

О РАСПРЕДЕЛЕНИИ ЛИЧИНОК ПОДКОЖНЫХ ОВОДОВ В СТАДАХ КРУПНОГО РОГАТОГО СКОТА

II. ЭКСПОНЕНТА k НЕГАТИВНОГО БИНОМИАЛЬНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КАК МЕРА ДИСПЕРСИИ ЗАРАЖЕНИЯ ЖИВОТНЫХ ОВОДАМИ

К. А. Бреев

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

При анализе полученных значений экспоненты k негативного биномиального распределения, примененного для моделирования распределения личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота, было установлено возрастание этих значений по мере увеличения экстенсивности заражения. Такая зависимость объясняется усилением действия факторов, ограничивающих численность оводов при увеличении плотности их популяций. На основе уравнения регрессии $Y = 4.517 - 0.0436 X$, где $Y = \frac{1}{k}$, X — процент зараженных животных в стаде, построена модель изменения численности обыкновенного овода при различной экстенсивности заражения скота. Обсуждаются возможности применения подобных моделей.

В первой части нашего сообщения (Бреев, 1968), где приведены весь исходный материал и методы его обработки, было показано, что распределение личинок подкожных оводов (*Hypoderma bovis* De Geer и *H. lineatum* De Villers) в стадах крупного рогатого скота хорошо моделируется негативным биномиальным распределением. Это распределение позволяет установить функциональную связь между средней численностью личинок в стаде — M и экстенсивностью заражения животных оводом

$$M = k \left(\sqrt[k]{\frac{1}{1-E} - 1} \right)^k, \quad (13)$$

где E — экстенсивность заражения, выраженная в долях единицы, а k — экспонента негативного биномиального распределения.

Для применения этой формулы необходим анализ распределения k в полученном нами материале (Бреев, 1968; табл. 1). К нему мы теперь и переходим. Основной вопрос, на который при этом нужно ответить, заключается в следующем. Объясняются ли изменения в значениях k в пределах нашего материала лишь случайностью выборки из гомогенной генеральной совокупности, и тогда мы вправе искать какой-то общий показатель k для данного случая, например для заражения крупного рогатого скота личинками обыкновенного подкожного овода, и устанавливать его отклонения в пределах совокупности, или генеральная совокупность, по крайней мере в отношении данного показателя, гетерогенна, и тогда следует определить, с чем связаны изменения k , закономерность и пределы этих изменений.

Поскольку k характеризует меру дисперсии заражения, биологический смысл этой статистической формулировки сводится к следующему. Можно ли утверждать, что характер факторов и степень воздействия

¹ Сообщ. I. Паразитол., 2 (4) : 322—333.

каждого из них, определяющих ту или иную дисперсию заражения животных личинками овода, постоянны при любой интенсивности заражения, т. е. при любых отношениях плотности популяций хозяина и паразита, и тогда можно ставить вопрос об общем показателе этой дисперсии, или они меняются, и тогда надо искать закономерности и пределы этих изменений.

Трудность решения вопроса заключается в том, что k — показатель степени, и потому обычные методы определения средних, например вычисление среднего арифметического и его ошибки, к нему неприменимы, а характер распределения k пока мало изучен. В доступной мне литературе можно было найти лишь указания, что распределение k очень асимметрично и что лучше пользоваться в таких случаях обратной величиной — $\frac{1}{k}$ (Anscombe, 1950; Bliss, 1958).

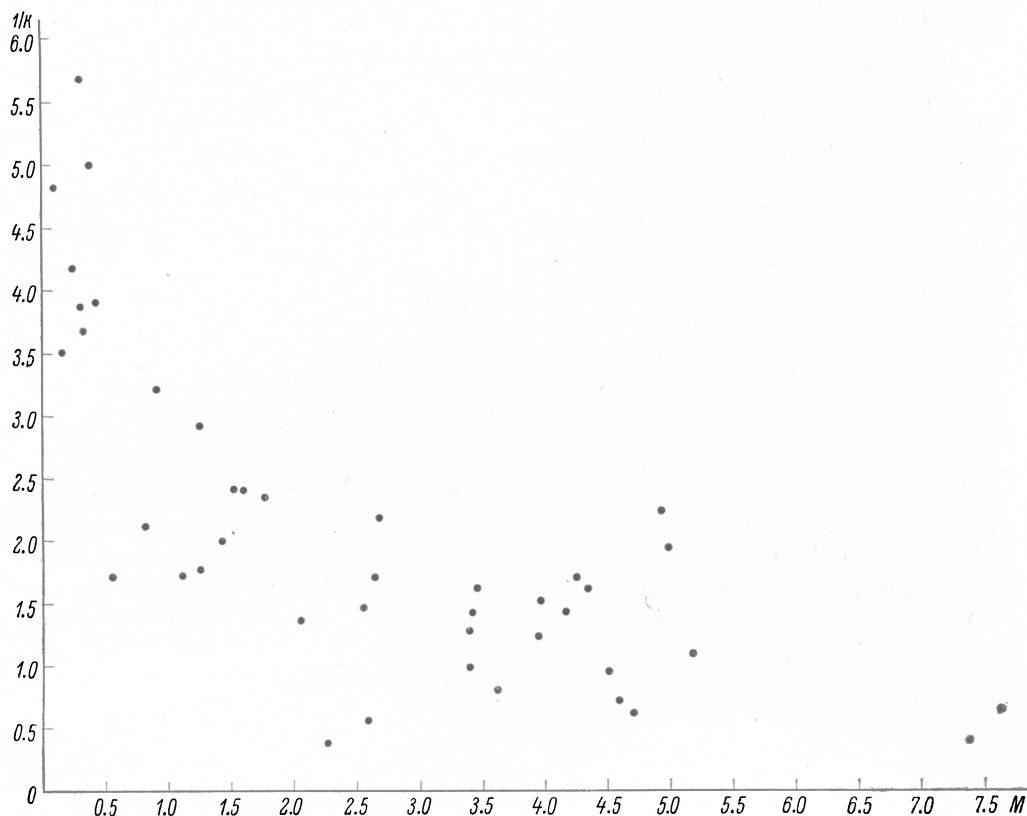


Рис. 1. Изменение величины $\frac{1}{k}$ в зависимости от средней численности личинок в стаде (M).

При анализе данных таблицы (Бреев, 1968) сразу бросается в глаза, что с увеличением средней численности личинок в стаде величины k имеют явную тенденцию к возрастанию, однако прямой корреляции между этими двумя показателями также явно нет. В то же время в работах Блисса (1958), Блисса и Оуэна (1958) показано, что общие для групп рядов показатели k могут быть получены и при значительных его отклонениях в исходном материале.

Первым тестом при вычислении общего k является построение графика отношения $\frac{1}{k}$ к величине среднего арифметического (Bliss, 1958). Если полученные точки группируются вокруг какой-то воображаемой средней линии, параллельной оси абсцисс, то можно предполагать, что факторы, управляющие распределением k , в данном случае более или менее одно-

значны, и можно вычислить его общее значение (рис. 1).² Из рис. 1 видно, что левая часть распределения резко отклоняется вверх, и нахождение общего показателя k для всех рядов вряд ли возможно.

Но поскольку мы получили формулу функциональной связи между экстенсивностью заражения и средней численностью личинок овода, в которую входит также и экспонента k , то мог быть использован и другой, более прямой метод графической проверки возможности нахождения общего k для всей исследуемой совокупности. Этот метод основан на построении графика отношения процента зараженных животных к средней

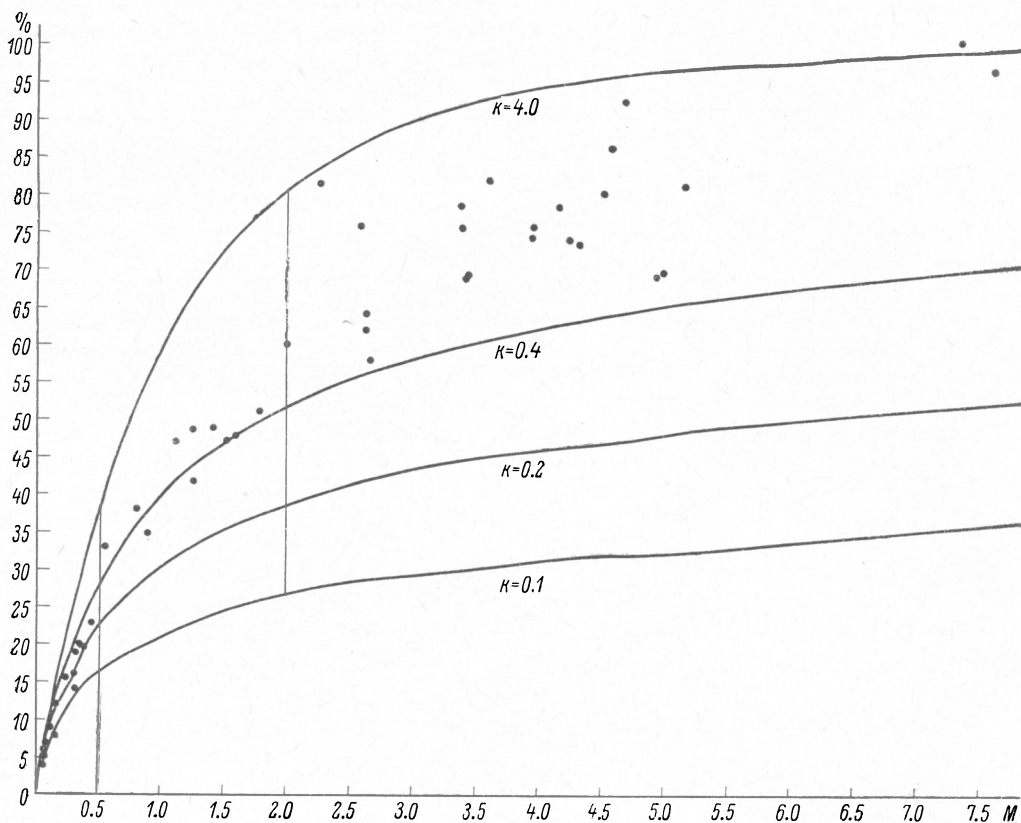


Рис. 2. Изменение средней численности личинок в стаде (M) в зависимости от экстенсивности заражения (%).

Точками отмечено распределение обследованных стад, линиями — средняя численность личинок при разной экстенсивности заражения и разных значениях k , вычисленная по формуле (13).

численности личинок при одновременном построении кривых, показывающих изменение средней численности в зависимости от экстенсивности заражения при различных значениях k (рис. 2).

Первый вывод, напрашивающийся при анализе рис. 2, заключается в том, что, как и следовало ожидать, распределение эмпирических точек имеет явно ту же тенденцию, что и кривые, полученные из формулы негативного биномиального распределения, и что не исключена возможность гомогенности эмпирического распределения с общим показателем k , лежащим где-то в пределах от 0.4 до 4.0. Явный сдвиг распределения точек вправо при экстенсивности заражения ниже 50% может быть связан просто с неполнотой выборки.

Выбранный нами путь проверки этой гипотезы заключался в разбивке эмпирического распределения на такие части, для каждой из которых, судя по графику (рис. 2), существование общего показателя k представля-

² Материалы взяты только по *H. bovis*.

лось вполне вероятным, а именно в пределах средней численности личинок на 1 голову: от 0 до 0.5, от 0.51 до 2.0 и от 2.01 и выше. Эти части разделены на графике вертикальными линиями. Если бы в каждой из этих частей совокупность значений k оказалась с достаточной вероятностью гомогенной и доверительные зоны соседних частей более или менее совпадали, можно было бы утверждать, что и вся рассматриваемая совокупность гомогенна.

Вероятность гомогенности P определялась методом χ -квадрат по показателям отклонений отдельных значений k , получаемых при вычислении общего значения k для данной части распределения. Эти вычисления велись для значений k в пределах средней численности личинок на 1 голову до 0.5 и от 0.51 до 2.0 — методом максимального подобия, а от 2.01 и выше — методом моментов. Ограниченность объема статьи не позволяет привести эти относительно обширные расчеты. Их результаты оказались следующими: для первой группы $P < 0.001$, для второй $P < 0.0001$, для третьей $P < 0.005$. При попытках определить доверительные интервалы для k оказалось, что даже 99% интервал не включает часть значений k своей группы, не говоря уже о сходимости интервалов для соседних групп.

Отсюда следует вывод, что проверяемая гипотеза не верна, т. е. анализируемая нами совокупность значений k не гомогенна, или, иначе говоря, факторы, определяющие дисперсию заражения скота личинками овода, при различной интенсивности заражения не однозначны, и нужно искать закономерности изменения этой дисперсии.

Дальнейший анализ показал, что, если ранжировать ряды (отдельные стада) в порядке возрастания экстенсивности заражения (табл. 1), то выявляется гораздо более четкое нарастание величины k по мере увеличения процента зараженных животных, чем это имело место, если сопоставлять значения k со средней численностью личинок в стаде (табл. 1, Бреев, 1968).

В табл. 1 не включены ряды 1—3-й и 5-й, в которых величина ошибки k составляла более половины его абсолютной величины, а также 13-й ряд, сходимость которого с негативным биномиальным распределением очень сомнительна — $P < 0.025$.

Если заменить значения k обратной величиной $\frac{1}{k}$, что оказалось более удобным, и построить график отношения $\frac{1}{k}$ к экстенсивности зара-

Таблица 1

Значения k и $\frac{1}{k}$, расположенные в порядке возрастания экстенсивности заражения животных личинками овода *H. bovis*

№ стада	Экстенсивность заражения (в %)	k	$\frac{1}{k}$	№ стада	Экстенсивность заражения (в %)	k	$\frac{1}{k}$	№ стада	Экстенсивность заражения (в %)	k	$\frac{1}{k}$
4	8.80	0.207	4.831	23	47.92	0.417	2.398	36	73.89	0.798	1.253
6	12.03	0.286	3.497	19	48.66	0.573	1.745	31	75.39	0.810	1.235
9	13.98	0.110	9.091	21	48.85	0.503	1.988	37	75.43	0.658	1.520
7	15.46	0.240	4.167	24	51.08	0.427	2.342	28	75.51	1.800	0.556
8	16.31	0.176	5.682	30	57.93	0.457	2.188	32	78.50	1.002	0.998
10	18.81	0.260	3.846	25	60.00	0.735	1.361	40	80.00	1.042	0.960
12	19.50	0.200	5.000	29	61.62	0.583	1.709	45	80.82	0.914	1.094
11	20.00	0.274	3.676	27	63.95	0.690	1.449	26	81.63	2.534	0.395
14	22.77	0.257	3.891	43	68.70	0.450	2.222	35	81.82	1.244	0.804
15	32.98	0.582	1.718	33	68.75	0.702	1.425	41	86.00	1.414	0.707
17	34.72	0.312	3.205	34	68.81	0.620	1.613	48	87.88	0.760	1.316
16	37.95	0.473	2.114	44	69.00	0.520	1.923	42	92.00	1.630	0.613
20	41.52	0.343	2.915	39	73.00	0.602	1.661	47	96.00	1.550	0.645
18	47.00	0.588	1.701	38	73.74	0.589	1.698	46	100.00	2.630	0.380
22	47.32	0.415	2.410								

жения (рис. 3), то нетрудно заметить, что мы имеем дело с хорошо выраженной прямолинейной отрицательной регрессией. Сомнения вызывают лишь 2 точки — 8-го и 9-го рядов, со значениями $\frac{1}{k}$ — 5.682 и 9.091, поскольку их достоверность, учитывая значительные величины ошибок k в этом интервале, не совсем ясна. Если они достоверны, то можно предполагать криволинейность регрессии в этой зоне, если же нет, то их включение лишь необоснованно увеличило бы доверительную зону для всей регрессии в целом. До получения дополнительного материала о значениях экспоненты k при слабой зараженности скота оводом этот

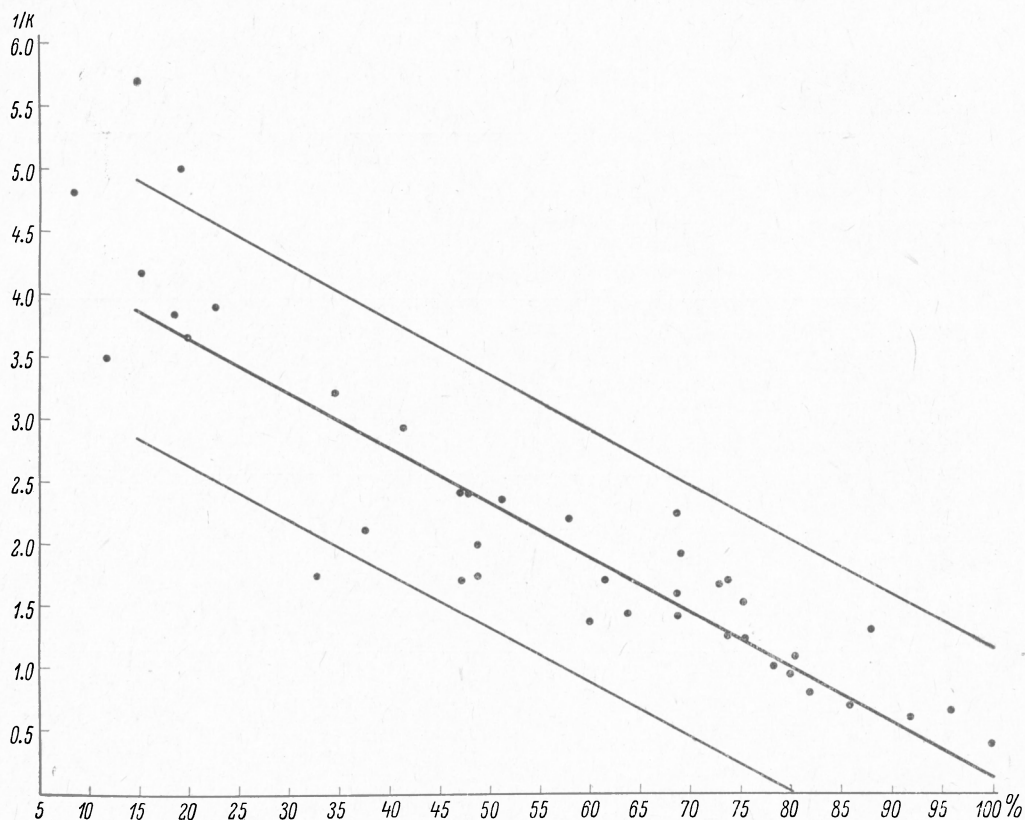


Рис. 3. Изменение величины $\frac{1}{k}$ в зависимости от экстенсивности заражения (в %); показаны линия регрессии и 95% доверительная зона.

вопрос остается открытым. Поэтому мы предпочли исключить эти ряды при составлении уравнения регрессии и расчетах доверительного интервала для экстенсивности заражения от 15% и выше. Но при вычислении среднего значения и доверительного интервала k при меньшем заражении были учтены и эти ряды. С этой целью методом максимального подобия был произведен расчет общего k и его доверительного интервала для тех рядов в пределах экстенсивности заражения до 15%, вероятность гомогенности совокупности значений k которых была достаточно высока — $P > 0.10$ (табл. 2). Полученные значения общего k и его 95% доверительного интервала и были использованы при составлении модели распределения личинок овода для экстенсивности заражения ниже 15%.

Но вернемся к регрессии. Ее уравнение, составленное на основании данных табл. 1,

$$Y = 4.517 - 0.0436X, \quad (14)$$

где Y — значение $\frac{1}{k}$ для экстенсивности заражения X , выраженной в про-

Таблица 2

Определение общего показателя k для стад с экстенсивностью заражения до 15% методом максимального подобию
(Ленинградская обл.)

№ стада	Наименование хозяйства и год обследования	Индексы	$k_1 = 0.15$	$k_2 = 0.20$	$k_3 = 0.190$	$k_4 = 0.188$	$k_5 = 0.187$	$\frac{0.001 z_5^2}{z_5 - z_4}$
2	С-з «Заря», 1965.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	47.5362	35.8333	37.6824	38.0758	38.2756	0.0903
		$\frac{N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)}{z_i}$	$\frac{44.2575}{3.2787}$	$\frac{34.6082}{1.2251}$	$\frac{36.1873}{1.4951}$	$\frac{36.5133}{1.5625}$	$\frac{36.6851}{1.5905}$	
3	Ломоносовская птицефабрика, 1966.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	115.5376	87.1212	91.6110	92.5661	93.0512	0.1994
		$\frac{N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)}{z_i}$	$\frac{106.7227}{8.8149}$	$\frac{84.0482}{3.0730}$	$\frac{87.7691}{3.8419}$	$\frac{88.5555}{4.0103}$	$\frac{88.9565}{4.0947}$	
4	С-з «Всеволожский», 1966.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	262.4071	198.7216	208.7897	210.9311	212.0189	0.7589
		$\frac{N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)}{z_i}$	$\frac{246.9803}{15.4268}$	$\frac{197.1972}{1.5244}$	$\frac{205.4379}{3.3518}$	$\frac{207.1797}{3.7514}$	$\frac{208.0313}{3.9576}$	
6	Учебное хозяйство Вартемяки, 1965.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	218.9288	165.3883	173.8494	175.6493	176.5635	0.7130
		$\frac{N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)}{z_i}$	$\frac{191.2955}{27.6333}$	$\frac{154.7950}{10.5933}$	$\frac{160.8933}{12.9561}$	$\frac{162.1832}{13.4661}$	$\frac{162.8330}{13.7305}$	

Таблица 2 (продолжение)

№ стада	Наименование хозяйства и год обследования	Индексы	$k_1 = 0.15$	$k_2 = 0.20$	$k_3 = 0.190$	$k_4 = 0.188$	$k_5 = 0.187$	$\frac{0.001 z_5^2}{z_5 - z_4}$
7	С-з «Большевик», 1964.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	226.5588	172.7273	181.2448	183.0560	183.9760	0.4995
		$N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)$	198.5855	163.9151	169.7947	171.0215	171.6367	
		z_i	27.9733	8.8122	11.4501	12.0345	12.3393	
8	Ломоносовская птицефабрика, 1965.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	271.8483	207.8876	218.0093	220.1615	221.2547	0.0533
		$N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)$	258.5487	215.8142	223.1086	224.6241	225.3958	
		z_i	13.2996	-7.9266	-5.0993	-4.4626	-4.1411	
9	Учебное хозяйство Вартемяки, 1963.	$\sum \left(\frac{A_x}{x+k} \right)$	186.4851	142.7549	149.6741	151.1454	151.8927	7.4515
		$N \ln \left(1 + \frac{M}{k} \right)$	209.1584	174.7687	180.6353	181.8637	182.4854	
		z_i	-22.6733	-32.0138	-30.9612	-30.7183	-30.5927	
		Σz_i	73.7533	-14.7124	-2.9655	-0.3558	0.9788	9.6756
								$\frac{0.0007}{9.6749}$

$$\hat{k}_c = 0.188; V_{(k_c)} = \frac{0.001}{0.9788 - (-0.3558)} = 0.0007493$$

Число степеней свободы: $7-1=6$; $P > 0.10$

$$m_{(k_c)} = \pm \sqrt{0.0007493} = \pm 0.02737; t_{0.95} \cdot m_{(k_c)} = 2.447 \times 0.02737 = 0.067$$

95% доверительный интервал для k : 0.121—0.255

центах. Выборочное стандартное отклонение регрессии $s_{y/x} = 0.4875$. Выборочное стандартное отклонение коэффициента регрессии $s_b = 0.00307$. Значимость регрессии

$$\frac{b}{s_b} = \frac{0.0436}{0.00307} = 14.2;$$

при $41 - 2 = 39$ степенях свободы $P > 0.999$.

Теперь несложно определить значение и доверительный интервал $\frac{1}{k}$, а соответственно и k при любом проценте зараженных животных в стаде. Получив значение k и его интервал, можно рассчитать по формуле (13) среднюю численность личинок и ее интервал, а отсюда получить соответствующие значения средней интенсивности заражения. Далее, на основе предельных значений k по формуле (1)³ можно определить значения p и q , а затем, рассчитав по формуле разложения распределения (12)³ соответствующие ряды или воспользовавшись таблицами, определить по сумме накопленных частот классы, для которых эта сумма равна 0.95, 0.99 или 0.999. Порядковый номер соответствующего класса будет обозначать максимальное количество личинок на одном животном, которое можно встретить в стаде с вероятностью соответственно 0.05, т. е. в стаде из 20 голов, 0.01 — в стаде из 100 голов и 0.001 — в стаде из 1000 голов. Очевидно, что, беря за основу расчетов доверительные пределы k , мы получим пределы колебаний максимального количества личинок на 1 голову при разной экстенсивности заражения.

Такие расчеты были выполнены для всей шкалы экстенсивности заражения с интервалом 5%. Результаты приведены в табл. 3. Для сравнения в табл. 4 представлены соответствующие эмпирические данные по

Т а б л и ц а 3

Средние показатели и пределы интенсивности заражения крупного рогатого скота личинками II и III стадий обыкновенного подкожного овода при различной экстенсивности заражения. Модель
(доверительный интервал — 95%)

Экстенсивность заражения (в %)	Показатель дисперсии заражения k		Индекс численности овода (личинок на 100 животных)		Интенсивность заражения (личинок на одно зараженное животное)		Максимальное количество личинок на одно животное с вероятностью	
	средний	lim.	средний	lim.	средняя	lim.	до 1.0%	до 0.1%
5	0.188	0.121—0.255	6	5—7	1.18	1.14—1.28	1—2	2—3
10	0.188	0.121—0.255	14	13—17	1.41	1.30—1.68	2—3	3—6
15	0.259	0.205—0.353	23	21—25	1.51	1.37—1.65	2—4	4—7
20	0.275	0.215—0.381	34	30—39	1.72	1.52—1.96	3—5	6—8
25	0.292	0.225—0.414	49	42—58	1.95	1.66—2.33	4—6	7—12
30	0.312	0.237—0.454	69	54—83	2.23	1.81—2.77	5—9	8—17
35	0.334	0.250—0.503	88	68—115	2.51	1.95—3.29	6—12	9—21
40	0.360	0.265—0.563	113	83—156	2.82	2.08—3.89	6—17	10—30
45	0.391	0.282—0.640	141	99—207	3.14	2.20—4.59	7—20	11—36
50	0.427	0.300—0.742	174	115—272	3.48	2.29—5.45	7—25	12—44
55	0.471	0.321—0.883	210	130—354	3.81	2.36—6.44	8—41	13—75
60	0.525	0.345—1.092	248	144—457	4.13	2.39—7.61	8—50	13—80
65	0.592	0.373—1.462	290	154—585	4.45	2.37—9.00	8—55	11—90
70	0.684	0.406—2.155	330	161—747	4.71	2.30—10.67	7—58	10—98
75	0.802	0.444—4.115	372	165—963	4.95	2.20—12.84	6—70	9—125
80	0.972	0.491—45.454	412	164—1253	5.15	2.05—15.66	5—86	7—168
85	1.233	0.548—∞	451	85—1692	5.31	1.00—19.91	—	—
90	1.686	0.620—∞	492	90—2481	5.47	1.00—27.56	—	—
95	2.667	0.713—∞	554	95—4695	5.83	1.00—49.42	—	—
99	4.975	0.811—∞	758	99—23639	7.66	1.00—238.77	—	—

³ Сообщ. I. Паразитол., 2 (4) : 322—333.

Таблица 4

Средние показатели и пределы интенсивности заражения крупного рогатого скота личинками II и III стадий обыкновенного подкожного овода при различной экстенсивности заражения

(эмпирические данные)

Экстенсивность заражения (в %)	Количество наблюдений (число стад)	Индекс численности овода (личинки на 100 голов)	Интенсивность заражения (личинки на одно зараженное животное)	Максимальное количество личинок на одно животное
0—5.0	1	5	1.38	3
5.1—10.0	4	7—14	1.14—1.86	2—4
10.1—15.0	2	16—31	1.31—2.23	6—12
15.1—20.0	5	24—39	1.56—2.00	3—8
20.1—25.0	1	44	1.91	6
25.1—30.0	—	—	—	—
30.1—35.0	2	55—91	1.68—2.63	11—14
35.1—40.0	1	82	2.16	9
40.1—45.0	1	127	3.06	14
45.1—50.0	5	112—160	2.38—3.35	9—22
50.1—55.0	1	178	3.48	16
55.1—60.0	2	205—267	3.42—4.61	12—26
60.1—65.0	2	255—264	3.99—4.29	20—21
65.1—70.0	4	344—501	5.00—7.26	14—52
70.1—75.0	3	396—434	5.36—5.95	24—42
75.1—80.0	6	259—453	3.43—5.66	9—27
80.1—85.0	3	227—520	2.78—6.43	8—28
85.1—90.0	2	460—988	5.35—11.24	17—45
90.1—95.0	1	470	5.11	18
95.1—100.0	2	738—764	7.38—7.96	28—31

представленному в табл. 1 (Бреев, 1968) материалу. Нетрудно убедиться, что модель достаточно четко воспроизводит заложенные в ее основу материалы. Дальнейшая проверка модели покажет степень ее соответствия генеральной совокупности. Для пользования этой моделью и для ее проверки следует напомнить некоторые ограничения, положенные в ее основу: все показатели заражения личинками оводов относятся и соответственно должны быть получены на животных одной возрастной группы, т. е. или до 1 года, или от 1 до 3 лет, или от 4 лет и старше, находившихся в предыдущем сезоне в одинаковых условиях заражения яйцами овода, т. е. выпасавшихся в одном стаде. Гетерогенность состава стада при равной экстенсивности заражения всегда будет приводить к увеличению дисперсии заражения и соответственно к уменьшению величины k во многих случаях за пределы доверительного интервала со всеми вытекающими из этого последствиями. Для получения наиболее точных данных о количестве личинок овода в стаде учеты должны проводиться не ранее чем за 10—15 дней до и не позже 10—15 дней после начала выпадения зрелых личинок III стадии.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Начнем его с вопроса о факторах, определяющих постепенное увеличение показателя k по мере увеличения процента зараженных животных в стаде. Рассматривая рис. 2, нетрудно заметить, что, если бы величина k оставалась на уровне ее значений при слабом заражении животных оводом, т. е. примерно на уровне 0.2, то уже при экстенсивности 50% средняя численность личинок в стаде была бы порядка 6 на 1 голову, т. е. примерно в 4 раза больше, чем это имеет место в действительности. Отсюда видно, что по мере увеличения плотности популяции паразита действие факторов, ограничивающих его численность, усиливается, что и приводит к ограничению дисперсии заражения, а соответственно к увеличе-

нию показателя k . Детальный анализ характера этих факторов выходит за рамки нашего сообщения, но поскольку этот вопрос имеет принципиальное значение, в том числе для разработки наиболее рациональных с биологической точки зрения способов борьбы с оводами, то мы вкратце на нем остановимся.

Так как численность подкожных оводов на единицу территории ничтожна по сравнению с подавляющим большинством других вредных видов насекомых, нет оснований предполагать наличие стабилизирующей (отрицательной) обратной связи между плотностью популяции оводов и факторами внешней среды как абиотическими, так и биотическими.

Главную роль среди стабилизирующих численность факторов играют скорее всего факторы, связанные с хозяино-паразитными отношениями, в частности защитные реакции организма хозяина, приводящие к гибели большей части личинок еще в начальный период их жизни (Бреев, 1961, 1967). То, что их регулирующее действие происходит главным образом за счет увеличения смертности личинок по мере усиления интенсивности заражения, а не сказывается более косвенным путем через снижение плодовитости самок оводов, подтверждается фактами сравнительно малой изменчивости потенциальной плодовитости самок, т. е. количества яиц в яичниках. В то же время изменчивость размеров и сроков развития личинок I стадии очень велика (Вреуев, 1967).

Для каждого вида подкожных оводов, как и для других видов паразитов, должен существовать предел интенсивности заражения, т. е. количества особей паразита, способных развиваться на одной особи хозяина, определяемый хозяино-паразитными отношениями. Поскольку, вероятно, наиболее общим статистическим выражением хозяино-паразитных отношений является тип распределения паразитов в популяциях хозяина, наличие такого предела находит отражение в изменении меры дисперсии, в нашем случае экспоненты k , при увеличении плотности популяции паразита. Но поскольку такой предел неизбежно специфичен для каждой пары хозяина и паразита, можно ожидать такой же специфичности и для его статистической характеристики, если только избираемые для нее показатели будут достаточно чувствительными. В нашем случае таким показателем служит уравнение регрессии (14), определяющее как пределы, так и закономерность изменения экспоненты k при различной экстенсивности заражения животных оводами.

Важность получения такого рода показателей заключается прежде всего в обилии содержащейся в них информации, значительно превышающей имеющуюся в общепринятых до сих пор показателях численности паразитических видов — экстенсивность и интенсивность заражения, индекс численности и т. д. О ее обилии можно судить по составленной нами модели (табл. 3), все данные которой, за исключением заданных величин экстенсивности заражения, являются производными значений k , получаемых из уравнения (14). Но этим информация не ограничивается. При необходимости на основании все тех же значений k можно, например, рассчитать для любой экстенсивности заражения, в каких пределах будет находиться количество животных в стаде — с одной личинкой, двумя, тремя и т. д.

При анализе модели (табл. 3) обращает на себя внимание все более резкое увеличение доверительного интервала интенсивности заражения, и особенно индекса численности, после перехода линии регрессии за нулевую точку, координаты которой $X_0 = 58.19\%$; $Y_0 = \frac{1}{k} = 1.980$.

Интересно, что расширение происходит в обе стороны, т. е. не только увеличивается максимальная интенсивность заражения, но и уменьшается минимальная. Такая несколько неожиданная закономерность подтверждается тем не менее эмпирическими данными (табл. 4). В то же время средние значения остаются сравнительно небольшими, относительно все более и более приближаясь к минимальному пределу доверительного интервала.

Математически это объясняется тем, что, поскольку мы имеем прямолинейную регрессию, значения $\frac{1}{k}$, а соответственно и k в пределах доверительного интервала располагаются по шкале нормального распределения, но k — показатель степени, и потому соответствующие абсолютные показатели численности личинок овода располагаются по логарифмической шкале.

Здесь возникает вопрос — применимы ли в этих условиях принципы нормального распределения к распределению k ? Однако решение его относится уже к области математической статистики и находится вне компетенции автора.

При экстенсивности заражения более 80% нижняя граница доверительного интервала уходит за нулевую линию (рис. 3). Это означает, что $\frac{1}{k}$ становится как угодно малой, а $k \rightarrow \infty$. В этих условиях негативное биномиальное распределение переходит в распределение Пуассона.

С другой стороны, из уравнения (13) вытекает, что при очень большой экстенсивности заражения, когда $E \rightarrow 1$, $\frac{1}{1-E} \rightarrow \infty$ и соответственно $M \rightarrow \infty$. Это особенно заметно сказывается при малых значениях k .

Отсюда следует, что в случаях, когда паразит заражает всю популяцию хозяина и дисперсия заражения значительна, негативное биномиальное распределение вряд ли может служить моделью распределения паразита.

В нашем конкретном случае это означает, что при экстенсивности заражения от 70% и выше в пограничной зоне 95% доверительного интервала модель становится менее эффективной. Очевидно, для повышения ее эффективности необходимо наибольшее сужение доверительной зоны, что требует дальнейшего накопления эмпирического материала.

При построении модели для всей генеральной совокупности такие недостатки, т. е. потери в точности на отдельных участках, труднее устранимы, но если ограничиться задачей изучения распределения численности оводов в стадах скота на определенной территории, например в пределах области или соседних областей, и получить статистически представительную выборку, то несомненно можно обеспечить достаточно точную модель независимо от преобладающей степени заражения животных.

Из более общих вопросов, возникающих при анализе полученных результатов, наибольшее значение и интерес представляют сама принципиальная возможность создания статистических моделей распределения паразитов в популяциях хозяев и методы ее осуществления. Конечно, наша работа лишь первый шаг в этом направлении. Не исключено, что применение к нашему материалу какого-либо из других типов перерасеянных распределений, например из приводимых в статье Анскомба (1950), а именно: Томаса, Неймана, Полиа-Эппли и других, сможет дать более полное и строгое решение задачи.

Мы воспользовались негативным биномиальным распределением, учитывая его широкую приложимость для биологических объектов, тем более что первичный анализ сходимости эмпирических и теоретических рядов дал вполне удовлетворительные по статистической оценке результаты.

Можно ли только на основании хорошей сходимости фактических данных с эмпирически подобранной статистической моделью делать какие-либо выводы о характере биологических процессов, обуславливающих тот или иной характер распределения? К такой своего рода обратной дедукции, по крайней мере если речь идет о негативном биномиальном распределении, надо подходить очень осторожно. Специалисты, занимавшиеся теорией этого распределения, показали, что изменчивость вероятности осуществления тех или иных событий в рассматриваемой совокупности (т. е. в нашем случае вероятности появления того или иного количества личинок оводов на отдельных животных в стаде) может зависеть

от самых разных причин. При построении дедуктивных моделей можно исходить из взаимно исключаящих гипотез и тем не менее в итоге прийти к негативному биномиальному распределению (Feller, 1943; Skellam, 1952; Bliss a. Fisher, 1953; Bliss, 1958). Например, в нашем случае можно исходить из гипотезы, что вероятность заражения каждого животного в стаде яйцами овода остается постоянной, но вероятность выживания личинок, вышедших из яиц, меняется в зависимости от интенсивности заражения, или наоборот, что эта последняя вероятность остается постоянной, а изменчива вероятность заражения яйцами. И в том, и в другом случае результирующим будет негативное биномиальное распределение. Поэтому до накопления в каждом частном случае необходимых биологических данных нужно принять точку зрения Блисса (1958) и рассматривать это распределение просто как статистическое описание наблюдаемых фактов.

Несколько соображений о возможном приложении статистических моделей распределения паразитов в популяциях хозяев. Прежде всего они будут очень полезны при изучении динамики численности отдельных видов и факторов, ее определяющих. Эти вопросы в паразитологии остаются пока мало изученными, что связано в значительной степени с трудностями накопления достаточного фактического материала. Особенно это касается эндопаразитов, так как для точного учета их численности, как правило, необходимо вскрытие хозяев. Возможность установления функциональной связи между экстенсивностью и интенсивностью заражения значительно упрощает такой учет, поскольку для диагностики зараженности той или иной особи хозяина тем или иным паразитом вскрытие часто необязательно.

Далее, как было показано выше, наш первичный и, вероятно, далеко еще не полный анализ уже позволил установить для обыкновенного овода крупного рогатого скота наличие зависящей от плотности популяции обратной связи, стабилизирующей уровень численности овода (рис. 2). Этот факт — хороший паразитологический пример в пользу получающего все большее признание среди экологов принципа главенствующей роли плотности популяции в управлении факторами, контролирующими численность вида (см., например, Nicholson, 1933; Викторов, 1967).

Анализ распределения экспоненты k , и в частности построение графиков, аналогичных изображенному на рис. 2, методически интересен еще и тем, что дает возможность не только выявить наличие, но и путем экстраполяции количественно оценить интенсивность действия зависящих от плотности популяции факторов, регулирующих ее численность. Важно и то, что для такого анализа не обязательны многолетние наблюдения над изменением численности изучаемого вида. Достаточно получить параметры его распределения при различных плотностях популяций, например из разных точек ареала, при условии, конечно, что характер регулирующих факторов при этом не меняется.

Так, в нашем случае, при средней численности личинок 0.25 на 1 голову в стаде экспонента $k=0.26$ (табл. 3). При увеличении плотности до 1.75 личинок на 1 голову, т. е. в 7 раз, что соответствует экстенсивности заражения 50% (табл. 3), теоретическая численность, вычисленная по формуле (13), при условии экстраполяции меры дисперсии, характерной для слабого заражения ($k=0.26$), должна быть равной 3.5 личинки на 1 голову. Иначе говоря, в этих условиях интенсивность действия ограничивающих плотность популяции факторов, если принять за единицу их действие при плотности 0.25 личинки на 1 голову, возрастает в 2 раза. При увеличении плотности до 4.0 личинок на 1 голову, т. е. в 16 раз (экстенсивность 80%), теоретическая численность при тех же условиях равна 126.6 личинки на 1 голову, т. е. интенсивность ограничения возрастает уже более чем в 30 раз.

Но понимание естественных факторов, регулирующих численность вредных видов, — основная предпосылка для разработки рациональной стратегии и тактики борьбы с ними. В частности, для тактики борьбы

с подкожными оводами крупного рогатого скота в настоящее время, когда стало реальным решение задачи их искоренения на значительных территориях, весьма существенно, например, знать, какова общая численность личинок на слабо зараженных животных, на которых часто не обращают внимания при проведении противооводовых обработок, или какова максимальная численность личинок при малой экстенсивности заражения скота — 5—10%? Выявленная закономерность распределения личинок позволяет ответить на эти вопросы. Сейчас для борьбы с подкожными оводами наиболее широко применяются инсектициды системного действия, вводимые тем или иным путем в организм животных еще до появления клинических признаков инвазии. Схема испытаний эффективности таких инсектицидов заключается в том, что группе опытных животных вводят инсектицид в той или иной дозе, а затем через несколько месяцев после появления личинок в подкожных капсулах сравнивают количество личинок у опытных и контрольных животных. На основании этих данных вычисляют процент погибших личинок, что и служит основной характеристикой эффективности испытываемого препарата. При этом предполагается, что количество личинок у опытных и контрольных животных должно быть одинаковым, независимо от размера опытных и контрольных групп и степени заражения оводами данного стада. Однако такое предположение явно неосновательно, если учесть значительную дисперсию личинок в стаде. Вследствие этого во многих случаях испытания разными авторами одних и тех же препаратов в одних и тех же дозах дают несравнимые результаты, что приводит к значительным непроизводительным потерям времени и средств. Знание закономерности распределения личинок и в этом случае позволяет только на основании данных об экстенсивности заражения оводами животных в хозяйстве, где ведут опыты, определить количество животных в опытных и контрольных группах для получения результатов с заданной степенью достоверности или, наоборот, определить степень достоверности полученных результатов при известных размерах групп.

Можно было бы привести и другие примеры, но вряд ли это необходимо, тем более что каждый паразитолог, интересующийся численностью изучаемых им видов, сможет, наверное, найти свои. Остается лишь констатировать, что возможности применения в паразитологии статистических моделей распределения паразитов в популяциях хозяев достаточно широки.

Первоочередные задачи дальнейшего исследования состоят в проверке полученной нами модели, в поисках моделей распределения других видов паразитов, в оценке широты и особенностей применения для этой цели негативного биномиального распределения. Эти исследования, вероятно, приведут и к постановке ряда уже чисто биологических вопросов, касающихся уровня численности отдельных видов, ее динамики и факторов, ее определяющих.

Выражаю искреннюю признательность профессору П. В. Терентьеву за его предложение попытаться применить негативное биномиальное распределение на нашем материале, за его постоянные внимание и советы, без которых вряд ли могла быть выполнена эта работа; профессору Ч. И. Блиссу (Ch. I. Bliss), любезно приславшему крайне необходимые отписки его статей; Ш. Б. Баратову и А. С. Мустафаеву за предоставление материалов учетов зараженности скота личинками оводов.

Л и т е р а т у р а

- Б р е е в К. А. 1961. Биологические основы борьбы с подкожными оводами. Энтомол. обозр., 40 (1) : 76—97.
- 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.) В р е у е в К. А. 1967. On the variability of developmental periods of I-st instar larvae of *Hypoderma bovis* De Geer and the causes of their migration in host organism. *Wiadomosci Parazytologiczne*, 13 (4—5) : 579—584.

- Б р е в К. А. 1968. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. I. Негативное биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов. Паразитол., 2 (4) : 322—333.
- В и к т о р о в Г. А. 1967. Проблемы динамики численности насекомых на примере вредной черепашки. Изд. «Наука» : 1—269.
- A n s c o m b e F. J. 1950. Sampling theory of the negative binomial and logarithmic series distributions. Biometrika, 37 (3—4) : 358—382.
- B l i s s C. I. 1958. The analysis of insect counts as negative binomial distributions. Proceed. Tenth Internat. Congress Entomol., 2 : 1015—1032.
- B l i s s C. I. a. R. A. F i s h e r 1953. Fitting the negative binomial distributions to biological data and note on the efficient fitting of the negative binomial. Biometrics, 9 (2) : 176—200.
- B l i s s C. I. a. R. G. O w e n. 1958. Negative binomial distributions with a common k . Biometrika, 45 (1—2) : 37—58.
- F e l l e r W. 1943. On a general class of «contagious» distributions. Ann. Math. Stat., 14 : 389—400.
- N i c h o l s o n A. G. 1933. The balance of animal population. Journ. Animal Ecology, 2 (1) : 132—178.
- S k e l l a m J. G. 1952. Studies in statistical ecology. I. Spatial pattern. Biometrika, 39 (3—4) : 346—362.

ON THE DISTRIBUTION OF CATTLE GRUBS IN THE HERDS
OF CATTLE. II. EXPONENT k OF THE NEGATIVE BINOMIAL
DISTRIBUTION AS A MEASURE OF DISPERSION OF ANIMAL
INFESTATION WITH CATTLE GRUBS

K. A. Breyev¹

S U M M A R Y

In studying exponent k of the negative binomial distribution, employed for modeling the distribution of cattle grubs in the herds of cattle, its values were found to increase with increasing incidence of infestation. This correlation is due to a more intensive effect of factors limiting the number of warble-flies with increasing density of their populations. According to equation of regression: $Y = 4.517 - 0.0436 X$, where $Y = \frac{1}{k}$, X — per cent of infested animals in herd, the model was computed showing changes in the number of *H. bovis* larvae with changing incidence of infestation. The range of application of such models is discussed.
