характера распределения популяций паразитов в популяциях их хозяев как одной из основных статистических характеристик регуляторной системы (или систем), определяющей численность паразита и, в частности, меры ее зависимости от хозяино-паразитных отношений. При этом, чем большую роль в регуляции численности играют эти отношения, тем большей специфичности можно ожидать и от соответствующих статистических показателей. В ранее опубликованных работах (Бреев, 1968а, 1968б, 1972, 1973) было показано, что у подкожных оводов статистическим выражением хозяино-паразитных отношений может в известной степени служить уравнение регрессии величины I/k на экстенсивность заражения популяции хозяина. Поэтому для более полной статистической оценки типа регуляторной системы в популяциях *H. bovis* весьма существенно сравнить, насколько постоянными остаются параметры этой регрессии в разных частях ареала, тем более что в этом случае мы имеем дело уже с более тонкими и чувствительными статистическими процедурами, в которых оцениваются показатели не отдельных популяций паразита, а всей имеющейся их совокупности.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для построения соответствующих регрессий для популяций овода из Советского Союза были использованы материалы, опубликованные в статье Бреева (1968а), а из Чехословакии и Монголии в статье Бреева и Минаржа (1977). С целью ограничить влияние случайных факторов в материалах из СССР и ЧССР при отборе данных было повышено значение уровня совпадения распределения личинок овода в отдельных стадах с негативным биномиальным распределением. Использовались данные только по стадам, где вероятность случайного характера отклонений фактического ряда распределения от теоретически рассчитанного была не менее 10% ($P \geq 0.10$) и где ошибка k (m_k) не превышала 50% его величины.¹ К сожалению, наложить такое же ограничение на материалы из Монголии мы не имели возможности из-за сравнительно малого объема этих материалов — всего 20 стад, для них уровень значимости был оставлен обычный ($P \geq 0.05$). Из данных по 16 стадам, использованных для построения регрессии, лишь в 3 случаях P находится в пределах от 0.05 до 0.10, а во всех остальных превышает 0.10. Кроме того, по причинам, о которых будет сказано ниже, для построения регрессий были взяты данные лишь по стадам, где экстенсивность заражения была не менее 25%. Вычисления уравнений и всех остальных параметров регрессий было произведено обычным методом наименьших квадратов (Снедекор, 1961, гл. 6). Ковариационный анализ регрессий, полученных по материалам из разных частей ареала, был проведен методом, также изложенным в руководстве Снедекора (1961, гл. 13).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Значения экстенсивности заражения в процентах и величины I/k для всех стад из Советского Союза, Чехословакии и Монголии, послужившие материалом для построения регрессий, приведены в табл. 1, графики регрессий — на рис. 2.

Точечный график отношения I/k к экстенсивности заражения по всем данным, включенным в табл. 1, представлен на рис. 1. На нем хорошо видно (особенно на материалах из ЧССР, где имелось много стад со слабым заражением), что при малых долях зараженных животных в стаде соответствующие величины I/k резко отклоняются вверх, нарушая прямолинейность регрессии. Такие отклонения наблюдались уже и при анализе данных, полученных в СССР (Бреев, 1968б, с. 385), но тогда было не ясно, не являются ли эти отклонения случайными. Новые материалы подтвердили их регулярную встречаемость и вне СССР. Сейчас можно уже с достаточной надежностью констатировать, что отношение I/k к экстенсивности заражения хорошо аппроксимируется прямолинейной регрессией только начиная с экстенсивности 20—25% и выше.

Пока можно указать две возможные причины такого явления. Первая связана с большой изменчивостью смертности личинок I стадии при слабом заражении. В самом деле, как вытекает из вышецитированных работ (Бреев, 1968б, 1972, 1973), главную роль среди стабилизаторов численность подкожных оводов крупного рогатого скота играют факторы, относящиеся к защитным реакциям популяции хозяина и действующие по принципу отрицательной обратной связи, что и приводит к все более жесткому ограничению средней численности выживающих личинок овода у одной особи хозяина, т. е., иначе говоря, к ограничению их агрегированности в пределах популяции последнего. Статистически это отражается в закономерном возрастании экспоненты k отрицательного биномиального распределения по мере увеличения плотности популяции паразита. На-

¹ Большая величина ошибки k связана с недостатком информации в изучаемой выборке и не влияет на точность расчета теоретического ряда распределения, но свидетельствует о том, что при заданном объеме выборки k может меняться в относительно широких пределах (Бреев, 1972, с. 46—47).

оборот, по мере уменьшения зараженности ослабевает и интенсивность факторов, его регулирующих, четкость обратной связи нарушается и

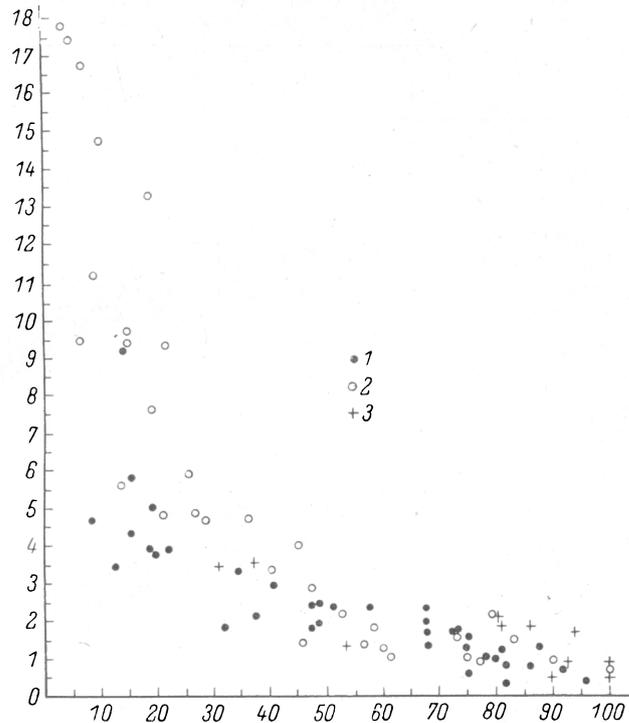


Рис. 1. Точечный график зависимости величины I/k от экстенсивности заражения (%) стад крупного рогатого скота личинками II и III стадий обыкновенного подкожного овода.

1 — СССР; 2 — ЧССР; 3 — МНР.

соответственно все большую роль начинает играть изменчивость параметра K , вызванная чисто случайными причинами.

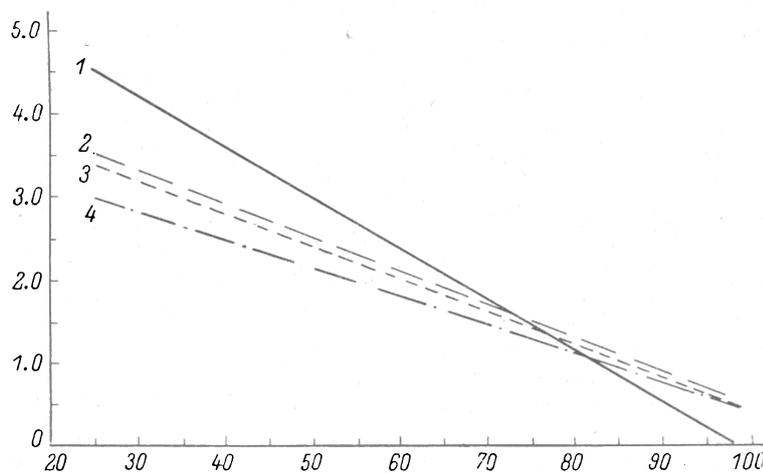


Рис. 2. Линейные регрессии зависимости величины I/k от экстенсивности заражения стад крупного рогатого скота личинками II и III стадий обыкновенного подкожного овода при экстенсивности заражения $\geq 25\%$.

1 — ЧССР; 2 — ЧССР (уменьшенная выборка); 3 — МНР; 4 — СССР.

Одной из них и возможно весьма существенной может быть возрастающая при ослаблении заражения популяции хозяина яйцами овода

Таблица 1

Значения I/k при различной экстенсивности заражения стад крупного рогатого скота личинками овода *H. bovis* в разных частях ареала

№ стада	Экстенсивность заражения (в %)	I/k	№ стада	Экстенсивность заражения (в %)	I/k
Советский Союз					
4	8.80	4.831	43	68.70	2.222
6	12.03	3.497	33	68.75	1.425
9	13.98	9.091	34	68.81	1.613
7	15.46	4.167	44	69.00	1.923
8	16.31	5.682	39	73.00	1.661
10	18.81	3.846	38	73.74	1.698
12	19.50	5.000	31	75.39	1.235
11	20.00	3.676	37	75.43	1.520
14	22.77	3.891	28	75.51	0.556
15	32.98	1.718	32	78.50	0.998
17	34.72	3.205	40	80.00	0.960
16	37.95	2.114	45	80.82	1.094
20	41.52	2.915	26	81.63	0.395
18	47.00	1.701	35	81.82	0.804
22	47.32	2.410	41	86.00	0.707
23	47.92	2.398	48	87.88	1.316
19	48.66	1.745	42	92.00	0.613
24	51.08	2.342	47	96.00	0.645
30	57.93	2.188	46	100.00	0.380
25	60.00	1.361			
Чехословакия					
85	4.62	17.687	78	45.45	3.966
55	5.50	17.479	13	45.65	1.441
52	6.84	9.492	41	47.62	2.730
65	7.27	16.692	82	52.78	2.115
79	9.44	11.079	75	57.28	1.426
86	10.91	14.771	18	58.54	1.793
50	14.68	5.574	70	60.38	1.161
4	15.00	9.310	80	61.40	2.505
62	15.00	9.605	46	73.33	1.618
59	19.35	13.193	93	75.26	1.114
76	19.86	7.630	90	77.78	0.913
74	21.31	4.764	49	80.47	1.795
77	22.38	9.131	16	84.04	1.353
61	26.28	5.901	17	84.91	0.731
69	27.00	4.814	53	91.21	0.834
71	28.09	4.697	87	100.00	0.325
54	37.31	4.624	48	100.00	0.598
14	41.00	3.167			
Монголия					
5	30.77	3.184	34	94.12	1.372
19	38.89	8.413	24	100.00	0.148
11	53.85	1.313	8	100.00	0.234
36	81.00	1.796	31	100.00	0.800
37	81.37	1.663	32	100.00	0.497
33	86.79	1.888	27	100.00	0.228
9	90.54	0.484	30	100.00	0.276
25	92.68	0.666	28	100.00	0.321

гетерогенность нулевого члена распределения в стаде личинок II и III стадий. Напомним, что нулевым членом мы называем долю животных в стаде, у которых личинки не были обнаружены. При достаточно сильном заражении, например, когда личинки имеются у 80 и более процентов животных, можно с достаточным основанием предполагать, что свободные от личинок животные были, как и остальные, заражены яйцами овода в том или ином количестве, но вышедшие из яиц личинки все погибли. Тогда нулевой член однороден по происхождению и вызван гибелью личинок до перехода во II и III стадии.

При более слабом заражении, например в пределах 30—50%, среди животных, у которых не оказалось личинок, могут быть как особи с полностью погибшими личинками, так и особи, не подвергавшиеся заражению яйцами. Тогда нулевой член становится уже детерогенным, однако такая его неоднородность еще входит в рамки теории отрицательного биномиального распределения, поскольку последнее представляет логическую структуру, описывающую распределение событий в определенном множестве объектов, при условии, что вероятность события (т. е. в нашем случае заражения животного личинкой овода) изменчива и может иметь и нулевое значение.

Однако при очень слабом заражении (менее 20%) среди животных, не имеющих личинок, могут находиться и такие, которые вообще не могли быть заражены яйцами овода. Дело в том, что при большой плодовитости (число яиц, откладываемых 1 самкой достигает 450—500) и малой плотности популяций взрослых оводов, для заражения менее 20% животных в стаде достаточно бывает нападения единичных особей или даже всего 1 самки за сезон. При этом, особенно в условиях горных и лесных пастбищ, вполне возможны случаи, когда прилетевшая в стадо самка будет откладывать яйца только среди части животных этого стада, тем более если оно достаточно велико — 100—150 голов. Если во время нападения, бывающего часто относительно кратковременным, потому что самки теплолюбивы и летают лишь при температурах воздуха не ниже 15° и хорошей инсоляции, часть стада окажется в стороне, например на другом склоне холма или среди деревьев, то самка к ней вообще может не подлетать.

В этих случаях детерогенным по отношению к рассматриваемому процессу, итоги которого (распределение выживших личинок) мы изучаем, становится само исходное множество, т. е. популяция хозяина. Влияние такого рода гетерогенности будет приводить к резкому увеличению изменчивости параметра k , уже не связанной с хозяино-паразитными отношениями, статистическое выражение которых нас более всего интересует. Вот почему, чтобы по возможности исключить влияние этого фактора, для сравнительного анализа данных из разных частей ареала были отобраны стада с экстенсивностью заражения не менее 25%.

Заметим, что выпадение случаев слабого заражения из закономерности прямолинейной регрессии не ограничивает возможностей моделирования показателей распределения паразитов в популяциях хозяина при любой численности паразита. В тех случаях, когда факторы, определяющие изменчивость этих показателей, оказываются независимыми от плотности популяции паразита, возможно вычисление общего значения экспоненты k одним из методов, разработанных Блиссом и Оуэном (Bliss a. Owen, 1958), что и применялось нами (Бреев, 19686).

Можно с достаточной уверенностью предполагать, что проанализированная нами гетерогенность нулевого члена в распределениях личинок овода в популяциях хозяина и ее причины характерны и для многих других паразитов. Поэтому их следует иметь в виду при исследованиях регуляторных систем в популяциях паразитов статистическими методами.

Приводим теперь уравнения и остальные параметры регрессий, где Y — значение I/k для экстенсивности заражения X , выраженной в процентах:

1) Для стад из Чехословакии — $Y = -0.0605 X + 5.983$; число стад $N = 22$; коэффициент корреляции $r = -0.875$; выборочное стандартное отклонение регрессии $s_{y \cdot x} = 0.7921$; выборочное стандартное отклонение коэффициента регрессии $s_b = 0.00748$; значимость регрессии $t = 8.09$, при $22 - 2 = 20$ степенях свободы $P > 0.999$.

2) Для стад из Монголии $Y = -0.0399 X + 4.509$; $N = 16$; $r = -0.883$; $s_{y \cdot x} = 0.500$; $s_b = 0.006$; $t = 6.65$, при $16 - 2 = 14$ степенях свободы $P > 0.999$.

3) Для стад из Советского Союза $Y = -0.0333 X + 3.771$; $N = 30$; $r = -0.833$; $s_{y \cdot x} = 0.422$; $s_b = 0.004$; $t = 7.95$, при $30 - 2 = 28$ степенях свободы $P > 0.999$.

Т а б л и ц а 2

Результаты анализа ковариации зависимости величины I/k от экстенсивности заражения стад крупного рогатого скота личинками II и III стадий *H. bovis* в разных частях ареала

Показатели	Число степеней свободы	Σd_{xy}^{2*}	Средний квадрат	Критерий Фишера F	F_{α}	
					5%	1%

Сравнение данных между Чехословакией и Советским Союзом

Сумма выборок	49	21.4598				
Внутри выборок	48	17.5290	0.3652			
Коэффициент регрессии	1	3.9308	3.9308	10.76	4.04	7.19

Между Чехословакией и Монголией

Объединенная регрессия	36	18.0388				
Сумма выборок	35	18.0036	0.5144			
Внутри выборок	34	16.0493	0.4720			
Коэффициент регрессии	1	1.9543	1.9543	4.14	4.13	7.44
Приведенные средние	1	0.0352	0.0352	14.6	250	6.27

Оценка разности между уровнями регрессий: **

МНР — $1.1424 + 0.0520 (84.3756 - 71.220) = 1.8265$ ЧССР — $2.2556 + 0.0520 (61.6490 - 71.200) = 1.7579$

0.0686

Между Монголией и Советским Союзом

Объединенная регрессия	44	9.1417				
Сумма выборок	43	8.6698	0.2016			
Внутри выборок	42	8.4797	0.2019			
Коэффициент регрессии	1	0.1901	0.1901	1.06	250	6.29
Приведенные средние	1	0.4719	0.4719	2.34	4.06	7.24

Оценка разности между уровнями регрессий: **

МНР — $1.1424 + 0.03616 (84.3756 - 73.2624) = 1.5443$ СССР — $1.5287 + 0.03616 (67.3353 - 73.2624) = 1.3144$

0.2299

Между Чехословакией (уменьшенная выборка) и Советским Союзом

Объединенная регрессия	46	11.2502				
Сумма выборок	45	10.9423	0.2432			
Внутри выборок	44	10.7907	0.2452			
Коэффициент регрессии	1	0.1516	0.1516	1.62	252	6.29
Приведенные средние	1	0.3079	0.3079	1.27	4.05	7.23

Оценка разности между уровнями регрессий: **

ЧССР — $1.6437 + 0.0357 (68.7556 - 67.8679) = 1.6754$ СССР — $1.5287 + 0.0357 (67.3353 - 67.8679) = 1.5097$

0.1657

Между Чехословакией (уменьшенная выборка) и Монголией

Объединенная регрессия	32	9.4170				
Сумма выборок	31	9.3117	0.3004			
Внутри выборок	30	9.3110	0.3104			
Коэффициент регрессии	1	0.0007	0.0007			
Приведенные средние	1	0.1053	1.1053	1.32 ***	250	6.26

Оценка разности между уровнями регрессий: **

МНР — $1.1424 + 0.0397 (84.3756 - 76.1062) = 1.4707$ ЧССР — $1.6437 + 0.0397 (68.7556 - 76.1062) = 1.3519$

0.1188

* $d_{yx} = Y - \hat{Y}$, т. е. отклонения частных значений X, Y , от соответствующих значений \hat{Y} , лежащих на линии регрессии.

** Оценка разности между уровнями регрессий произведена по разности между приведенными средними, например, для ЧССР и МНР: $[\bar{y}_{\text{МНР}} - b_0(x_{\text{МНР}} - \bar{x}_0)] - [\bar{y}_{\text{ЧССР}} - b_0(\bar{x}_{\text{ЧССР}} - x_0)]$, где $\bar{x}_{\text{МНР}}, \bar{x}_{\text{ЧССР}}, \bar{y}_{\text{МНР}}, \bar{y}_{\text{ЧССР}}$ — средние значения X и Y для МНР и ЧССР; x_0 и b_0 — средние значения X и коэффициента регрессии b для объединенной выборки данных из этих стран.

*** Определение критерия Фишера здесь нецелесообразно вследствие ничтожного различия в коэффициентах регрессии: -0.0396 и -0.0399 , чему соответствует и ничтожная величина дисперсии коэффициента регрессии 0.0007 .

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сопоставление уравнений и графиков регрессий (рис. 2) показывает их высокую значимость и большое сходство, независимое от района получения исходных данных. В табл. 2 приведены результаты ковариационного анализа регрессий. Достоверное различие уже для коэффициентов регрессий имеется лишь при сравнении материалов из Чехословакии и Советского Союза. Различия между регрессиями для Монголии и Советского Союза как по коэффициентам регрессий, так и по приведенным средним не выходят за 5% уровня значимости. Что касается соответствующих различий для Монголии и Чехословакии, то по коэффициентам они лежат на уровне значимости ($F=4.14$; $F_{5\%}=4.13$), по приведенным средним находятся ниже 5, но выше 1% уровня ($F=14.6$; $F_{5\%}=250$; $F_{1\%}=6.27$). Но оценка разности между уровнями регрессий очень мала (0.0686), что также свидетельствует о сходстве регрессий. Во всяком случае, анализ ковариации чисто аналитическим путем подтверждает промежуточное положение линии регрессии для Монголии между соответствующими линиями для Советского Союза и Чехословакии.

Отсутствие достоверности различия между изучаемыми закономерностями для Монголии и Чехословакии, несмотря на графически как будто бы заметное отличие соответствующих линий, наводит на мысль, что и четкое различие между регрессиями для ЧССР и СССР возможно зависит не от достаточно глубоких несоответствий во всем объеме имеющихся данных по этим странам, а от значений каких-то частных показателей по отдельным стадам, имеющихся в выборке. Действительно, анализируя точечный график (рис. 1), нетрудно заметить, что заметно больший угол наклона линии регрессии для ЧССР по отношению к оси абсцисс, а соответственно и большая абсолютная величина коэффициента регрессии зависят, скорее всего, от положения 4 крайних левых точек, соответствующих следующим номерам стад — 61, экстенсивность заражения — 26.28%, $I/k=5.901$; 69, 27.00%, 4.814; 71, 28.09%, 4.697; 54, 37.31%, 4.624.

Поэтому закономерной была проверка, как изменится уравнение и линия регрессии, если из анализируемой для Чехословакии выборки изъять данные по этим стадам. Новые параметры регрессии в этом случае оказались следующими: $Y=-0.0396X+4.3654$; $r=-0.790$; $s_{y/x}=0.6026$; $s_b=0.008$; $t=5.51$, при $18-2=16$ степенях свободы $P > 0.999$.

Таким образом, значимость регрессии не изменилась, но ее основные параметры оказались много более близкими к параметрам остальных двух регрессий, т. е. произошло то, что и ожидалось. На рис. 2 эта линия регрессии для ЧССР нанесена прерывистой линией. Анализ ковариации (табл. 2) подтвердил, что в этом случае различия между регрессиями для ЧССР и СССР, и для ЧССР и МНР оказываются недостоверными.

Возникает вопрос — насколько оправдано исключение из имеющейся для Чехословакии выборки нескольких ее компонентов, чтобы увеличить сходство между исследуемыми зависимостями в разных частях ареала овода. Иначе говоря, можно ли считать изъятые нами результаты наблюдений по 4 стадам случайно отклоняющимися от общей закономерности?

Вопрос этот имеет два аспекта. Если говорить об общей закономерности изменения параметров распределения личинок при увеличении заражения скота оводом в условиях Чехословакии, то такое изъятие данных вряд ли оправдано, потому что, как мы видим из рис. 1, именно для Чехословакии характерны отдельные более резкие отклонения величины I/k при слабом заражении от случаев, отмеченных в Советском Союзе (в Монголии слабое заражение почти не отмечалось). Такие отклонения свидетельствуют о большей гетерогенности нулевого члена распределения в условиях Чехословакии, сказывающейся даже при сравнительно сильном заражении, в нашем случае с экстенсивностью почти до 40%. Поэтому, например для построения модели средних показателей численности и пределов интенсивности заражения скота личинками II и III стадий овода

при различной экстенсивности заражения, для Чехословакии регрессию нужно строить с учетом всего имеющегося материала.

Но если обращать главное внимание на характер изменения параметров распределения при сильном заражении, то такое изъятие отдельных наблюдений вполне оправдано. На рис. 1 хорошо видно, как уменьшается разброс точек по мере приближения к 100% зараженности стад.

В исследуемом случае биологический смысл полученных нами регрессий заключается в том, что по мере распространения заражения паразитом на все большую часть популяции хозяина, все с большей интенсивностью начинают действовать факторы, накладывающие определенный предел на численность паразита. Мы получаем, таким образом, выраженное в статистических показателях представление о функционировании регуляторной системы, действующей по принципу отрицательной обратной связи и проявляющейся на уровне популяций как хозяина, так и паразита.

В итоге мы вправе констатировать большую устойчивость полученных нами вероятностных показателей в пределах конкретного паразитологического материала. Но отсюда вытекает обоснованность применения понятий теории вероятностей для анализа популяционных процессов в экологии отдельных видов паразитов, т. е., иначе говоря, для выявления закономерностей на популяционном уровне, которые вряд ли могут быть поняты при изучении образа жизни и отношений отдельных особей паразита и хозяина.

Большим преимуществом, вытекающим из принципиальных основ предлагаемой методики, является то обстоятельство, что она позволяет оценивать работу целой системы факторов и связей в сопоставимых показателях. Поэтому, если на основании всего сделанного нами анализа мы приходим к выводу, что закономерности, выраженные регрессиями, оказываются статистически неразличимыми независимо от частей ареала паразита, мы вправе заключить, что действие рассматриваемых регуляторных систем в большей степени независимо от местных условий обитания хозяина и паразита, т. е. в данном частном случае от климатических условий, породного состава и условий содержания скота, а следовательно, связано с какими-то малоизменчивыми и потому, вероятно, очень глубокими особенностями физиологии хозяино-паразитных отношений.

Можно предположить, что такая стабильность регуляторной системы выработалась в процессе эволюции подкожных оводов крупного рогатого скота и связана, скорее всего, с длительным паразитированием личинок I стадии в жизненно важных органах хозяина: у *H. bovis* в позвоночном канале, у *H. lineatum* в стенке пищевода. Нетрудно представить, что регулярные скопления большого числа личинок в этих органах вызывали бы настолько большие патологические изменения, что жизнь хозяина подвергалась бы опасности. Массовые размножения паразита могли приводить к вымиранию прежде всего наиболее зараженных молодых животных, до 3—4 лет, т. е. наиболее репродуктивной части популяции. В самом деле, при заражении всего двумя-тремя десятками личинок I стадии *H. bovis* мы наблюдали уже, особенно в конце их развития перед выходом под кожу, очень резкую картину разлитого воспалительного процесса в эпидуральной ткани позвоночного канала, охватывающего иногда и мозговые оболочки (Бреев, 1967).

Выявленная нами четкая система регуляции численности сложилась, по-видимому, для предотвращения массового вымирания популяций хозяина, что повлекло бы за собой гибель также и паразита. Четкость работы системы, равно как и высокая специфичность оводов, свидетельствуют о высокой адаптивности хозяино-паразитных отношений у этих паразитов и их эволюционной зрелости.

Заметим, однако, что понятие малой изменчивости уровня численности применимо лишь на популяционном уровне. У отдельных особей хозяина в пределах рассматриваемых его популяций интенсивность заражения

личинками II и III стадий овода может варьировать в относительно широких пределах до 80—100 и более личинок у 1 животного. Но регуляторные механизмы в данном случае практически осуществляются всегда через отношения особи хозяина с особью или группой особей паразита. Следовательно, изменчивость в интенсивности заражения особей в пределах отдельных популяций хозяина, рассматриваемых изолированно, еще не может дать достаточно полного и объективного представления о функционировании регуляторных систем.

Поэтому вряд ли можно согласиться с формулировками Брэдли (Bradley, 1972), выделяющего в своей очень интересной статье три типа регуляций численности в популяциях паразитов и, в частности, регуляции популяцией хозяина (II тип) и регуляцией особью хозяина (III тип). Регуляторные процессы у подкожных оводов относятся к последнему типу, но, как мы видели выше, полная характеристика работы регуляторной системы может быть получена только на популяционном уровне. Следует, видимо, различать конкретные физиологические механизмы регуляций, проявляющиеся на уровне особей, от действия регуляторных систем, относящегося уже к более высокому популяционному уровню.

Таким образом, при исследовании регуляторных процессов в популяциях паразитов следует различать две, в равной степени важные задачи: изучение регуляторных механизмов и регуляторных систем, требующие различного методического подхода. Если первые (механизмы) в той или иной мере являются предметом для экологического, физиологического, иммунологического и биохимического анализов, то для вторых (систем) преимущественно необходим системный анализ с привлечением соответствующих статистических материалов и методов, поскольку речь идет о вероятностных системах.

Одна из основных задач настоящей статьи и состоит в том, чтобы на конкретном примере раскрыть один из аспектов исследования регуляторных систем в популяциях паразитов.

Л и т е р а т у р а

- Б р е е в К. А. 1967. Новые данные о миграции личинок I стадии *Hypoderma bovis* De Geer в организме хозяина. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 23 : 191—221.
- 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. — Паразитология, 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. — Паразитология, 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.
- Б р е е в К. А. (В г е у е в К. А.). 1973. On the nature of relation between the incidence of infection in host population and the mean density of parasite. — *Folia parasitologica* (Praha), 20 : 227—234.
- Б р е е в К. А., М и н а р ж Я. К. 1977. Тип и параметры распределения личинок обыкновенного подкожного овода (*Hypoderma bovis* De Geer) (Diptera, Hypodermatidae) в стадах крупного рогатого скота в разных частях ареала. — Паразитология, 11 (1) : 31—36.
- С н е д е к о р Дж. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. Сельхозгиз, М. : 1—485.
- В л и с С. I. a. О w e n A. R. G. 1958. Negative binomial distribution with a common k. — *Biometrika*, 45 (1—2) : 37—58.
- В r a d l e y D. J. 1972. Regulation of parasite populations. A general theory of the epidemiology and control of parasitic infection. — *Transact. Roy. Soc. tropic. med. a. Hygiene*, 66 (5) : 697—708.

ON THE STATISTICAL CHARACTERISTICS
OF THE HOST-PARASITE RELATIONSHIPS
OF THE COMMON WARBLE-FLY (*HYPODERMA BOVIS*)
(HYPODERMATIDAE) IN VARIOUS PARTS OF ITS
DISTRIBUTION AREA

K. A. Breev, Ja. K. Minarzh

S U M M A R Y

Studies of variability of the distribution parameters of the 2nd and 3rd stage larvae of *Hypoderma bovis* were conducted in the Soviet Union, Czechoslovakia and Mongolia. The co-variance analysis has shown that the parameters of regressions characterizing the changes in the exponent of the negative binomial distribution k remain constant in various parts of the area at different incidence of infestation of herds with *H. bovis*. This indicates that regulatory systems limiting the abundance of populations are associated with host-parasite relationships and do not depend on the complex of conditions specific for various natural zones.
