

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЛИЧИНОК ОВОДА (*Oestrus ovis* L.) В ПОПУЛЯЦИИ ХОЗЯИНА

В.А. МАРЧЕНКО

доктор биологических наук

*Институт систематики и экологии животных СО РАН,
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11, e-mail: Oestrus@mail.ru*

Изучено влияние различных факторов среды на характер распределения личинок овечьего овода в популяции хозяина. Показано, что соответствие модели негативного биномиального распределения просматривается только в популяциях, подвергнутых воздействию мощных элиминирующих факторов (инсектицидный пресс и продолжительное действие защитных сил организма хозяина).

Ключевые слова: *Oestrus ovis*, распределение паразита, зараженность, факторы среды.

Распространение паразита и распределение его в популяции хозяина – это основные характеристики пространственной структуры популяции. Знания пространственной структуры представляют не только теоретический интерес, но и являются существенным оптимизирующим фактором в организации ограничительных мероприятий. Они вместе с характеристикой численности лежат в основе эпизоотологического прогноза при оводовой инвазии и служат критерием степени вмешательства в паразитарную систему.

Выяснение распределения личинок необходимо по ряду причин. Во-первых, распределение является одной из основных популяционных характеристик паразитического вида. Во-вторых, не учитывая распределение личинок, невозможно достаточно объективно оценить вредоносность овода, правильно понять закономерности регуляции его численности и что не менее важно – рационально организовать систему противооводовых мероприятий.

Цель работы – охарактеризовать ряд основных факторов, влияющих на распределение личинок овода в популяции хозяина и дать им практическую интерпретацию.

Материал и методы

В работе использованы материалы исследований в 1980–2003 гг. в различных овцеводческих районах Сибири: в Республике Алтай в высокогорном Кош-Агачском районе Юго-Восточного Алтая и в Шебалинском районе, находящемся на пограничном участке Центрального и Северного Алтая, в Пий-Хемском районе Республики Тыва, расположенном на северо-западном участке Тувинской межгорной впадины и в Ольхонском районе Иркутской области (Прибайкалье). Исследования вели в условиях полевых стационаров, в зимний период выезды к месту полевых работ совершали по мере необходимости. Зараженность овец личинками овечьего овода устанавливали путем вскрытия голов овец, убитых на мясокомбинатах или в хозяйствах.

При вскрытии учитывали численность, локализацию, возраст личинок, возраст и породную принадлежность овец. По результатам вскрытий подсчитывали среднюю численность (СЧ) личинок, индекс обилия (ИО), среднюю интенсивность инвазии (ИИ), экстенсивность инвазии (ЭИ), среднюю зара-

женность (СЗ) – среднее значение показателей ЭИ выборок, уровень численности (УЧ) – среднее значение показателей численности (ИО) выборок. Результаты исследований подвергнуты статистической обработке [5, 6]. По мере необходимости приведены количество обследованных животных (n), средняя арифметическая (M), ее ошибка ($\pm m$), дисперсия (σ^2), коэффициент вариации (Cv), показатели эксцесса (Ex) и коэффициенты асимметрии (k_{as}), доверительный интервал при 95%-ном уровне значимости, проводился корреляционный и регрессионный анализы. Зараженность животных личинками овода сопоставляли на соответствие модели негативного биномиального распределения (НБР) согласно рекомендациям [2]. В материалах для некоторых выборок приводится значение экспоненты распределения k, ее ошибки (m_k) и вероятности P. Начальное значение k получено методом моментов, уточненное – в соответствующих случаях методом пропорции нулевого члена или методом максимального подобия. Соответствие теоретических и имперических рядов распределения определяли по критерию хи-квадрат (χ^2).

При анализе факторов, влияющих на распределение личинок в популяции хозяина, опирались на следующее. Средняя численность вида, как случайная величина, характеризуется тремя параметрами: математическим ожиданием; средним значением; дисперсией – величиной, характеризующей степень рассеяния частных значений от среднего уровня; распределением – совокупностью вероятностей появления каждого отдельного значения. При анализе численности в выборке из популяции получение двух первых параметров не составляет труда, а охарактеризовать вероятность этих величин в большинстве случаев не представляется возможным. Исходя из того, что среднее значение является величиной производной, функционально зависимой от вероятности, принимается следующее положение – в случае достоверного отличия или коррелятивной зависимости средних значений (в основном СЧ) при альтернативном факторном сравнении, оцениваемый фактор определяется как влияющий на распределение.

Результирующей реализации репродуктивного потенциала вида и совокупности воздействия биотических и абиотических факторов среды является средняя численность, в нашем случае рассматриваемая как средняя численность личинок в выборке из популяции хозяина. На характер распределения личинок в популяции хозяина могут влиять многие факторы: возраст, пол хозяина, площадь биотопа и степень передвижения по нему хозяина, исходная численность паразита, гетерогенность популяции хозяина по иммунобиологической активности, длительность контакта паразита с хозяином в онтогенезе и ряд других. Совокупность этих факторов имеет сложную пространственно-временную структуру, которую необходимо учитывать при анализе распределения личинок и соблюдать ряд условий, предъявляемых к такого рода выборкам. Основные условия заключаются в том, что рассматриваемые выборки должны охватывать более узкий промежуток времени, быть максимально однородными и достаточно представительными, что не всегда удается при сборе сведений об эндопаразитах крупных млекопитающих. И, соответственно, выводы по материалам, не отвечающим основным требованиям, нужно делать с известной степенью осторожности.

Результаты и обсуждение

В условиях гор юга Сибири все овцы до 15–18-месячного возраста однократно могли встречаться с оводом; овцы старше, достигшие половой зрелости, инвазируются два и более раз. Согласно этому, популяцию хозяина условно разделили на две группы – молодые и взрослые и исследовали их зараженность.

По результатам ежемесячных вскрытий 467 голов молодняка и 579 взрослых овец установлено, что показатели средней численности личинок находятся у молодняка в пределах $0,34 \pm 0,09$ и $17,3 \pm 4,4$, у взрослых – $0,5 \pm 0,08$

и $14,4 \pm 4,1$. Во всех попарно сравниваемых выборках нет достоверного отличия ($t_{05} 0,04-1,68$), за исключением сентября.

Наиболее информативно отображают первичное распределение инвазионного материала результаты вскрытий в сентябре–октябре (после окончания заражения). В эти месяцы практически нет различия в СЧ, что свидетельствует об отсутствии влияния возраста хозяина на начальное распределение паразитов. По-видимому, самка овода при откладке личинок не отдает предпочтение какой-либо возрастной группе овец. Принимая во внимание преобладание абсолютных показателей численности в зимне-весенний период (с декабря по апрель), до начала массового выхода личинок на окукливание, можно предполагать о большей резистентности взрослых животных. Результаты весенне-летних вскрытий (где основная масса – погибшие овцы), показывают, что взрослые овцы переносят паразитирование большего количества личинок, а повторно инвазированные (взрослые) животные эффективнее подавляют численность паразита. Подобный вывод был сделан нами ранее на экспериментально инвазированных овцах (Марченко, 1985).

В меньшей степени можно предположить влияние пола хозяина на распределение личинок. Хотя половой диморфизм у овец выражен достаточно четко, но он мало связан с этологическими особенностями животного на пастбище, вряд ли влияет на выживаемость личинок и, следовательно, на распределение.

В пределах Алтае-Саянской горной страны обследовано 253 самца и 582 самки хозяина. Анализ материалов исследований убедительно доказывает отсутствие влияния пола хозяина на распределение паразита. Показатель СЧ личинок у самцов хозяина колебался от $0,4 \pm 0,21$ до $15,5 \pm 4,3$, у самок – от $0,35 \pm 0,3$ до $14,9 \pm 2,95$. Во всех случаях средние показатели численности личинок у различных половых групп овец достоверно не различаются ($t_{05} 0,08-1,45$). Не имеют существенных различий в соответствующие периоды показатели дисперсии (показатели самцов колеблются в пределах $1,96-424,36$, самок – $1,0-252,81$) и лимиты. Рассчитанные значения $k \pm m_k$, во всех выборках находятся в узких пределах ($0,1675 \pm 0,07-0,5258 \pm 0,08$), что указывает на сходство характера распределения.

Велика вероятность того, что на распределение личинок в популяции хозяина будет влиять исходная численность паразита. Последнюю можно охарактеризовать как соотношение числа особей паразита (имаго) к численности хозяина и размеру биотопа, занимаемого им. В первом приближении численность имаго можно заменить на среднюю численность личинок, как производную, прямо зависимую от первой. Сравнивая среднюю численность личинок в популяциях хозяина, распределенного с различной плотностью в биотопе (в нашем случае пастбища, где происходит заражение), мы получим представление об их зависимости. В таблице 1 приведена зараженность овец личинками овода в зависимости от концентрации их поголовья на пастбище.

При анализе материалов таблицы просматривается закономерность: с увеличением плотности популяции хозяина на единицу площади пастбищ увеличиваются экстенсивность инвазии и средняя численность паразита. Коэффициенты корреляции между плотностью размещения животных (голов/га пастбищ) и численностью – $0,560 \pm 0,47$, между плотностью и экстенсивностью заражения – $0,799 \pm 0,34$. Более четкая закономерность установлена в исследованиях Щербаня [8] на Северном Кавказе. Однако, в нашем случае, значение коэффициентов корреляции не достаточно велико, и в выборке 3 отображено несоответствие рассматриваемой закономерности. В представленной выборке вес анализируемого фактора невелик и, вероятно, нивелирован воздействием иных, в данной популяции более значимых факторов.

1. Зараженность овец личинками *Oestrus ovis* в зависимости от концентрации поголовья на пастбище (горные районы юга Сибири, сентябрь)

№ п/п	Число овец на 100 га пастбищ	Статистические показатели					
		n	M	±m	σ ²	lim	ЭИ, %
1.	56,4	158	11,85	1,62	408,0	0–184	68,3
2.	81,8	75	12,1	1,84	256,9	0–51	77,3
3.	84,8	100	35,4	2,81	791,2	0–1460	96,0
4.	98,3	50	22,34	2,39	287,3	0–71	94,0
5.	147,0	80	29,62	1,89	286,9	5–76	100
Коэффициент корреляции		с M _{сч} 0,560±0,47			с ЭИ 0,799±0,34		

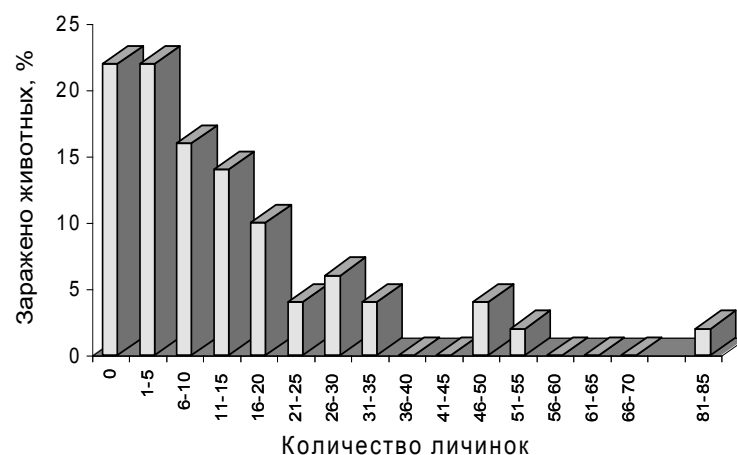
Изучение эпизоотической обстановки по эстрозу в ряде овцеводческих хозяйств показало, что одним из таких факторов, существенно влияющим на распределение, является рассредоточение популяции хозяина и паразита на площади биотопа. Иными словами, в горных районах это удаленность овец в период заражения от зоны выплода мух овода или смена выпасов. В горах, в начале июня, реже в конце мая, овец перегоняют на высокогорные летние выпаса, и обратно они возвращаются в конце августа–сентябре. Расстояние между зоной выплода мух (место выхода личинок на окукливание) и летними выпасами достигает 20–30 км. Образуется своеобразная «эшелонированность» распределения отар в глубину. Мухи овода в первую очередь и наиболее интенсивно заражают немногочисленных овец, находящихся в зоне выплода, менее – на расстоянии до 10–15 км и в значительно меньшей степени овец, удаленных на расстояние свыше 15 км. Впрочем, эта градиация интенсивности заражения довольно условна и имеет свои особенности в зависимости от хозяйственной и природно-географической характеристик местности. Влияние рассматриваемого фактора на распределение личинок в популяции хозяина хорошо иллюстрируется материалами вскрытий овец в Кош-Агачском районе в период заражения (июль–сентябрь) (табл. 2).

2. Зараженность овец личинками *Oestrus ovis* на различном удалении от зоны выплода мух (Кош-Агачский район, июль–сентябрь)

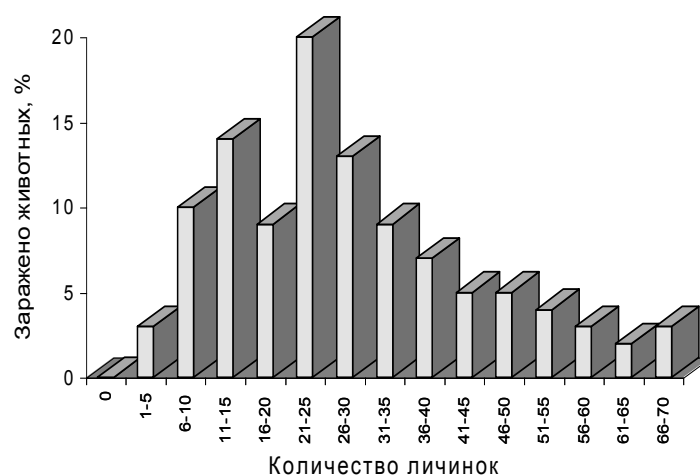
№ п/п	Удаленность от зоны выплода	Статистические показатели					
		n	M	±m	σ ²	lim	ЭИ, %
1.	В зоне	36	18,2	3,8	524,4	0–96	72,2
2.	5 км	28	7,2	2,3	156,2	0–64	64,3
3.	10 км	37	2,7	0,9	33,6	1–18	32,4
4.	16 км и более	19	0,4	0,2	0,6	0–3	26,3
Коэффициент корреляции		с M _{сч} - 0,946±0,23			с ЭИ - 0,959±0,19		

Максимально (ЭИ 72,2 %, СЧ 18,2±3,8) были заражены овцы, находившиеся в зоне выплода мух (Верхне-Чуйская котловина и прилегающие к ней долины), минимально (ЭИ 26,3 %, ИО 0,4±0,2) – на высокогорных летних выпасах, удаленных на 15 км и более. Показатели средней численности всех выборок достоверно отличаются между собой, кроме п. № 2 и 3, где $t = 1,75$. Между удаленностью овец от пастбищ и их зараженностью выявлена отрицательная коррелятивная зависимость. Коэффициенты корреляции с СЧ - 0,94, с ЭИ - 0,96.

На распределение личинок овода в популяции хозяина, по нашему мнению, оказывает большое влияние исходная численность паразита. Именно имагинальная фаза определяет вероятность частоты встречи с той или иной особью хозяина. На рисунке 1 (А, Б) приведено распределение частот паразита (%) в популяциях хозяина с различной численностью овода.



A



B

Рис. 1. Распределение частот личинок *Oestrus ovis* в выборках хозяина при различных уровнях численности паразита:

A – Шебалинский район, Республика Алтай; B – Ольхонский район, Иркутская область

В выборке из популяции хозяина в Шебалинском районе Алтая (рис. 1, A) 22,6 % животных не заражены, столько же несут по 1–5 личинок, а у четырех наиболее инвазированных животных (5,2 %) сосредоточено 27,3 % от общего числа личинок.

На рисунке 1 (B) отображено распределение частот паразитов в популяции овода на острове Ольхон оз. Байкал (Иркутская обл.), где $ИО_{им} 0,28$. Овцы заражены на 100 %, при $N = 80$ СЧ личинок составила $29,62 \pm 1,9$; $lim = 5-76$; $\sigma = 16,94$. В выборке все животные были инвазированы. Небольшим количеством личинок (1–5) заражены всего 9 овец, в четырех наиболее инвазированных животных (5,0 %) сосредоточено 11,6 % от общего числа всех личинок, максимальное число животных (19,2 %) заражено 21–25 экз. паразитов.

Сравнивая выборки, невозможно не увидеть разницу в распределении личинок. Так, σ в выборке из Шебалинского района в цифровом значении

больше, чем $M_{сч}$, а в Ольхонском районе, наоборот. Первая выборка удовлетворительно соответствует требованиям негативного биномиального распределения ($k = 0,3429 \pm 0,09$, $0,30 < P < 0,40$), вторая – не соответствует: распределение частот в ней приближается к туповершинной скошенной кривой нормального распределения ($k_{ас} 0,66$, $E_x - 2,72$). При $k_{ас} 0,5$ скошенность считается существенной, при $E_x > 3,0$ распределение является плосковершинным. Однако и вторую выборку мы не можем характеризовать нормальным распределением. Результаты расчета теоретических частот по ее параметрам показали неудовлетворительное соответствие империческим частотам ($0,05 < P < 0,10$).

Несомненно, что на распределение личинок влияет иммунобиологическая гетерогенность популяции хозяина и длительность контакта его с паразитом. В этом отношении есть смысл сравнивать показатели интенсивности инвазии в период заражения с конечным этапом паразитирования овода, так как ИИ наиболее точно отображает взаимодействие паразита и хозяина на организменном уровне за весь период паразитирования. В таблице 3 приведены результаты обследования двух возрастных групп овец в Кош-Агачском районе в период заражения (июль–сентябрь) и в период выхода личинок на окукливание (апрель–июль).

3. Интенсивность инвазии личинок *Oestrus ovis* в различные периоды их паразитирования (Кош-Агачский район)

Период вскрытия	Возраст группы	Статистические показатели					
		n	M	$\pm m$	σ^2	lim	t
Июль–сентябрь	Молодняк	78	15,75	1,94	17,15	1–96	2,78
	Взрослые	124	9,86	0,84	9,37	1–54	
Апрель–июнь	Молодняк	79	9,57	1,22	10,86	1–74	0,46
	Взрослые	56	8,80	1,11	8,31	1–36	

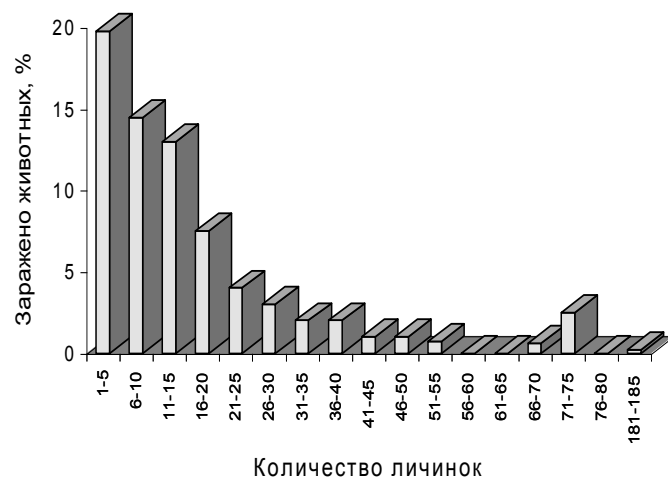
Из таблицы видно, что средняя ИИ в период заражения у молодняка достоверно выше, чем у взрослых ($15,75 \pm 1,94$ и $9,86 \pm 0,84$); отличаются показатели дисперсии и лимитов. В период выхода существующие отличия показателей не достоверны. Приведенные материалы показывают, что взрослая особь хозяина более эффективно подавляет численность паразита. Вскрытия в апреле–июле ни в коей мере не противоречат этому ввиду того, что подавляющее большинство животных обследовали после гибели. Относительное снижение средней ИИ у молодняка свидетельствует о меньшей его устойчивости к воздействию паразита.

По нашему мнению, на характер распределения оказывает влияние и продолжительность контакта паразита с хозяином. На рисунке 2 приведено распределение частот паразитов инвазированных животных из Кош-Агачского района. Рисунок 2 (А) отображает материалы вскрытий взрослых овец в октябре: $N = 158$; ЭИ = 68,3 %; $M_{ин} = 18,47 \pm 2,2$; $\sigma = 23,07$; lim = 1–184 лич. Показатель асимметрии к кривой нормального распределения составил $3,79 \pm 0,23$, величины эксцесса – $25,53 \pm 0,46$. В выборке большинство животных заражены небольшим числом паразитов (1–5), у четырех наиболее инвазированных овец (2,5 %) сосредоточено 19,6 % всех личинок. Приведенные показатели свидетельствуют о высокой степени агрегированности распределения паразита в выборке.

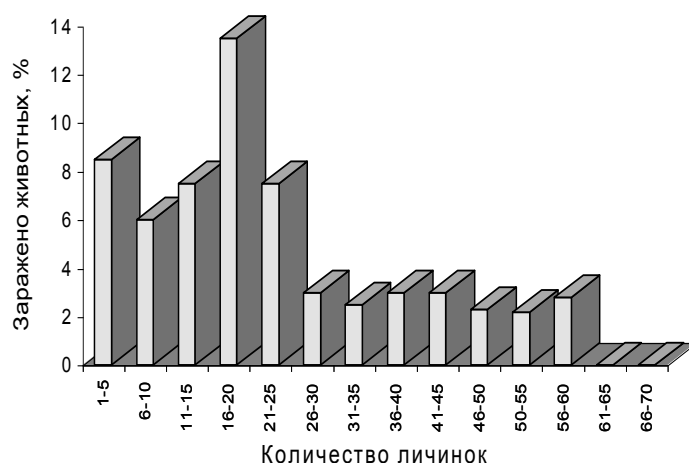
Заметно отличается распределение личинок овода у инвазированных животных, обследованных в феврале (рис. 2, Б). Обследовано 76 взрослых овец, ЭИ составила 61,8 %; $M_{ин} = 21,7 \pm 0,2$; $\sigma = 14,1$; lim = 4–60 лич.

Показатель $k_{ас}$ к кривой нормального распределения составил $1,05 \pm 0,3$, $E_x 3,3 \pm 0,6$. Хотя абсолютное значение ИИ выше, но достоверно не отличается от выборки в октябре ($t = 1,47$). Большая доля личинок сосредоточена в центральной части ряда распределения. Небольшим числом паразитов (1–10 лич.) заражено только 12 голов. Создается впечатление, что защитные силы организма хозяина «обрубают» концы ряда распределения и численность ли-

чинок стремится к определенной величине в его центре. Вероятно, преимущественно элиминируются микропопуляции с одиночными и большой численностью личинок. Приведенные материалы свидетельствуют о влиянии на распределение личинок длительности их контакта с организмом хозяина.



А



Б

Рис. 2. Распределение частот паразитов у инвазированных особей популяции хозяина (Республика Алтай, Кош-Агачский район):
А – октябрь; Б – февраль

К рассмотренным нами факторам, влияющим на распределение: можно добавить такие, как резистентность личинок, природно-климатическое разнообразие биотопов, антропогенный пресс и ряд других. Все они в той или иной мере влияют на вероятность заражения и выживаемость личинок в организме и, соответственно на характер распределения в популяции хозяина. В популяциях овечьего овода невысока вероятность случайного распределения личинок в организме хозяина. Для того, чтобы распределение было случайным, вероятность инвазии должна быть одинаковой для всех особей хозяина и всех особей паразита, т.е. каждая из них должна иметь одинаковые шансы быть

инвазированной или соответственно инвазировать. Отклонение от этих условий приводит к агрегированному распределению, а в паразитарной системе овечьего овода существует масса факторов, влияющих на вероятность как инвазирования, так и на восприимчивость хозяина, что ведет к перерасеянному распределению личинок. Чем выше степень перерасеянного распределения, тем выше число паразитов для каждого данного случая инвазии. Это означает, что большее число особей паразита сосредоточено в небольшом числе особей хозяина, иначе говоря большее число особей хозяина инвазировано незначительным количеством личинок или свободно от них.

Все исследованные нами выборки из популяций характеризуются отношением дисперсии к средней величине >1 и отвечают параметрам перерасеянного распределения. Перерасеянное распределение описывается с помощью многих статистических моделей, однако для паразитических видов наиболее подходящим и дающим наилучшее совпадение является отрицательное биномиальное [1–4, 7]. Сопоставление самых разнообразных выборок из популяций личинок овечьего овода с другими математическими моделями распределений – нормального, биномиального и Пуассона не принесло положительных результатов. И в нашем случае, наиболее приемлемой оказалась модель негативного биномиального распределения.

С прикладных позиций представляет интерес распределение личинок на самых разных этапах жизненного цикла паразита; осенью (после заражения) – для прогностической оценки эпизоотической ситуации по эстрозу и контроля эффективности ограничительных мероприятий и весной – при проведении вынужденных терапевтических обработок.

В осенний период в генерации овода, не подвергавшейся инсектицидным обработкам, распределение личинок, за редким исключением, плохо соответствует модели негативного бинома.

Совершенно противоположная ситуация в популяциях, непосредственно подвергавшихся инсектицидным обработкам. Они характеризуются высокой степенью соответствия эмпирических и теоретических рядов распределения ($0,30 < P < 0,99$).

Довольно неоднозначное положение складывается в весенних выборках. В популяциях хозяина, обследованных на мясокомбинатах, распределение личинок соответствует рассматриваемой модели ($0,50 < P < 0,70$).

В выборках, где представлены овцы, обследованные в хозяйствах (в основном погибшие), соответствия модели во многих случаях нет. Вероятно, сказывается значительная гетерогенность выборки, обусловленная патогенным действием овода, что привело к увеличению в выборках доли слабоустойчивых животных. В летних выборках, где доля погибших животных от оводовой инвазии существенно ниже, прослеживается соответствие модели негативного биномиального распределения.

Таким образом, соответствие модели просматривается только в популяциях, подвергнутых воздействию мощных элиминирующих факторов (инсектицидный пресс и продолжительное действие защитных сил организма хозяина).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №13-04-98079.

Литература

1. Бреев К.А. О распределении личинок подкожных оводов в стадах крупного рогатого скота. I. Негативное биномиальное распределение как модель распределения личинок оводов // Паразитология. – 1968. – Т. 2, Вып. 4. – С. 322–333.
2. Бреев К.А. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов. – Л.: Наука, 1972. – 70 с.
3. Бреев К.А., Минарж Я.К. О статистической характеристике хозяино-паразитных отношений обыкновенного подкожного овода крупного рогатого

скота *Hypoderma bovis* (Hypodermatidae) в разных частях ареала // Паразитология. – 1979. – Т. 13. – Вып. 2. – С. 93–102.

4. Кеннеди К. Экологическая паразитология. – М.: Мир, 1978. – 230 с.

5. Рокицкий П.Ф. Основы вариационной статистики для биологов. – Минск, 1961. – 221 с.

6. Снедекор Д.У. Статистические методы в применении в сельском хозяйстве и биологии. – М.: Сельхозгиздат, 1961. – 487 с.

7. Фрисман Е.Я., Гинзбург Э.Х., Федоров К.П. Стохастическая модель гельминтологического заражения. Сообщение 2. Приложение модели // Паразитология. – 1975. – Т. 9, Вып. 2. – С. 112–121.

8. Щербань Н.Ф. Эстроз овец. – М.: Колос, 1976. – 135 с.

Distribution of *Oestrus ovis* L. larva in host population

V.A. Marchenko

Influence of different factors of environment on character of distribution of *Oestrus ovis* larvae in host population is examined. It is shown that accordance of model of negative binomial distribution is looked over only in the populations exposed to influence of insecticide press and long action of protective forces of host's organism.

Keywords: *Oestrus ovis*, distribution of parasite, infection, factors of environment.