

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧИСЛЕННОСТИ ЦЕСТОДЫ *DITESTOLEPIS* *DIAPHANA* (CHOLODKOWSKY 1906) В ПОПУЛЯЦИИ ОБЫКНОВЕННОЙ БУРОЗУБКИ (*SOREX ARANEUS* L. 1758) КАРЕЛИИ

Е. П. ИЕШКО¹, В. С. АНИКАНОВА¹, Ю. Л. ПАВЛОВ²

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Институт прикладных математических исследований Карельского научного центра РАН

Представлены данные по динамике численности цестоды *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky 1906) в популяции обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L. 1758) Карелии. Показано, что численность цестод, паразитирующих в кишечнике бурозубки, в исследованных биотопах моделируется негативно-биномиальным распределением (НБР). Оценки параметров распределения позволяют получить статистически достоверные показатели численности паразита и судить об устойчивом характере взаимоотношений в системе паразит – хозяин (баланс устойчивых и неустойчивых к заражению особей хозяина).

E. P. IESHKO, V. S. ANIKANOVA, Y. L. PAVLOV. PATTERNS IN THE DISTRIBUTION OF THE CESTODE *DITESTOLEPIS DIAPHANA* (CHOLODKOWSKY 1906) ABUNDANCES IN COMMON SHREW POPULATION IN KARELIA

Data are presented on the dynamics of the cestode *Ditestolepis diaphana* (Colodkowsky 1906) abundance in the common shrew (*Sorex araneus* L. 1758) population in Karelia. It is shown that the abundance of cestodes parasitizing in shrew intestines in the habitats investigated conforms to the negative binomial distribution (NBD). Estimating distribution parameters we get statistically reliable indicators of the parasite abundance, and postulate steady relationships to exist in the host-parasite system (a balance of host individuals resistant or non-resistant to the infestation).

Ключевые слова: цестода *Ditestolepis diaphana*, обыкновенная бурозубка, паразито-хозяинные отношения.

Введение

Исследования численности животных опираются на выборочные данные, т. е. оценку плотности популяции на каком-то ограниченном пространстве, которая составляет только часть территории обитания популяции. Поскольку распределение особей в пространстве неравномерно, для получения достоверных значений оценки численности необходимо иметь не только репрезентативное число проб, но и пробы, собранные с учетом простран-

ственной структуры популяции животного. Это особенно важно для паразитических видов. Заметим также, что для анализа полученных средних значений и других статистических показателей необходимо знать тип распределения численности животных.

В настоящее время является устоявшимся представление о том, что численность паразитов имеет агрегированный тип, а негативно-биномиальное распределение (НБР) служит наиболее адекватной моделью распределения (Бреев, 1972; Crofton, 1971a, b; Anderson, May,

1978; Haukisalml, 1986; Behnke et al., 1999; Ribas, Casanova, 2005; Stear et al., 2007; Brunner, Ostfeld, 2008). В природных условиях существует большое разнообразие механизмов, формирующих перераспределенное (агрегированное) распределение паразитов. Ведущими можно назвать два наиболее важных – неоднородность восприимчивости хозяев к заражению и изменчивость дозы заражения, обусловленной пространственной или временной неоднородностью распределения инвазионного начала в местах обитания хозяина (Anderson et al., 1978). На основании анализа встречаемости различных видов паразитов нами (Павлов, Иешко, 1986) была построена математическая модель паразито-хозяйинных отношений, опирающаяся на НБР. Негативно-биномиальное распределение определяется двумя параметрами p и k . Значение параметра k наиболее широко обсуждается в современной паразитологической науке, как обратный показатель агрегированности, т. е. чем меньше k , тем выше агрегированность и наоборот. Применение этого показателя позволяет характеризовать отношения паразит – хозяин, по которым можно оценивать и сравнивать различия зараженности животных в разные сезоны, годы, различных территорий и различных возрастных групп хозяев (Stear et al., 2007).

Разработанная нами модель являлась дальнейшим развитием представлений R. M. Anderson (1974) и базировалась на разделении этапов заражения (первый этап – начало заражения или заражение незрелыми паразитами и второй – половозрелыми стадиями развития паразитов, т. е. когда паразиты прижились). На начальном этапе заражения, в тех случаях, когда в популяции паразитов доминируют личиночные или неполовозрелые стадии, а хозяева не способны эффективно влиять на приживаемость, распределение численности паразитов соответствует Гамма-закону, а при отсутствии поступления паразитов, когда хозяин контролирует приживаемость паразитов, численность паразитов моделируется НБР. При этом в тех случаях, когда хозяева однородны по восприимчивости к заражению паразитами, их распределение моделируется законом Пуассона. Смешанный характер НБР, формируемого при взаимодействии логнормального, Пуассона и Гамма распределений, отмечался ранее (Hunter, Quenouille, 1952). Некоторыми авторами высказывалась гипотеза о том, что устойчивость хозяев к заражению имеет генетическую природу и данный эффект имеет нормальное распределение (Falconer, Maskau, 1996), однако современные данные указывают, что экспрессия генов характеризуется Гамма распределением (Hayes, Goddard, 2001).

В качестве объекта исследования нами были использованы данные по зараженности цестодой *D. diaphana* обыкновенной бурозубки.

Жизненный цикл цестоды хорошо изучен (Kisielewska, 1961; Vaucher, 1971; Jourdane, 1975). Кроме дефинитивного он включает одного промежуточного хозяина, в роли которого выступают жуки *Geotrupes stercorosus*, *Tachinus pallipes*, *Silpha obscura*, *Panorpa communis* (larvae), *Litobius* sp. Цестода мелких размеров с относительно небольшим вооруженным сколексом и стробилой, образованной 1–4 сериями одновозрастных проглоттид.

В настоящей работе делается попытка оценить пространственные и временные особенности варьирования параметров распределения численности цестоды *Ditestolepis diaphana*, обитающей в обыкновенной бурозубке *Sorex araneus*.

Материал и методика

Для изучения особенностей встречаемости цестоды *D. diaphana* были использованы результаты паразитологических исследований 350 экз. бурозубок, отловленных в трех наиболее типичных лесных биотопах южной Карелии (лес елово-сосновый разнотравный черничный – 1, лес сосново-березовый разнотравный – 2 и экотонная зона на границе березово-соснового разнотравного леса и сеяного разнотравно-злакового луга – 3) (рис. 1). Бурозубок отлавливали на стационаре лаборатории паразитологии (д. М. Гомсельга) в период с 1998 по 2006 г.

Сбор материала проводили методом полного паразитологического вскрытия (Аниканова и др., 2007). Учитывалось общее количество цестод, найденных в кишечнике исследуемых зверьков.

Для количественной характеристики зараженности бурозубки цестодами использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E) или процент заражения (%):

$$E = (N_i \times 100) / N,$$

где N_i – количество зараженных зверьков, N – количество исследованных бурозубок.

2. Средняя интенсивность заражения (экз. на зверька), или индекс обилия (M):

$$I = \Sigma n / N,$$

где N – количество исследованных мышей, Σn – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных особях бурозубок.

Обработку данных по численности цестод и анализ типа распределения проводили с использованием программы Quantitative Parasitology (QP) (Rozsa et al., 2000). С ее помощью проверялась гипотеза о согласовании эмпирических данных с негативным биномиальным распределением (НБР). Параметры этого распределения обозначили k и p , их смысл объясняется в разделе, посвященном анализу частотного распределения численности цестод на бурозубках.

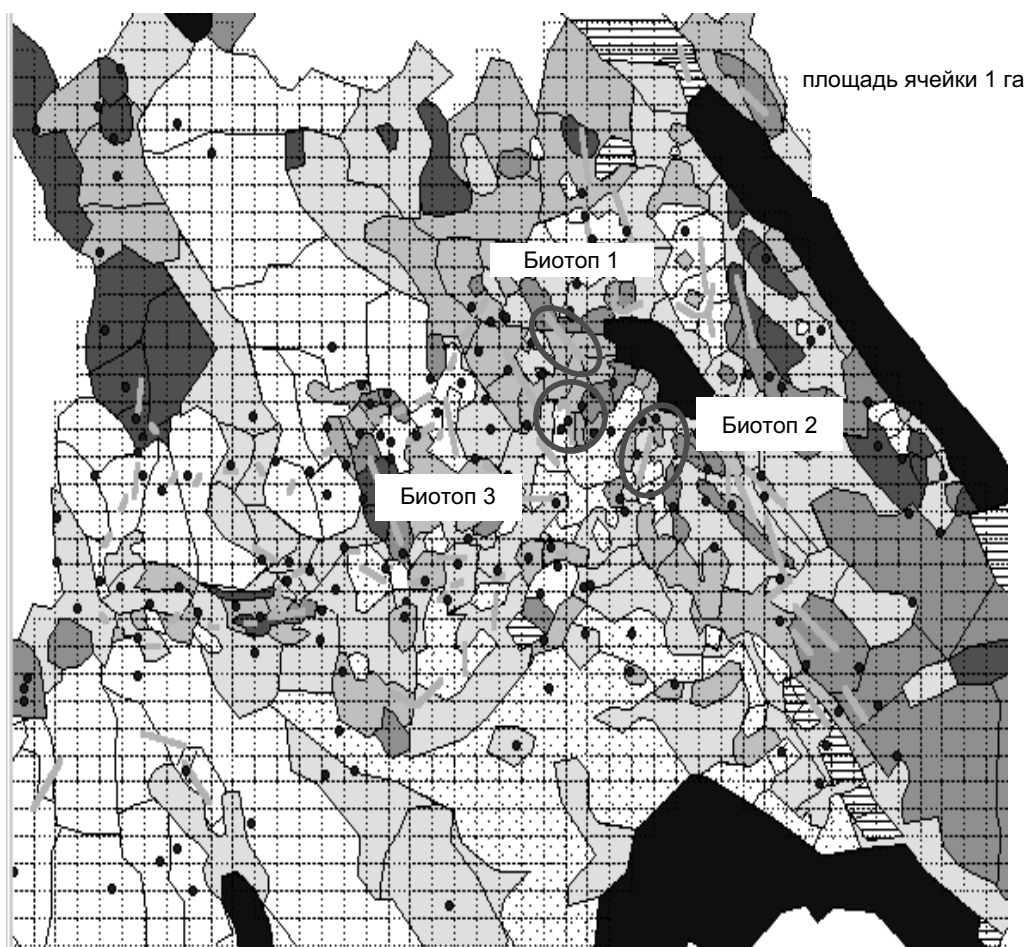


Рис. 1. Карта расположения исследованных биотопов (станционар М. Гомсельга)

Результаты и обсуждение

В таблице представлены данные по динамике численности цестод *D. diaphana*, паразитирующих на бурозубках (д. Малая Гомсельга, Карелия, Россия). Межгодовые изменения встречаемости цестод показали, что заражение зверьков широко варьирует в зависимости от года и типа исследованных биотопов. Средние многолетние данные по встречаемости (табл.) варьировали от 10 до 63% и интенсивности от 4 до 34,4 цестоды на одну исследованную особь. Относительно высокие встре-

чаемость и зараженность бурозубок цестодой *D. diaphana* отмечены для биотопа 2 в 1999, 2001, 2006 гг., биотопа 1 в 1999 г. и биотопа 3 в 1998, 2004 гг.

В целом выполненные исследования показали отсутствие выраженной связи роста зараженности паразитом с увеличением численности хозяев (рис. 2). С другой стороны, сокращение численности хозяина сопровождается и снижением, а иногда и практически полным отсутствием зараженности бурозубок цестодой (2000, 2002, 2007 гг.).

Показатели зараженности и оценка параметров распределения численности цестод *D. diaphana* в популяции бурозубки в различные годы и на разных биотопах (д. М. Гомсельга)

| Биотоп / год | Исследовано, экз. | Встречаемость (E, %) | Индекс обилия (M) | Дисперсия (D) | Параметр k НБР | Параметр p НБР |
|--------------|-------------------|----------------------|-------------------|---------------|----------------|----------------|
| 2 / 1997 | 25 | 36 | 10,96 | 1574,6 | 0,08 | 0,01 |
| 3 / 1997 | 29 | 31 | 3,00 | 72,4 | 0,11 | 0,04 |
| 1 / 1998 | 16 | 25 | 1,19 | 12,3 | 0,12 | 0,10 |
| 3 / 1998 | 21 | 43 | 6,52 | 156,9 | 0,15 | 0,04 |
| 1 / 1999 | 12 | 75 | 25,75 | 828,0 | 0,37 | 0,03 |
| 2 / 1999 | 14 | 50 | 7,14 | 263,0 | 0,19 | 0,03 |
| 3 / 1999 | 14 | 27 | 1,07 | 4,5 | 0,18 | 0,24 |
| 2 / 2001 | 25 | 52 | 3,08 | 28,6 | 0,30 | 0,11 |
| 3 / 2004 | 13 | 38 | 1,77 | 9,2 | 0,25 | 0,19 |
| 2 / 2005 | 23 | 30 | 4,52 | 155,5 | 0,10 | 0,03 |
| 3 / 2005 | 23 | 22 | 1,74 | 16,7 | 0,08 | 0,10 |
| 2 / 2006 | 19 | 63 | 13,69 | 590,3 | 0,26 | 0,02 |



Рис. 2. Многолетние изменения относительной численности обыкновенной бурозубки и встречаемости цестод *D. diaphana* (E, %)

Изучение индивидуальных особенностей заражения бурозубок цестодой *D. diaphana* показало, что независимо от типа биотопа и в разные годы распределение численности паразита моделируется негативным биномиальным распределением. Статистические показатели численности и оценка параметра k и p НБР представлены в таблице.

Соответствие распределения численности паразитирующих цестод НБР позволяет нам проверить гипотезу о вероятностных характеристиках процесса заражения бурозубок и динамике изменений отношений в системе паразит – хозяин. Для бурозубок зараженность цестодой *D. diaphana* определяется, главным образом, величиной потребления почвенных беспозвоночных и преимущественно жесткокрылых, являющихся промежуточными хозяевами паразита. При этом окончательное число прижившихся цестод зависит от сопротивляемости хозяина заражению.

В популяции зараженность отдельных особей хозяев может варьировать в широких пределах. При агрегированном распределении (НБР) значительная часть хозяев имеет слабое заражение и лишь единичные особи заражены большим числом паразитов. В силу этого средняя зараженность бурозубок в популяции (индекс обилия) будет определяться параметром k НБР, что характеризует соотношение в популяции восприимчивых и не восприимчивых к заражению хозяев. При высоких значениях k агрегированность уменьшается, т. е. большее число хозяев заражается, а при малых k агрегированность растет, указывая на то, что в пределах популяции выделяется группа восприимчивых к заражению хозяев. Таким образом, параметр k можно интерпретировать как

характеристику степени агрегированности зараженных бурозубок в исследуемой популяции.

Оценивая изменчивость значений параметров распределения цестод на обследованных биотопах в разные годы, можно отметить, что параметр k НБР демонстрирует значимую связь с процентом заражения хозяев (рис. 3). По мере роста процента зараженности, обусловленного временем (возрастные особенности заражения) и дозой заражения (численностью зараженных промежуточных хозяев), агрегированность может закономерно уменьшаться. Однако сохранение НБР цестоды *D. diaphana* свидетельствует о том, что для исследованных биотопов рост численности паразита контролируется устойчивостью хозяев к заражению.

Таким образом, соответствие распределения численности цестод НБР указывает на выраженную устойчивость системы паразит – хозяин (цестоды *D. diaphana* и популяции бурозубки).

Согласно (Taylor, 1961), дисперсия численности $D = a \times Mb$, где a и b параметры, определяющие взаимосвязь дисперсии и средней численности в различных условиях динамики популяции в пространстве и во времени. Для естественных и устойчивых популяций животных экспонента b варьирует в пределах от 1 до 2. Изучение многолетней динамики численности цестоды *D. diaphana* показало, что данный параметр имеет значение, близкое к 2, свидетельствующее тем самым об устойчивом характере встречаемости цестод в популяции бурозубок (рис. 4).

Об устойчивости паразито-хозяинных отношений в системе цестода – бурозубка говорит

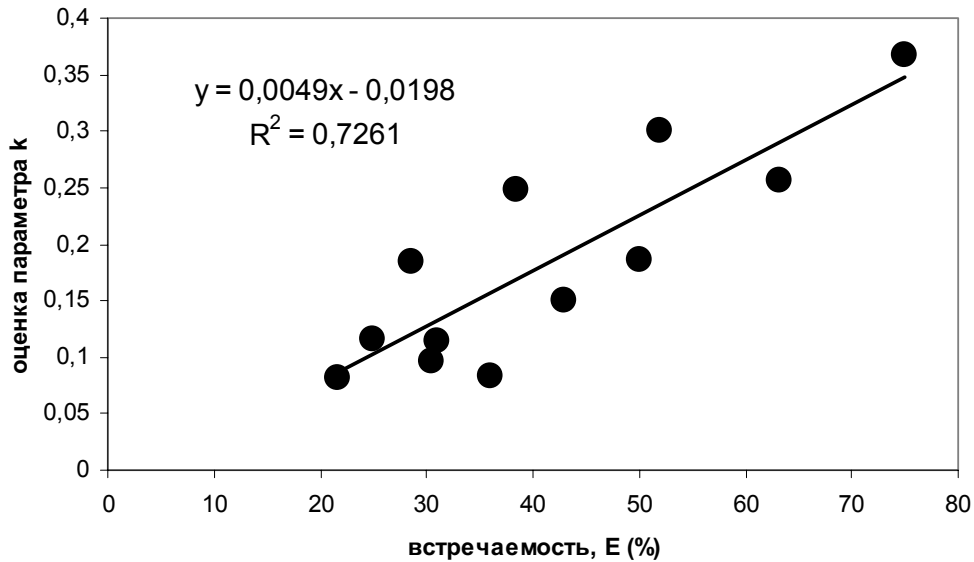


Рис. 3. Зависимость изменения оценки параметра k от встречаемости (E, %) цестод *D. diaphana*

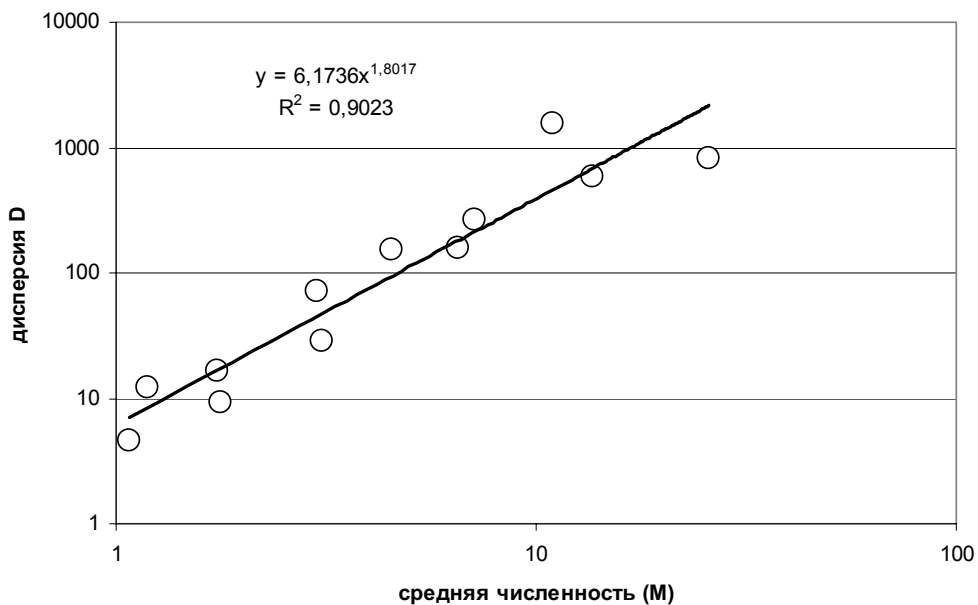


Рис. 4. Зависимость дисперсии (D) от средней (M) численности цестод *D. diaphana*

также и характер варьирования оценок параметра k в исследованных популяциях, где в большинстве случаев мы наблюдаем преимущественное доминирование малых значений параметра k . Полученные данные по численности цестоды *D. diaphana* на бурозубках показывают варибельность оценок параметра k , которая изменяется от 0,082 до 0,367 (рис. 5).

Таким образом, для существования паразитарных систем основным фактором роста численности популяции паразита является не сама численность хозяев, а соотношение восприимчивых и устойчивых к заражению особей. Именно благодаря данным условиям параметр k обнаруживает тесную связь с изменениями численности хозяев (рис. 6). Агрегированность распределения паразита уменьшается при падении численности

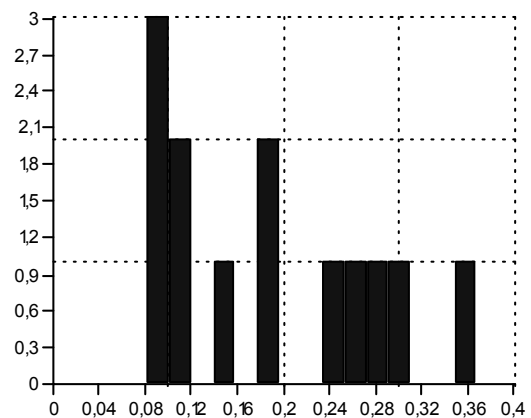


Рис. 5. Распределение значений оценки параметра k НБР цестоды *D. diaphana*:

по оси X – оценка значения параметра k , по оси Y – частоты



Рис. 6. Зависимость оценки параметра k НБР цестод *D. diaphana* от средней численности обыкновенной бурозубки

хозяев, которая сопровождается более равномерным заражением бурозубок цестодами, а в период подъема численности хозяина агрегированность увеличивается за счет роста доли устойчивых особей хозяев к заражению паразитом.

Проведенные исследования показали, что встречаемость цестоды *D. diaphana*, паразитирующей в кишечнике бурозубки, в исследованных биотопах и в разные годы моделируется НБР. Полученные данные о характере варьирования оценки параметра k НБР позволяют судить об устойчивом характере взаимоотношений в системе паразит – хозяин, что определяется выраженным преобладанием устойчивых над неустойчивыми к заражению особями в популяции хозяев.

С учетом динамичного характера отношений в системе паразит – хозяин, средняя зараженность (M) отдельных особей хозяина и ее дисперсия (D) определяются не только устойчивостью хозяев, но и приживаемостью паразитов. В связи с чем, как нам представляется, оценка параметра p НБР может характеризовать также и

приживаемость паразитов. Параметры k и p НБР

взаимосвязаны: $k = \frac{p}{1-p} M$, при этом $p = M/D$,

т. е. данный показатель описывает изменчивость дисперсии при увеличении средней численности паразита в популяции. Как было показано (Taylor, 1961), дисперсия и средняя зараженность взаимосвязаны и для *D. diaphana* описывается регрессионным уравнением $D = 6,17 M^{1,8}$. Обнаруженная обратная связь оценки параметра p НБР со средней зараженностью (рис. 7) указывает на то, что при увеличении интенсивности заражения растет не только сопротивляемость хозяина к заражению, но и падает приживаемость паразитов. При высокой интенсивности заражения происходит снижение приживаемости паразита в связи с увеличением конкуренции за места обитания и пищевые ресурсы. Таким образом, срабатывает механизм обратной связи, ограничивающий смертность хозяев, вызванную высоким заражением. И наоборот, если p близко к единице, то распределение численности

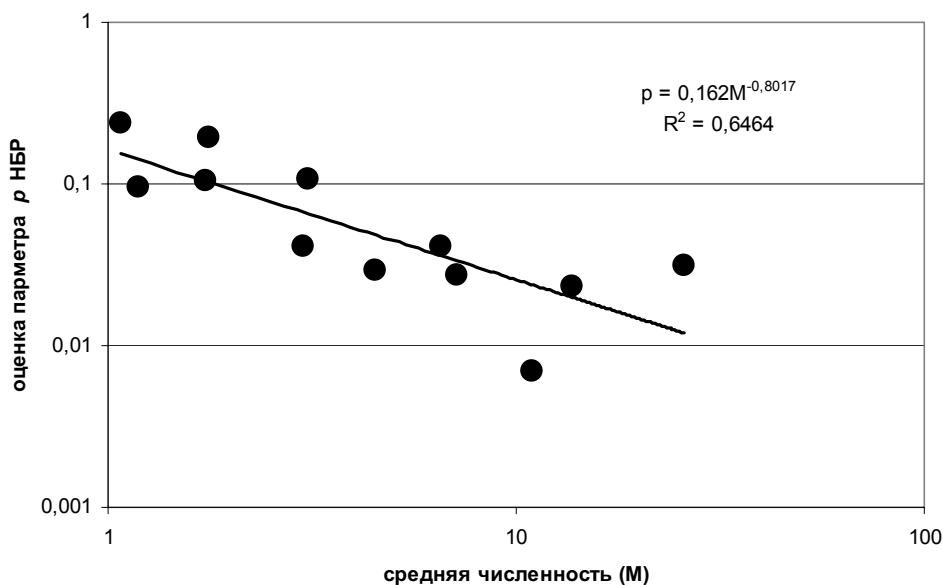


Рис. 7. Зависимость оценки параметра p от средней численности (M) цестод *D. diaphana*

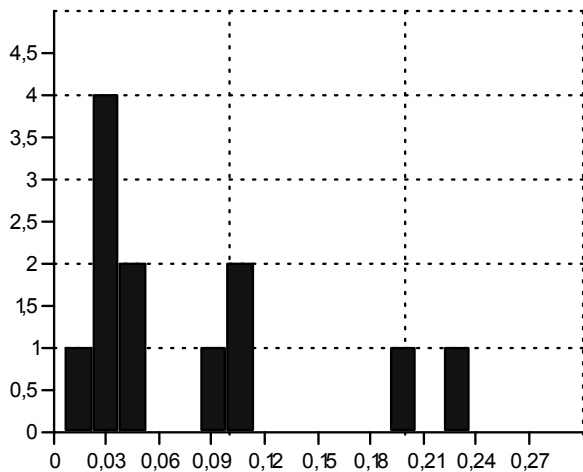


Рис. 8. Распределение значений оценки параметра p НБР цестоды *D. diaphana*:

по оси X – оценка значения параметра p , по оси Y – частоты

близко к распределению Пуассона и теряет агрегированность. Это значит, что популяция хозяина однородна по устойчивости, и он вообще не оказывает регулирующего влияния на численность поселившихся на нем паразитов, т. е. приживаемость паразитов максимальна.

Исследованная популяция цестоды *D. diaphana*, обитающая на обыкновенной бурозубке, в зависимости от биотопа и в разные годы характеризуется изменчивостью оценки параметра p НБР от 0,02 до 0,24, при средней 0,08. При этом следует отметить выраженной преобладание малых значений p , свидетельствующих о низкой выживаемости паразитов. Таким образом, устойчивый характер исследованной системы паразит – хозяин поддерживается преобладанием малых значений оценки параметра p НБР (рис. 8).

Заключение

В современной литературе существует много примеров моделирования динамики паразитарного заражения, которые основываются на использовании понятий агрегированного распределения и свидетельствуют о том, что именно гетерогенность хозяев по устойчивости является условием формирования перераспределенного распределения паразитов в популяции хозяев (Иешко, 1988; Anderson, May 1978; May, Anderson, 1978; Kennedy, 1984; Roberts, 1995; Roberts et al., 1995). Сравнительное изучение теоретических моделей и использование экспериментальных данных показывают, что индивидуальные различия хозяев по восприимчивости к заражению паразитом зависят также от дозы заражения, проявления иммунной защиты, возраста, предрасположенности хозяев к заражению и обусловленной паразитом смертности хозяев (Tallis, Leyton, 1966; Anderson, Gordon, 1982; Pacala, Dobson, 1988; Woolhouse, 1992; Hudson, Dobson, 1995; Roberts, 1995; Roberts et al., 1995; Smit et al., 1995).

Следует отметить, что большинство успешных моделей были получены на основе экспериментальных заражений, когда удавалось контролировать условия и дозу заражения или гетерогенность хозяев (возраст, пол и др.). Сравнительно небольшое количество работ посвящено моделированию заражения паразитами природных популяций животных. В этой связи наша работа по изучению многолетней динамики численности и характера распределения *D. diaphana* в популяции обыкновенной бурозубки показывает возможность использования имеющихся данных для успешного моделирования заражения и интерпретации основных параметров распределения. Главный вывод, следующий из этих работ, указывает, что именно НБР является ключевой моделью, описывающей взаимодействие в системе паразит – хозяин, в случае устойчивого характера взаимодействия видов.

Как нам представляется, НБР как смешанный тип распределения, включающий распределение Пуассона и Гамма, моделирует важнейший принцип взаимодействия в системе паразит – хозяин – это устойчивость. Существующие природные паразитарные системы устойчивы, и важным условием этого служит тот факт, что заражение паразитом не направлено на выработку и селекцию хозяев на генетически закрепленную резистентность к паразиту. Заражение тем или иным количеством паразитов является результатом действия двух разнонаправленных факторов, формально определяемых как сопротивляемость хозяина и приживаемость паразита. В этой связи, согласно нашим исследованиям, оценки параметров k и p НБР могут быть интерпретированы как показатели динамики взаимодействия в системе паразит – хозяин. При этом k характеризует изменения вероятности заражения хозяина, связанные с различиями в индивидуальной устойчивости, силе иммунных реакций хозяев, а p определяет успех размножения или приживаемости паразитов. По нашему мнению, проведение подобных исследований имеет хорошие перспективы в развитии понимания природы паразитизма, его места и роли в существовании и динамике сообществ.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФЦП «Исследования и разработки по приоритетным направлениям научно-технологического комплекса России на 2007–2012 годы» (№ 02.512.11.2171).

Литература

- Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П., 2007. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих. Петрозаводск. 145 с.
- Бреев К. А., 1972. Применение негативного биномиального распределения для изучения популяционной экологии паразитов: Методы паразитологических исследований. Л.: Наука. 70 с.

- Иешко Е. П., 1988. Популяционная биология гельминтов рыб. Л.: Наука. 118 с.
- Павлов Ю. Л., Иешко Е. П., 1986. Модель распределения численности паразитов // Доклады АН СССР. Т. 289, № 3. С. 746–748.
- Anderson R. M., 1974. Population dynamics of cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama* L.) // *J. of Animal Ecology*. 43. P. 305–321.
- Anderson R. M., May R. M., 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes // *J. of Animal Ecology*. 47. P. 219–247 (doi:10.2307/3933).
- Anderson R. M., Gordon D. M., 1982. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities // *Parasitology*. 85. P. 373–398.
- Anderson R. M., Whitefield P. J., Dobson A. P., 1978. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by cercaria of *Transversotrema patialense* // *Parasitology*. 77. P. 189–200.
- Behnke J. M., Lewis J. W., Mohd Zain S. N., Gilbert F. S., 1999. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host-age, sex and year on prevalence and abundance of infections // *J. Helminthol.* 73. P. 31–44.
- Brunner J. L., Richard S. O., 2008. Multiple causes of variable tick burdens on small mammal hosts // *Ecology*. Vol. 89, N 8. P. 2259–2272 (doi:10.1890/07-0665.1).
- Crofton H. D., 1971a. A quantitative approach to parasitism // *Parasitology*. 62. P. 179–194.
- Crofton H. D., 1971b. A model of host-parasite relationships // *Parasitology*. 63. P. 343–364.
- Falconer D. S., Mackay T. F. C., 1996. Introduction to quantitative genetics. Harlow, UK: Longman.
- Haukisalmi V., 1986. Frequency distributions of helminthes in microtine rodents in Finnish Lapland // *Ann. Zool. Fennici*. Vol. 23. P. 141–150.
- Hayes B., Goddard M. E., 2001. The distribution of the effects of genes affecting quantitative traits in livestock // *Genet. Select. Evol.* 33. P. 209–229 (doi:10.1051/gse:2001117).
- Hudson P. J., Dobson A. P., 1995. Macroparasites: observed patterns in naturally fluctuating animal populations // *Ecology of infectious diseases in natural populations* (eds. B. T. Grenfell & A. T. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Hunter G. C., Quenouille M. H., 1952. A statistical examination of the worm egg count sampling technique for sheep // *J. Helminthol.* 26. P. 157–170.
- Jourdane J., 1975. Variations biogéographiques des hotes intermédiaires dans les cycles d' *Hymenolepis* (Cestoda) Parasites de Soricides // *Acta Parasit. Polon.* Vol. 23, N 20. P. 247–251.
- Kennedy C. R., 1984. The use of frequency distributions in an attempt to direct host mortality induced by infections of diplostomatid metacercaria // *Parasitology*. 89. P. 209–220.
- Kisielewska K., 1961. Circulation of tapeworms of *Sorex araneus* L. in biocenosis of Bialoweza National Park // *Acta Parasitol. Polon.* Vol. 9. P. 331–396.
- May R. M., Anderson R. M., 1978. Regulation and Stability of host-parasite population interactions II. Destabilizing processes // *J. Anim. Ecol.* 47. P. 249–267 (doi:10.2307/3934).
- Paterson S., Wilson K., Pemberton J. M., 1998. Major histocompatibility complex variation associated with juveniles survival and parasite resistance in a large unmanaged ungulate population (*Ovis aries* L.) // *Proc. Natl Acad. Sci. USA*. 95. P. 3714–3719 (doi:10.1073/pnas.95.7.3714).
- Ribas A., Casanova J. C., 2005. Helminths of *Talpa europaea* (Insectivora, Talpidae) in southwestern Europe // *Acta Parasitologica*. 50 (2). P. 161–167.
- Roberts M. G., 1995. A pocket guide to host-parasite models // *Parasitol. Today*. 11. P. 172–177 (doi:10.1016/0169-4758(95)80150-2).
- Roberts M. G., Smith G., Grenfell B., 1995. Mathematical models for macroparasites of wildlife // *Ecology of infectious diseases in natural populations* (eds. B. T. Grenfell & A. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press.
- Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G., 2000. Quantifying parasites in samples of hosts // *Journal of Parasitology*. Vol. 86. P. 228–232.
- Smith G. et al., 1995. Macroparasite group report: problems in modeling the dynamics of macroparasitic systems // *Ecology of wildlife diseases* (eds. B. T. Grenfell & A. P. Dobson). Cambridge, UK: Cambridge University Press. P. 209–229.
- Stear Michael J., Lesley Fitton, Giles T. Innocent et al., 2007. The dynamic influence of genetic variation on the susceptibility of sheep to gastrointestinal nematode infection // *J. R. Soc. Interface*. 4. P. 767–776 (doi:10.1098/rsif.2007.1104).
- Tallis G. M., Leyton M., 1966. A stochastic approach to study of parasite populations // *J. Theor. Biol.* 13. P. 251–260 (doi:10.1016/0022-5193(66)90020-8).
- Vaucher C., 1971. Les Cestodes parasites des Soricidae d'Europe Etude anatomique, revision taxonomique et biologie // *Rev. Suisse de Zool.* Vol. 78, N 1. P. 1–113.
- Woolhouse M. E. J., 1992. A theoretical framework for the immunoepidemiology of helminth infection // *Parasite Immunol.* 14. P. 563–578.