

УДК 576.895.133:597.553.2(235.211)

© 1992

ЕЩЕ РАЗ О СТАТИСТИЧЕСКОМ АНАЛИЗЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ГЕЛЬМИНТОВ

И.А. Евланов, Г.С. Розенберг

Показано влияние особенностей биологии хозяина на формирование пространственной структуры популяций гельминтов. Установлено, что действие и взаимодействие факторов среды I и II порядка обуславливают различную степень рассеивания гельминтов в разных паразитарных системах. Постоянно изменяющееся соотношение выработки устойчивости между организменным и популяционным уровнем позволяет объяснить особенности распределения гельминтов среди хозяев в зависимости от возраста и сезона года.

Естественный процесс углубления знаний о взаимоотношениях, складывающихся в паразитарных системах, не обошелся без использования приемов статистики. Наиболее широкое распространение она получила при исследовании особенностей пространственной структуры популяций гельминтов рыб.

В использовании статистических приемов для установления характера частотного распределения гельминтов среди хозяев можно выделить определенные этапы.

Первый этап характеризует накопление первичной информации о характере распределения паразитов. В результате многочисленных работ было установлено, что распределение паразитов в популяции их хозяев в большинстве случаев аппроксимируется негативным биномиальным распределением (НБР) (Бреев, 1972; Иешко, 1988; Федоров, Ласкин, 1980; Crofton, 1971, и др.). В то же время отмечалась возможность использования пуассоновского и биномиального распределений (Бреев, 1972; Цейтлин, 1982, и др.).

Второй этап связан с попытками осмыслить полученный материал. Главным выводом многих работ стала констатация того факта, что очень часто наблюдается слабое соответствие между эмпирическими и теоретическими частотами распределений (Иешко, 1988, и др.). В решении этого противоречия четко обозначилось несколько приемов. Одни авторы (Цейтлин, Лобанов, 1986) считают, что НБР, Пуассона и биномиальное распределения являются недостаточно эффективными для использования в гельминологических исследованиях и нужен поиск новых распределений. Появляются сведения о возможности применения других распределений — Релея и Максвелла (Герасев, Старовойтов, 1988).

Без анализа причин, обусловивших наличие столь широкого разнообразия различных типов распределений, последовали попытки их биологической интерпретации, которая оказалась крайне противоречивой. Федоров (1981) указывает, что причиной слабого соответствия эмпирических частот НБР теоретическим является наличие в выборке небольшого числа гиперинвазированных особей хозяина, что нарушает меру агрегированности популяции паразитов. Им установлено, что в случае искусственного изъятия из расчетов таких особей перезараженных хозяев, их распределение показывает высокую сходимость с НБР. Он считает, что существенным условием соблюдения НБР является однородность выборки в экологическом и других (генетическом) отношениях. Другие авторы (Борисова, Чернигина, 1988)

указывают, что различный характер распределения цестоды *Bothriocephalus acheilognathi* (НБР и Пуассона) в одновозрастной группе карпа обусловлен технологией рыбопроизводства. В свое время Андерсон и др. (Anderson e.a., 1978) показали, что НБР характеризует завершение процесса инвазии хозяина паразитами. Согласно взглядам Старовойтова (1990) НБР соответствует процессу элиминации паразитов.

Некоторые исследователи изменение характера частотного распределения пытаются связать с биологическими явлениями. Они считают (Иешко, 1988; Иешко, Томнатик, 1988), что изменение типа распределения и его параметров свидетельствует о том, что гельминты в данном случае выступают как фактор отбора.

Третий этап связан с применением более сложных (многопараметрических) статистических приемов. Одни авторы (Павлов, Иешко, 1986; Иешко, 1988) предлагают для установления пространственной структуры популяций гельминтов использовать Гамма-закон, другие (Palcata, Dobson, 1988) — проводить оценку пространственной структуры популяций гельминтов на основе максимальной вероятностной оценки линейной и нелинейной регрессии при отрицательно-биномиальном распределении. Показана возможность использования имитационных моделей в трехмерном пространстве (Janovy, Kutish, 1988) или двухмерное гамма-распределение (Reeve e. a., 1989).

Однако и эти более сложные математические модели не дали принципиально новых знаний об особенностях формирования пространственной структуры популяций гельминтов.

Следует признать, что применение математических методов в паразитологию пришло сравнительно недавно. В других разделах экологии, в частности в фитоценологии, первый этап сравнения эмпирически полученных распределений видов по площади фитоценоза с некоторыми теоретическими распределениями приходится на начало нашего века, «пик» исследований — на 50-е годы, осмысление — начало 60-х годов (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969). Наиболее часто применяемыми распределениями в фитоценологии были: биномиальное, пуассоновское, экспоненциальное, нормальное (гауссово), логарифмически-нормальное, распределение Вейбулла, кривые Пирсона и др. Подчеркнем, что такое статистическое описание не несет никакой объяснительной функции строящейся теории. Действительно, статистика позволяет только отвергать проверяемые гипотезы, так как основной ее целью является построение правил для вынесения решений на основе данных наблюдений. Тот факт, что по тому или иному критерию предлагаемая гипотеза не отвергается совсем, не означает ее справедливости. Более того, нередки случаи, когда несколько теоретических распределений будут соответствовать ходу эмпирической кривой — в фитоценологии эта ситуация подробно обсуждалась нами (Розенберг, 1984, с. 45—46). Подобное отмечается и при изучении пространственной структуры гельминтов. Так, Браттей (Bratney, 1988) на примере паразитарной системы окунь—*Acanthocephalus lucii* сообщает, что распределение скребня в течение всего года хорошо аппроксимируется тремя распределениями (НБР, Пуассона, нормальным).

Каждое теоретическое распределение в своей основе содержит вероятностную модель, которая и выступает в качестве «объяснительного начала». Так, нормальное распределение построено на предположении, что анализируемая случайная величина представляется суммой независимых случайных величин с одинаковым законом распределения, т. е. исходный параметр находится под воздействием большого числа случайных факторов, среди которых нет ярко выраженного доминирующего воздействия. Логарифмически-нормальное распределение применимо для случайных величин, которые образуются в результате перемножения большого числа независимых случайных величин со сходным законом распределения. Распределения Рэлея и Максвелла представляют собой двух- и трехмерный аналоги нормального распределения, пространственный аналог распределения Пуассона описывает распределение числа точек, попавших на площадь τ при средней плотности распределения точек λ

(причем λ сравнительно мало; это дает основание называть закон Пуассона еще законом редких событий).

Выдвижение той или иной гипотезы подразумевает соответствие наблюдаемого явления вероятностной модели закона распределения, а это — процесс неформализуемый и отражающий в значительной степени точку зрения исследователя на феномен (в более общем случае парадигму, к которой принадлежит исследователь).

С этой точки зрения представляет интерес высказывание одного из основоположников применения статистических методов в популяционной паразитологии Бреева (1976, с. 124), который писал: «... следует подчеркнуть, что для биолога занятия математикой с ее строгими и изящными логическими конструкциями увлекательны, но опасны и нуждаются в регулярном контроле. Он состоит в постоянном биологическом осмыслении и сопоставлении факторов по возможности наибольшего числа промежуточных состояний исследуемых процессов».

Таким образом, поиск «слабых» мест собственно в статистических методах («инструмент» исследования) для анализа пространственной структуры популяций гельминтов, а тем более биологическая интерпретация тех несоответствий, которые обнаружены между теоретическими и эмпирическими частотами распределений, является некорректным. Разная степень рассеивания гельминтов в популяции хозяина (которая обуславливает тот или иной тип распределения) во многих случаях может быть объяснена особенностями экологии хозяина. Таким образом, приоритет биологических знаний над способом обработки результатов исследования несомненен.

Список литературы

- Борисова В. И., Чернигина Н. А. Исследование закономерностей распределения цестоды ботриоцефалус в разновозрастных группировках молоди карпа // Наземные и водные экосистемы. Горький, 1988. С. 98—102.
- Бреев К. А. Применение негативно биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. Л., 1972. 70 с.
- Бреев К. А. Применение математических методов в паразитологии // Изв. НИИ озер, речн. и рыбн. хоз-ва. 1976. Т. 105. С. 109—126.
- Василевич В. И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 232 с.
- Герасев П. И., Старовойтов В. К. Динамика численности *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) на судаке *Stizostedion lucioperca* Курского залива // Эколого-популяционный анализ паразито-хозяйинных отношений. 1988. С. 109—126.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967.
- Иешко Е. П. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука, 1988. 118 с.
- Иешко Е. П., Томнатики В. Е. Особенности взаимодействия между популяциями *Dactylogyrus vastator* (Monogenea, Dactylogyridae) и сеголетков карпа // Тр. ЗИН АН СССР. 1988. Т. 117. С. 99—106.
- Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. Модель распределения паразитов // ДАН СССР. 1986. Т. 289, № 3. С. 746—748.
- Розенберг Г. С. Модели в фитоценологии. М.: Наука, 1984. 240 с.
- Старовойтов В. К. Распределение численности *Ancyrocephalus paradoxus* (Monogenea) у сеголетков судака // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. М., 1990. С. 141—142.
- Федоров К. П., Ласкин Б. Ф. Автоматизированная обработка гельминтологических материалов. Новосибирск: Наука, 1980. 96 с.
- Федоров К. П. Математические методы изучения популяций паразитов // Итоги науки и техники. Зоопаразитология. 1981. Т. 7. С. 134—184.
- Цейтлин Д. Г. Распределение некоторых видов нематод в популяциях их хозяев // Гельминты в пресноводных биоценозах. М., 1982. С. 200—208.
- Цейтлин Д. Г., Лобанов А. Л. Изучение особенностей распределения численности *Samallanus lacustris* в хозяевах различных категорий // Вопросы биоценологии гельминтов. М., 1986. С. 130—137.
- Anderson R. M., Whitfield P. B., Dobson A. B. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by the cercariae of *Transversotrema patialensa* // Parasitology. 1978. Vol. 77. P. 189—200.

- Brattey J. Life history and population biology of adult *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala: Echinorhynchidae) // *J. Parasitol.* 1988. Vol. 74. N. 1. P. 72—80.
- Crofton H. D. A quantitative approach to the parasitism // *Parasitology.* 1971. Vol. 61. P. 179—193.
- Janovy J., Kutish G. W. A model of encounters between host and parasite populations // *J. Theor. Biol.* 1988. Vol. 134. P. 391—401.
- Palcata S. W., Dobson S. W. The relation between the number of parasites / host age: population dynamics cause and maximum likelihood estimation // *Parasitology.* 1988. Vol. 96. P. 197—210.
- Reeve J., Kerans B. L., Chesson P. Combining different form of parasitoid aggregation: effect on stability and patterns parasitism // *Oikos.* 1989. Vol. 56, N. 2. P. 233—239.

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
Тольятти

Поступила 21.06.1991

ONCE AGAIN ON THE STATISTICAL ANALYSIS OF THE SPATIAL STRUCTURE OF HELMINTH POPULATIONS

I.A. Evlanov, G.S. Rosenberg

Key words: population, helminth, spatial structure, statistical analysis

SUMMARY

Rightfulness of the statistical method application for the analysis of spatial structure of helminth populations is considered. It is stressed that the statistical description does not support the suggested hypothesis. It only permits the tested hypotheses to be rejected since its main aim is to make rules for drawing conclusions on the basis of observation data.
