

综 述

寄生虫对宿主种群的调节

李文祥 王桂堂

(中国科学院水生生物研究所; 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

REGULATION OF PARASITES ON HOST POPULATION: A BRIEF REVIEW

LI Wenxiang and WANG Guirang

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences; State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology,
Wuhan 430072)

关键词: 寄生虫; 宿主; 种群; 调节; 聚集分布; 密度制约; 宿主死亡

Key words: Parasite; Host; Population; Regulation; Over dispersion; Density-dependence; Host mortality

中图分类号: Q958.9 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2002)05-0550-05

寄生虫寄生于宿主, 组成了宿主-寄生虫系统, 它们之间是否已经通过长期的选择进化形成了一种稳定的关系呢? 寄生虫对宿主是否还具有种群调节能力呢? Price^[1]认为寄生虫是一种开拓性物种, 具有高度的进化和形成物种速率, 有较广的适应范围, 从而形成了不稳定的宿主-寄生虫系统, 寄生虫和宿主种群之间仍然产生相互作用。这种相互作用的结果, 使宿主-寄生虫系统始终处于一种动态平衡中^[2~5]。同时, 寄生虫对宿主的调节作用也已经被诸多的实验和调查数据所证实^[6, 7], 目前已得到寄生虫学界的普遍认同。

大量的研究都表明, 在 Taylor 方程($\log S^2 = a + b \log \bar{X}$)中, 对于同一宿主-寄生虫系统, 取对数后的寄生虫丰度的方差与取对数后的平均丰度的关系是直线关系^[8~10], 且斜率 b 在 1.5 左右, 这表明寄生虫在宿主中经常是聚集分布, 但这种分布通常又不是高度聚集的, 而是处于随机分布和高度聚集分布之间, 这是因为严重感染寄生虫的宿主的死亡造成了寄生虫的丢失, 或者通过寄生虫本身的密度制约减少了同一宿主中的感染强度, 使寄生虫在宿主中的聚集程度适当降低, 从而防止了寄生虫的高度聚集^[11]。它也表明宿主-寄生虫系统通常处在一个相对稳定的动态平衡中, 两者之间随时都表现出相互的调节作用。

收稿日期: 2002-01-25; 修订日期: 2002-03-20

基金项目: 淡水生态与生物技术国家重点实验室开放基金(批准号: 2001FB06)资助

作者简介: 李文祥(1973—), 男, 湖北天门人; 在读硕士研究生; 主要从事鱼类寄生虫生态学研究

通讯作者: 王桂堂, Email: gtwang@ihb.ac.cn

本文试图阐述寄生虫对宿主种群的调节作用机制。文中有关寄生虫生态学的术语均按 Bush^[12]所定义。

动物种群的数量变动是由很多因素决定的, 包括非生物因子和生物因子, 非生物因子主要指环境因子中的温度、光、湿度、pH 值、溶氧等; 生物因子包括种内关系和种间关系中的竞争、捕食、寄生、互利共生等, 其中捕食和竞争通常被认为是两个重要的生物因子^[13, 14]。如果捕食行为随着被捕食物密度上升而增加, 那么捕食将在密度制约这种调节方式中起作用; 如果被捕食者失去捕食者的控制, 其种群生长将受到种内对资源竞争的限制, 呈现逻辑斯蒂曲线增长。寄生虫对宿主种群的调节作用虽然没有捕食和竞争那么直接和明显, 但它同样也在种群调节中起着重要的作用, 这是因为寄生虫有着和捕食者相类似的限制它们宿主种群生长的作用^[15~17]。

寄生虫依靠宿主而生活, 它对宿主的影响是多方面的, 它或者摄取宿主的营养, 对附着组织产生损害, 从而影响宿主的生长; 或者改变宿主的行为, 增加发病率, 使宿主易于被捕食者捕食^[18]; 或者使宿主不能获得充分的生存资源等。在种群水平上就是对宿主种群的内禀增长率产生影响, 这种影响与寄生虫的感染丰度和频率分布密切相关。

1 寄生虫的聚集分布对宿主种群的调节

尽管寄生虫在宿主种群中有三种分布模式, 即均匀分布(方均比 $S^2/\bar{X} < 1$)、随机分布($S^2/\bar{X} = 1$)和聚集分布($S^2/\bar{X} > 1$), 但绝大多数寄生虫在宿主种群中的分布类型是聚集分布, 通常可以用负二项分布进行拟合。方均比和负二项分布的参数 k 值可以用来衡量聚集程度的大小。寄生虫的聚集分布具有重要的生态学意义, 由于大多数宿主不被寄生或者只寄生少量的寄生虫, 因此寄生虫对宿主种群的危害可以减小到最低程度, 从而维持了宿主-寄生虫系统的相对平衡。

寄生虫的聚集分布受到各种因子的影响, 如宿主对寄生虫的易感性、宿主对寄生虫的免疫抵抗能力, 以及寄生虫在宿主体内的直接繁殖等。某些因素被实验证明可以引起寄生虫的高度聚集分布, 如宿主行为的异质性(Heterogeneity)和感染期寄生虫在空间上的聚集分布等^[19]。在诸多影响寄生虫聚集分布的因素当中, 寄生虫在宿主体内的直接繁殖是最重要的因素之一。一些寄生虫, 特别是原生动物直接在宿主体内繁殖, 使寄生虫种群逐渐增长, 从而影响寄生虫的聚集分布程度。当直接繁殖率非常高时, 会导致寄生虫呈高度聚集分布, 迅速增加的寄生虫种群会引起大量的宿主死亡, 甚至导致寄生虫和宿主的灭绝^[3]; 当直接繁殖率和传播率都比较低时, 寄生虫的聚集程度也较低, 这时, 寄生虫就不能调节宿主种群的增长; 只有处于中等程度的聚集分布才能对宿主种群起调节作用。

聚集分布对宿主种群的调节作用可以通过 Anderson 的理论模型来认识。在该模型中, λ 为寄生虫的繁殖率, μ 为寄生虫的死亡率, a 为宿主的出生率, b 为宿主的自然死亡率, α 为寄生虫引起的宿主死亡率, k 为寄生虫的聚集程度(k 值越小聚集程度越高)。当 $\lambda > \mu + b + \alpha + (k + 1)(a - b)/k$ 时, 表明寄生虫的聚集分布能对宿主种群起调节作用。当 k 值非常小, 即寄生虫高度聚集时, 大量的寄生虫寄生于少数宿主中, 严重感染寄生虫的宿主就会死亡; 同时, 随着这部分宿主的死亡, 寄生虫的数量便急剧减少, 寄生虫的平均感染丰度和聚集程度降低, 趋向于随机分布, 寄生虫对宿主的调节作用也随之消失。但寄生

虫的随机分布是暂时的,随着寄生虫数量的增加和受其他因素的影响,寄生虫的聚集程度逐渐增高, k 值变小,当上面的不等式成立时,寄生虫又开始对宿主种群起调节作用。寄生虫对宿主种群的调节作用,使宿主-寄生虫系统经常处于动态平衡之中。另外,这个模型也表明,当寄生虫引起的宿主死亡率(α)较小时,也就是说寄生虫对宿主的有害影响比较小时,寄生虫更能有效地调节宿主种群的增长。因为当 α 较大,寄生虫引起的宿主大量死亡将导致寄生虫的严重丢失,从而失去了对宿主种群的调节能力;而较低的 α 值在种群水平上可以加强寄生虫的调节作用,从而增强宿主-寄生虫系统的稳定性。然而,上述公式中的种群参数 α 、 μ 、 λ 很难从野外获得的数据中获得,所以只能定性地加以分析。

2 寄生虫的密度制约对宿主种群的调节

密度制约在自由生活的动物种群中起着重要的调节作用,在寄生虫种群中密度制约的调节作用也不可忽视。密度制约可以通过调节寄生虫种群的出生率和死亡率等参数来影响宿主种群的增长,从而使宿主-寄生虫系统达到一个相对稳定的平衡状态。密度制约对寄生虫种群的调节作用,在寄生虫刚开始的随机分布阶段就已经发挥作用。当寄生虫在宿主体内达到一定的密度后,寄生虫就会通过自身的或者宿主的某些调节机制进行种群密度调节,这些调节机制,包括寄生虫对有限空间和营养资源的竞争(Exploitative competition)、寄生虫之间直接的相互作用(Interference competition)和宿主的免疫反应(Host immune response)^[20-23]等。调节的结果是,一部分寄生虫迁移出去,或死亡一部分,或寄生虫的繁殖力下降,使寄生虫的种群密度维持在适当的范围内。与聚集分布和寄生虫引起的宿主死亡一样,密度制约同样可以通过降低寄生虫丰度,从而防止由于寄生虫的大量感染和无止境的繁殖导致宿主的大量死亡和影响宿主-寄生虫系统的相对平衡。

3 寄生虫导致宿主繁殖能力的下降

寄生虫的感染经常引起宿主繁殖潜能的变化,它可以直接导致宿主产卵能力的下降,如寄生于螺的一种原圆线虫(*Elaphostrongylus rangiferi*)^[24],寄生于一种水生昆虫(*Hydrometra myrae*)的水螨(*Hydryphantes tenuabilis*)^[25]。尽管寄生虫一般不会导致宿主繁殖能力的完全丧失,而且有的时候一旦寄生虫消失,宿主可以恢复产卵能力^[26],但是,在大多数情况下,寄生虫感染对宿主繁殖力的损害是永久性的,是很难恢复的^[27]。寄生虫引起的宿主产卵能力的降低与宿主的负虫数量有直接的关系,负虫数量越大,产卵能力的降低程度越显著^[28]。寄生虫引起宿主繁殖能力的下降不同于寄生虫引起的宿主死亡,它并不直接导致寄生虫的大量丢失。当寄生虫的聚集程度较低(或者是随机分布),而这种影响宿主繁殖能力的作用又很大时,大多数宿主的繁殖能力大大下降,从而影响到宿主种群的增长和稳定;当寄生虫聚集程度较高时,繁殖能力受到影响的只是少数宿主,这样就不致于造成宿主种群的大范围波动,从而可以对宿主种群产生稳定的调节作用。如通常在宿主中呈高度聚集分布的甲壳动物寄生虫就表现出这一模式^[29]。

4 寄生虫引起宿主死亡

在自然状态下,寄生虫能否引起宿主的死亡一直是寄生虫学界争论的焦点,特别是致

病性较弱的终末宿主的肠道寄生虫。然而,越来越多的证据证明许多寄生虫确实能引起宿主的死亡,如 Skorping 和 Lanciani 在试验中证明寄生虫能引起宿主存活率的降低,而且许多野外调查数据也证实了寄生虫引起的宿主死亡。由于在自然状态下寄生虫引起的宿主死亡通常很难直接观察到,因此人们普遍使用生物统计的方法加以证明,目前比较常用的方法主要有:截尾负二项分布、感染丰度的方差与均数比(方均比)、随着宿主年龄变化的凸形平均丰度等^[30]。

在寄生虫引起的宿主死亡中,宿主的死亡率和寄生虫的感染丰度一般是一种幂指数函数关系,但有时也不尽如此,如 Skorping 在研究中间宿主螺的寄生线虫实验中,就发现宿主的死亡率和寄生虫的感染丰度之间是一种线性关系。寄生虫引起宿主死亡实际上是对密度制约的一种反应。一般来说,对宿主危害很小的寄生虫不会对宿主种群产生明显的影响,所以它不具备调节宿主种群的能力;而危害很大的寄生虫,由于能使宿主产生高死亡率,因此也不能很好地调节宿主种群的增长;只有那些对宿主产生中等危害的寄生虫才能对宿主种群进行较好的调节作用,使宿主-寄生虫系统能够相对稳定地平衡。通常情况下,非线性形式的调节很难到达稳定的平衡,但一旦达到平衡,它将处于一种高度的稳定状态。如果寄生虫在调节宿主种群中起着主导作用,那么这种平衡状态下的聚集程度相对于线性死亡来说作用是比较小的。

寄生虫调节宿主种群的各种因素和条件不是互相孤立的,它们之间是相互促进和相互制约的。聚集分布有助于加强寄生虫的密度制约调节;密度制约过程和寄生虫引起的宿主死亡又能引起寄生虫聚集分布程度的下降;寄生虫引起宿主的非线性死亡是一种密度制约的反应。在几种分布模式中,并不只有聚集分布能起稳定的调节作用,如果种群率参数受到某种限制,其它几种分布模式都可以调节宿主种群的增长,例如:如果密度制约对寄生虫死亡和产卵起作用,随机分布能调节宿主种群平衡;如果寄生虫引起的宿主死亡是非线性的,则均匀分布也能起作用。聚集分布毫无疑问是具有最强调节作用的分布模式。然而,这些生物调节机制相对于非生物因子来说是一种较慢的调节过程,当环境因子(非生物)突然改变时,在生物调节机制还来不及形成的情况下,寄生虫就有可能大量繁殖,从而引起宿主的突然死亡,如对鱼类危害较大的中华鲈在温度较高的夏、秋季节就会导致宿主的大量死亡。

除了寄生虫对宿主的调节外,宿主也能对寄生虫种群进行调节。严重感染寄生虫的宿主死亡能引起寄生虫数量和聚集程度的下降;宿主的免疫应答限制着寄生虫种群的增长;宿主的密度和行为影响着寄生虫的感染过程和行为等。总之,寄生虫和宿主之间是相互作用、相互调节、共同进化的,它们之间长期以来形成了一种稳定的、动态的平衡系统,共同维持着宿主-寄生虫系统的平衡。

参考文献:

- [1] Price P W. *Evolutionary Biology of Parasites* [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1980
- [2] Keymer A E. Density-dependent mechanisms in the regulation of intestinal helminth populations [J]. *Parasitology*, 1982, 84: 573—587
- [3] Anderson R M. The regulation of host population growth by parasitic species [J]. *Parasitology*, 1978, 76: 119—157
- [4] May R M, Anderson R M. Regulation and stability of host parasite population interactions. II. Destabilizing processes [J].

- J. Ani. Ecol.*, 1978, **47**: 249—267
- [5] Shaw D J, Dobson A P. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review [J]. *Parasitology*, 1995, s111—s127
- [6] Anderson R M, Gordon D M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite induced host mortalities [J]. *Parasitology*, 1982, **85**: 373—398
- [7] Scott M E. Regulation of mouse colony abundance by *Heligmosomoides polygynus* [J]. *Parasitology*, 1987, **95**: 111—124
- [8] Taylor L R. Aggregation, variance and the mean [J]. *Nature*, 1961, **189**: 735—735
- [9] Kennedy, C. R. The use of frequency distributions in an attempt to detect host mortality induced by infections of diplostomatid metacercariae [J]. *Parasitology*, 1984, **89**: 209—220
- [10] 夏晓勤, 王伟俊, 姚卫建. 小鞘指环虫种群的聚集性研究[J]. 动物学研究, 1999, **20**(6): 426—430
- [11] Pennycuik L. Frequency distributions of parasites in a population of three spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution [J]. *Parasitology*, 1971, **63**: 389—406
- [12] Bush A O, Lafferty K D, Lotz J M, *et al.* Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited [J]. *J. Parasitol.*, 1997, **83**: 575—583
- [13] Krebs C J. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance [M]. New York: Harper and Row. 1972
- [14] Whittaker R H. Communities and Ecosystems [M], 2nd edition. New York: Macmillan. 1975
- [15] Anderson R M, May R M. Regulation and stability of host parasite population interactions. I : Regulatory process [J]. *J. Ani. Ecol.*, 1978, **47**: 219—247
- [16] Anderson R M, May R M. Population biology of infectious disease: Part I [J]. *Nature, London*, 1979, **280**: 361—367
- [17] Anderson R M, May R M. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts [J]. *Philosophic. Trans. Royal Soc. B*, 1981, **291**: 451—524
- [18] Lafferty K D, Morris A K. Altered behavior of parasitized kill fish increases susceptibility to predation by bird final host [J]. *Ecology*, 1996 **77**(5): 1390—1397
- [19] Keymer A E, Anderson R M. The dynamics of infection of *Tribolium confusum* by *Hymenolepis diminuta*, the influence of infective stage density and spatial distribution [J]. *Parasitology*, 1979, **84**: 157—166
- [20] Smith G. Density dependent mechanisms in the regulation of *fasciola hepatica* populations in sheep [J]. *Parasitology*, 1984, **88**: 449—461
- [21] Read C P. The “crowding effect” in tapeworm infections [J]. *J. Parasitol.*, 1951, **55**: 174—178
- [22] Roberts L S. The crowding effect revisited [J]. *J. Parasitol.*, 2000, **86**(2): 209—211
- [23] Heins D C, Baker J A, Martin H C. The “crowding effect” in the cestode *Schistocephalus solidus*: density-dependent effects on plerocercoid size and infectivity [J]. *J. Parasitol.*, 2002, **88**(2): 302—307
- [24] Skorpig A. Parasite induced reduction in host survival and fecundity: the effect of the nematode *Elaphostrongylus rangiferi* on the snail intermediate host [J]. *Parasitology*, 1985, **91**: 555—562
- [25] Lanciani C A. Parasite induced alterations in host reproduction and survival [J]. *Ecology*, 1975, **56**: 689—695
- [26] Berri A D. Snail problems in African schistosomiasis [J]. *Adv. Parasitol.*, 1970, **7**: 95—210
- [27] Wright C A. Flukes and Snails [M]. London: Allen and Unwin. 1971
- [28] Chu K Y, Sabaghian H, Massoud J. Host parasite relationship of *Bulinus truncatus* and *Schistosoma haematobium* in Iran. 2. Effect of exposure dosage of miracidis on the breeding of the snail host and the development of the parasite [J]. *Bulletin of the World Health Organization*, 1966, **34**: 120—130
- [29] Boxshall G A. The population dynamics of *Lepophtheirus pectoralis* (Müller): dispersion pattern [J]. *Parasitology*, 1974, **69**: 373—390
- [30] Crofton H D. A quantitative approach to parasitism [J]. *Parasitology*, 1971, **62**: 179—193