



寄生虫种群生态研究的综述*

聂品

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

A BRIEF REVIEW ON THE POPULATION ECOLOGY OF PARASITES

Nie Pin

(Institute of Hydrobiology, Academia Sinica, Wuhan 430072)

关键词 寄生虫,宿主

Key words Parasite, Host

自从70年代以来,寄生虫生态学的不断发展吸引了愈来愈多的寄生虫学和生态学工作者。同时,寄生虫生态学也得到了极大的发展,成为一门颇具吸引力的学科。研究寄生虫生态学不仅具有理论上的意义,而且具有极大的实际意义。显而易见,寄生虫种群的研究以及宿主-寄生虫相互作用的研究有着极现实的经济价值。限于篇幅,本文将只介绍寄生虫种群生态学的一些主要的研究领域以及理论和实际意义较大的研究成果。

寄生虫种群往往被区分为内种群 (Infrapopulation) 和总种群 (Superpopulation)。前者被定义为一种有机体在单个宿主体内的所有个体的数量;后者被定义为一种寄生虫在某一生态系统中的其所有宿主内的各个发育阶段的所有个体的数量^[4,5]。在本综述中,其它的关于寄生虫生态学的术语均按^[4,5] Margolis et al. (1982)。

寄生虫在宿主种群的频率分布

寄生虫在宿主种群的分布模式可以被分为3种类型: 均匀分布 (Underdispersed, regular or homogeneous) 随机分布 (Random) 和聚集分布 (Contagious, overdispersed or aggregated)。这些分布模式通常用3种概率分布来表示,即用正二项分布来描述均匀分布,用波松分布来描述随机分布,用负二项分布来描述聚集分布。这种聚集分布的一个简单的衡量方式就是寄生虫平均数的方差与寄生虫平均数的比 S^2/\bar{X} ; 而 K 值用来衡量该分布的程度^[5,18]。

* 本文在完成过程中得到了潘金培老师的 support 和鼓励,在此谨致以深深的谢意。
1988年6月3日收到。

绝大多数的寄生虫种群在它们宿主种群内呈现聚集分布，即大量的寄生虫寄生于少数几个宿主体内。聚集分布的意义也就在于使寄生虫对宿主种群的影响减到最小。在一定的感染率的条件下，寄生虫的密度越高，聚集分布的程度就越大，寄生虫寄生在很少几个宿主体内的程度也越大。这样虽可能导致这些特定的宿主个体的死亡，但是，对于大多数的宿主或者说对宿主种群的影响是很小的，甚至根本没有^[44]。然而，这样高度的聚集分布对寄生虫种群是有很大的影响的^[6,17]，因为大量的寄生虫将由于其寄主的死亡而从该寄生虫种群中消失^[5,32]。

Crofton (1971)^[17]从数量的角度研究了寄生生活的性质，成功地运用了频率分布的方法来描述寄生虫种群在宿主种群的分布，负二项分布被用来很好地模拟寄生虫在其宿主种群的分布。Pennycuick (1971)^[49]运用频率分布描述鱼类寄生虫在宿主种群的分布。频率分布的方法在近几年的寄生虫宿主相互关系的研究中得到了更进一步的应用和发展。负二项分布作为一种宿主-寄生虫相互关系的典型特征已经被在实验室和自然条件下得到证实。聚集分布的例子可以从单殖吸虫^[55]、复殖吸虫^[25]、绦虫^[1]和棘头虫^[49]中找到，也可以从中间宿主^[28,51]到终末宿主中^[19,42]发现聚集分布的例子。

寄生虫在宿主种群的聚集分布受制于各种因子。宿主对寄生虫的易感性、寄生虫在宿主体内的直接繁殖、宿主通过免疫反应或各种其他的反应消灭寄生虫的能力等等是引起聚集分布的主要因子；而寄生虫的死亡率、密度制约过程、寄生虫引起的宿主死亡是产生均匀分布的主要因子^[9]。宿主行为的异源性和感染期寄生虫空间分布的聚集模式已经被证明在实验室条件下可以引起寄生虫在宿主种群的高度的聚集分布^[12,38,40,55]。简单的出生和死亡过程、宿主对初次感染的异源性以及对初次感染后的反应的异源性和对再次感染的异源性都足以引起寄生虫的聚集分布^[55]。实验表明，*Moniliformis* 在宿主种群的聚集分布和宿主的年龄及性别无关^[20]。Wassom、Dick、Arnoson、Strickland 和 Grundmann (1986)^[66]指出聚集分布的产生是由于易感的和有抵抗力的宿主混合组成宿主种群的原因。

寄生虫的频率分布不是静止的，而是动态的，在一系列的影响聚集分布的因素的作用下，频率分布随着时间和空间的变化而变化^[5,57]。但是，在自然条件下，聚集分布是寄生虫在宿主种群的最普通的分布模式^[2]。

寄生虫的传播动态 (Transmission dynamics) 和宿主对寄生虫感染的不同反应

寄生虫从一个宿主传播到另外一个宿主通常是通过自由生活的感染期而取得的。在这种情况下，潜在的宿主和感染期的寄生虫遭遇的机会无疑会受到宿主和寄生虫密度以及它们的空间分布的影响^[2,17]。Anderson、Whitefield 和 Dobson (1978)^[12]研究了寄生在体表的复殖吸虫感染期密度对该寄生虫的传播动态的影响。Anderson (1978b)^[3]研究了穿透表皮的寄生虫感染期的密度对传播动态的影响。Keymer、Anderson (1979)^[40]和 Keymer (1982)^[38]研究了通过消化道而获得感染的寄生虫的传播过程，其研究表明，感染期的寄生虫的密度和空间分布、宿主密度、宿主和寄生虫接触的长短等因素都影响着寄生虫的传播过程。

宿主和寄生虫的密度以及它们的空间分布是影响寄生虫传播的重要因素。同时，宿主和寄生虫接触的可能性也受到很多生态的和行为的因素的影响。但是，一旦宿主和寄

生虫的接触发生了,感染的结果就受到宿主本身内在的和获得性的特征因素的影响。由于这样的特征是受到遗传控制的,因而宿主物种水平上的易感性和抵抗性也是由遗传所决定的。这就是通常称之为的种间差异,即寄生虫的宿主特异性和寄生虫区系的宿主特异性^[64]。在自然条件下,宿主对寄生虫的反应很少象实验室条件下的宿主那样表现出强的免疫反应^[15,65]。没有能力产生抵抗性反应的宿主无疑在相应的寄生虫的传播和成活中起着重要的作用。这种反应是具有一定的生理基础的,并且可以在特定年龄、性别和繁殖对策的宿主内表现得很明显,甚至可以由于遗传的作用而在整个种群发生。总之,宿主对感染可以表现出不同程度的反应,这种具有遗传特征的反应可能是引起聚集分布的一个重要因素^[64]。

宿主对寄生虫感染的反应包括宿主生活史的改变^[47]、宿主行为的变化^[52,53]以及宿主的免疫反应对寄生虫的影响等等^[14]。

寄生虫引起的宿主死亡

在直接或者间接调节许多物种的种群增长方面,寄生虫起着重大的作用。近年来的理论生态学的发展已经表明微寄生虫(指细菌、病毒和原生动物)和大寄生虫(主要指蠕虫)可以通过降低宿主种群的增长率而在调节宿主种群的丰盛度方面具有潜在的作用^[2,6,7,44,45]。寄生虫引起的宿主死亡和寄生虫引起的宿主繁殖潜能的降低是宿主和寄生虫系统稳定和不稳定的过程中的两个重要的种群参数^[2]。

如果跟踪同龄的宿主种群,在感染率不随时间变化的前提下,寄生虫引起的宿主死亡趋向于引起凸形的年龄-寄生虫强度曲线。这种曲线表明,寄生虫平均强度的最大值发生在中间年龄的宿主。在较老龄的宿主中出现降低的寄生虫感染强度,这可能是由于严重感染的宿主的急剧死亡的原因^[9]。随着老龄宿主群体的平均寄生虫强度的降低,寄生虫在宿主种群的分布也随之降低(用 S^2/\bar{x} 来度量)。该理论的实际意义就在于凸形的年龄-强度曲线以及老龄宿主群体中的寄生虫分布程度的降低可以作为寄生虫引起的宿主死亡的证据。而这种死亡是和宿主所承受的寄生虫数量成正相关的^[5,57]。但是,这个结论的使用受制于一系列的重要的限制条件。除了上面的原因外,凸形的年龄-强度的曲线完全可以由和年龄相关的平均感染率的变化而引起;在老龄宿主群体中的寄生虫分布程度的降低也可能是由于除寄生虫引起的宿主死亡之外的另两个因素引起的:老龄宿主体内对感染的异源性的降低以及获得性免疫产生的对寄生虫的损害作用^[9]。此外,在一定的同龄群体的个体数量降到一个低的水平时,随机的原因也可以产生这样的寄生虫丰盛度以及分布程度与宿主年龄的相互模式;很小的取样样本也可能产生凸形的年龄-强度曲线^[9]。

由于这些条件的限制,从自然条件下获得的寄生虫丰盛度和分布的资料数据中是很难确定这种寄生虫引起的宿主死亡的因素的^[44]。尽管如此,寄生虫引起的宿主死亡的例子可在自然条件下得以证实^[25,27]。

寄生虫引起的宿主死亡通常被定义为除了其它的死亡率之外的一种特殊的附加性的死亡率^[7]。在无脊椎动物的宿主-寄生虫系统,这种寄生虫引起的宿主死亡率是有意义的,并且的确是一种附加性的;而在高等的脊椎动物的宿主-寄生虫系统,这种寄生虫引起

的宿主死亡绝大多数是一种补偿性的。只有在寄生虫从它们的正常的已相互适应的宿主转移到了不正常的未相互适应的宿主时,这种寄生虫引起的宿主死亡才是附加性的和有意义的。这方面的最典型的例子就是随着宿主的移植而同时带入的寄生虫对本地种带来的严重危害^[29]。寄生虫引起的宿主死亡以及由寄生虫引起的对宿主种群的调节通常是作用于中间宿主的,其中包括作为中间宿主的鱼类^[30]。Holmes (1982)^[29] 对在寄生虫生态学的理论研究中提出的寄生虫引起的宿主死亡的观点表示质疑:究竟这种死亡是附加性的还是补偿性的,问题的实质就是在自然条件下寄生虫是否对宿主种群,主要是脊椎动物的宿主种群有调节作用。这代表了理论研究者和从事野外研究的学者之间的观点差异。

寄生虫可能对宿主的繁殖潜能产生影响,进而产生调节寄生虫种群的作用^[2, 31]。Scott (1987)^[56] 在实验室条件下成功地证实了寄生虫对宿主种群的调节作用,寄生虫引起了实验室条件下宿主的死亡,并将之作为唯一的补偿性的寄生虫引起的宿主死亡的例子。一方面,寄生虫影响着宿主;另一方面,宿主也产生很多适应性的反应。宿主抵抗力的发展增强、宿主感染后生殖力的补偿、宿主个体大小的变化以及宿主生活史的改变都是有效的对寄生虫侵害的反应^[47]。

寄生虫的种内竞争和密度制约过程

种群参数,例如出生率和死亡率,在功能上是和种群的密度联系在一起的。由于对有限的资源的种内竞争的存在,种群的死亡率可能会随着种群密度的增加而增加^[2]。对有些资源的竞争既可能导致某些寄生虫个体的死亡,也可能导致所有寄生虫或部分寄生虫生长发育的停滞^[33]。种内竞争的明显特点是当宿主体内的寄生虫种群增长的时候,寄生虫的平均大小降低,每个寄生虫的繁殖能力降低^[30]。

单个宿主体内的寄生虫内种群的增长同样受到密度制约因素的影响。密度制约过程既可以作用于寄生虫的繁殖率和死亡率,也可以作用于寄生虫引起的宿主反应,以及对有限的空间和营养资源的竞争^[2]。多种密度制约的种群过程已经被证明有调节种群密度的作用,例如:寄生虫密度和寄生虫的瞬时死亡率^[11],寄生虫密度和寄生虫的大小^[41, 54, 62]等等。种群密度和宿主提供的营养被认为是决定绦虫和棘头虫的繁殖成功率和身体大小的两个重要的因子^[21]。

在大量的鱼类寄生虫种群的研究中还没有发现密度制约的过程;相反,非密度制约的因素对寄生虫种群有着重要的影响,其中最重要的大概是鱼类的行为和水温的作用^[30]。从目前的研究中可以得出这样的结论,大多数的鱼类寄生虫种群是不能受调节的,从而也是不稳定的^[30]。仅仅只有很少的几个研究证实了密度制约因素在鱼类寄生虫种群的调节中起着作用。对 *Pomphorhynchus laevis* 和 *Eubothrium scolopendri* 的长期的种群研究证实了它们的种群是受调节的;但是,没有可能去鉴别这些调节机制^[30]。更进一步的各种寄生虫种群过程的研究将有利于懂得各个种群过程的作用。在实验室的控制条件下进行这样的目的的实验具有更大的可能性和理论意义。

实验室条件下的宿主-寄生虫系统

随着寄生虫生态学理论的发展,对实验条件下的宿主-寄生虫系统的研究产生了迫切

的要求,而且这样的研究也将有利于检验现有的各种理论和假说。如果这样的宿主-寄生虫系统可以在实验室条件下持续较长的时间,那么就可以利用这种方法进行实验流行病学的研究。实验室条件下的鼠群体和病毒与细菌感染的研究^[22,26]被认为是这个领域里的开拓性的研究。Park^[48]成功地研究了两种面粉甲壳虫在一种原生动物寄生虫的存在下的长期的种群竞争。Stiven^[63]研究了水螅和一种寄生原生动物相互作用的长期的种群动态。为了更好地懂得寄生虫种群在它们的宿主种群中的传播、扩散和延续,对实验室条件下的可以自由延续的宿主-寄生虫系统的研究已经提到了很重要的地位^[56]。

目前,这方面的研究尚不多,但已经报道了几个十分有意义的研究。Scott 和 Anderson (1984)^[59] Scott (1985)^[56]采用长周期的流行病学的实验方法,结合短周期的理论性的以及方向性的指导实验,进行三代虫 *Gyrodactylus bullatarudis* 和其宿主 *Poecilia reticulata* 的寄生虫与宿主种群动态的研究。一系列的寄生种群参数以及起主-寄生虫的相互关系得到了透彻的研究,密度制约的过程被证明对该寄生虫种群起着重要的作用^[55-57,59-61]。Keymer (1985)^[39]分析了现有的实验资料,评价了 *Nematospiroides dubius* 作为研究宿主-寄生虫相互关系的流行病学实验模式的适宜性。在此基础上, Scott^[58] 研究了在这种传播途径很简单的线虫的存在下-实验室条件下鼠种群的动态,证实了寄生虫对宿主种群具有调节作用,而且是一个很好的实验室条件下脊椎动物种群受到寄生虫调节的例子。该实验不仅可以作为 Holmes (1982)^[29] 争议的到目前为止还没有发现寄生虫调节脊椎动物种群的一个反例,也就是说这种线虫引起的鼠种群的死亡是附加性的。同时,该研究的结果也意味着寄生虫不仅可以在单一物种种群上产生影响,也可以影响到宿主和其他物种之间的种间关系,进而对群落产生影响^[58]。

此外,还有一些宿主-寄生虫系统的研究仍具有很大的理论意义。Keymer^[37] 在实验室条件下证实了 *Hymenolepis diminuta* 的囊尾蚴有调节 *Tribolium confusum* 种群密度的作用。Anderson 和 Crombie^[41] 证实了曼氏血吸虫 *Schistosoma mansoni* 的幼虫阶段具有调节中间宿主种群的作用。Anderson, Whitefield 和 Mills^[13] 在实验室条件下研究了外寄生虫吸虫的种群动态,对于各种种群参数都进行了详细的研究,其中大量的种群过程都是密度制约的。McCallum (1982)^[46] 研究了多子小瓜虫 *Ichthyophthirius multifiliis* 感染 *Poecilia latipinna* 的实验;其结果表明,宿主感染寄生虫的数量不受密度制约因素的调节而与宿主接触的感染期虫体的数量成线性关系;宿主易感性的差异,感染期虫体的感染力的差异是两个影响感染动态和宿主的感染寄生虫数量的主要因子。但总之,在实验室条件下的寄生虫种群的研究中密度制约的因素被认为是主要的种群过程,在调节实验室寄生虫种群方面具有很大的作用,这些也正是现有的理论所预见的。

自然条件下的宿主-寄生虫系统

大量的寄生虫生态学的研究提供了许多在个体和种群水平上的寄生虫和宿主相互作用的例子。但是,由于自然条件下的取样的困难,有关这种相互作用在进化上的意义以及寄生虫作用于宿主种群的选择性压力的研究确很少^[35]。近年来不断增加的实验室条件下的选择的宿主-寄生虫种群的研究表明寄生虫有着和捕食者以及资源限制相类似的限制它们的宿主种群生长的作用^[6,7,9],寄生虫在宿主的适应性方面也有着非常重要的作用^[10]。

Price^[50]提出了与此相反的观点,他认为寄生虫适应于小的不连续的环境,具有高的进化和形成物种的速率,具有广的适应范围,其形成物种的方式不是通过地理隔绝,而是通过占据不同的不连续的地理区域的形成物种的过程。总的来说,寄生虫处在一种不平衡的状态中。在宿主和寄生虫的相互作用的系统研究中,这代表了两种不同的学术观点。Anderson 和 May^[6-10]认为寄生虫作为一种长期存在的物种而形成了稳定的宿主-寄生虫系统;而 Price^[50]将寄生虫看作开拓性的物种,从而形成了不稳定的宿主-寄生虫系统。这两种不同的观点代表的进化上的意义也是不同的。如果寄生虫处在稳定的平衡状态中,那么可以肯定寄生虫在相当长的一个时期内存在于一个特定的区域并且对宿主种群产生选择性压力,反过来宿主对寄生虫种群也产生这样的压力。另一方面,如果寄生虫种群处在不稳定、不平衡的状态中,那么局部的寄生虫的聚集和消亡是可能经常发生的。寄生虫种群没有可能长期在一定的区域内生存,它们可以和宿主种群产生相互作用;但是,它们不可能对它们的宿主种群产生强的持久的选择性压力,也不可能有任何重要的维持宿主遗传多样性的能力^[39]。

自然条件下的宿主-寄生虫系统的研究可以给上述的学术观点提供有力的证据。自然条件下的寄生虫种群,特别是鱼类寄生虫种群,它们受到气候的影响而通常呈现出明显的周期性^[16]。自然条件下绝大多数的鱼类寄生虫种群处在一种没有被调节的状态,因而也是不稳定的^[30],尽管对某种的鱼类寄生虫种群的研究表明了这些种群的持久性和稳定性^[36]。Kennedy^[35] (1985) 总结了他在英格兰西南部的一个小湖进行的近 20 种寄生虫种群和寄生虫与宿主种群相互关系的研究。寄生虫引起的宿主死亡这样一个密度制约的过程有利于舌状绦虫转移给鸟类终宿主而并不导致寄生虫的死亡。所以,在这种情况下产生的宿主死亡对寄生虫种群没有调节作用。研究还表明,其舌状绦虫的种群是没有受到调节的,并且处在一种不平衡的状态中,尽管它和宿主种群产生相互作用,甚至对宿主种群产生大的影响。在同一地点,对 3 种眼吸虫 *Diplostomum gasterostei*, *Tylodelphys clavata*, *T. podicipina*^[31] 的研究表明它们对宿主种群没有任何危害,宿主对它们的感染也没有易感性和抵抗力的差异。尽管这 3 种寄生虫种群的数量在研究期间内经历了明显的变化,但没有任何证据表明这种变化是由于某些调节机制的作用,或者是由于宿主种群的作用;它们的种群大小的变化受到它们种间竞争的影响。这些研究表明,不同种的鱼类和寄生虫之间的作用是不同的,鱼类寄生虫种群处在一种不平衡的状态中^[35]。该研究的结果也有力地支持了 Price^[50]的观点。

Gill 和 Mock^[24]提供了另外一个自然环境条件下长期的寄生虫和宿主种群相互关系的研究。蝶螈血液中的锥体虫 *Trypanosoma diemyctyli* 和其宿主的相互关系得以清楚地表现出来。经验和实验的结果都表明这种锥体虫对宿主的存活没有影响,对宿主的净繁殖率产生最小限度的影响,绝大多数的宿主也没有有效的抵抗这种锥体虫的机制。他们同时指出,如果在有利的传播条件下,同一宿主体内的几种相互竞争的锥体虫基因型之间的自然选择有利于具有最高的净繁殖率和最大的病原性的基因型。因此,他们认为目前观察到的宿主-寄生虫的相互作用处在非致病的阶段,处在致病性突变之前。锥体虫在这个局部的蝶螈和蚂蟥群落里经历着非致病性的起源和毒性的结束的自然循环的过程,他们预测该锥体虫将向毒性突变。但是,自然选择有利于那些使蝶螈达到性成熟,并且使

它们能重新进入成年的蝾螈和蚂蟥之间的循环的基因型的锥体虫,这就是现实中观察到的结果。他们观察到蝾螈的繁殖种群10年内都处在一个稳定的动态中^[23],而该锥体虫的感染率和频率分布在4年内也没有发生什么变化。这种观察的结果是和Anderson^[2]的结论相矛盾的。Anderson断言对宿主产生很小危害的寄生虫会引起不稳定的平衡,而观察到的锥体虫和宿主种群都处在相对稳定的状态中^[24]。这两个长期的宿主-寄生虫系统的研究,都提出了实验室和理论性研究中获得的结论所不同的观点。进一步更多地深入研究在自然和实验室条件下的周期的宿主和寄生虫种群关系,将有利于认识宿主-寄生虫的相互关系。

参 考 文 献

- [1] Anderson, R. M., 1974. Population dynamics of the cestode *Caryophyllaeus laticeps* (Pallas, 1781) in the bream (*Abramis brama*(L.)). *Journal of Animal Ecology*, **43**: 305—321.
- [2] Anderson, R. M., 1978a. The regulation of host population growth by parasitic species. *Parasitology*, **76**: 119—157.
- [3] Anderson, R. M., 1978b. Population dynamics of snail infection by microcilia. *Parasitology*, **77**: 201—224.
- [4] Anderson, R. M. & Crombie, J., 1984. Experimental studies of age-prevalence curves of *Schistosoma mansoni* infection in populations of *Biomphalaria glabrata*. *Parasitology*, **89**: 79—104.
- [5] Anderson, R. M. & Gordon, D. M., 1982. Process influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, **85**: 373—398.
- [6] Anderson, R. M. & May, R. M., 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I: Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology*, **47**: 219—247.
- [7] Anderson, R. M. & May, R. M., 1979a. Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature London* **280**, 361—367.
- [8] Anderson, R. M. & May, R. M., 1979b. Prevalence of schistosome infections with molluscan population: observed patterns and theoretical predictions. *Parasitology*, **79**: 63—94.
- [9] Anderson, R. M. & May, R. M., 1981. The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **291**: 451—524.
- [10] Anderson, R. M. & May, R. M., 1982. Coevolution of hosts and parasites. *Parasitology*, **85**: 411—426.
- [11] Anderson, R. M. & Michel, J. F., 1977. Density-dependent survival in population of *Ostertagia ostertagi*. *International Journal for Parasitology*, **7**: 321—329.
- [12] Anderson, R. M., Whitefield, P. J. & Dobson, A. P., 1978. Experimental studies of infection dynamics: infection of the definitive host by the cercariae of *Transversotrema patialense*. *Parasitology*, **77**: 189—200.
- [13] Anderson, R. M., Whitefield, P. J. & Mills, C. A., 1977. An experimental study of the population dynamics of an ectoparasitic digenetic *Transversotrema patialense* (Soparker): cercarial and adult stages. *Journal of Animal Ecology*, **46**: 555—580.
- [14] Arnason, A. N., Dick, T. A. & Wassom, D. L., 1986. A model to assess survival mechanisms of parasites in a genetically defined host system. *Parasitology*, **92**: 253—267.
- [15] Behnke, J. M. & Wakelin, D., 1973. The survival of *Trichuris muris* in wild populations of its natural hosts. *Parasitology*, **67**: 157—164.
- [16] Chubb, J. C., 1982. Seasonal occurrence of helminths in freshwater fishes. Part IV. Adult Cestoda, Nematoda and Acanthocephala. In W. H. R. Lumsden, R. Muller and J. R. Baker (eds), *Advances in Parasitology* **20**, 1—292. Academic Press: London.
- [17] Crofton, H. D., 1971a. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, **62**: 179—194.
- [18] Crofton, H. D., 1971b. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, **63**: 343—364.
- [19] Croll, N. A. & Ghadirian, E., 1981. Wormy persons: contributions to the nature and patterns of overdispersion with *Ascaris lumbricoides*, *Ancylostoma duodenale*, *Necator americanus* and *Trichuris trichiura*. *Tropical and Geographical Medicine*, **33**: 241—248.
- [20] Crompton, D. W. T., Keymer, A. E. & Arnold, S. E., 1984. Investigating overdispersion: *Moniliformis* (Acanthocephala) and rats. *Parasitology*, **88**: 317—331.

- [21] Dobson, A. P., 1986. Inequalities in the individual reproductive success of parasites. *Parasitology*, **92**: 675—682.
- [22] Fenner, F., 1948. The epizootic behaviour of mouse pox (infectious ectromelia of mice). II. The course of events in long-continued epidemics. *Journal of Hygiene*, **46**: 383—393.
- [23] Gill, D. E., Berven, K. A. & Mock, B. A., 1983. The environmental component of evolutionary biology. In C. A. King and P. S. Dawson (eds), *Population Biology, Retrospect and Prospect*: 1—36. New York: Columbia University Press.
- [24] Gill, D. E. & Mock, B. A., 1985. Ecological and evolutionary dynamics of parasites: The case of *Trypanosoma diemyctyli* in the red-spotted newt *Notophthalmus viridescens*. In D. Rollinson and R. M. Anderson (eds). *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*. Linnean Society Symposium Series No.11. Academic Press: London.
- [25] Gordon, D. M. & Rau, M. E., 1982. Possible evidence for mortality induced by the parasite *Apateon gracilis* in a population of brook sticklebacks. *Parasitology*, **84**: 41—47.
- [26] Greenwood, M., Bradford-Hill, A., Topley, W. W. C. & Wilsoem, J., 1936. Experimental epidemiology. *Medical Research Council Special Report*, No, 209, 204pp.
- [27] Henrison, S., 1977. The abundance and distribution of *Diphyllobothrium dentriticum* (Nitzsch) and *D. ditremum* (Creplin) in the char *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology*, **11**: 231—248.
- [28] Hirsch, R. P., 1980. Distribution of *Polymorphus minutus* among its intermediate hosts. *International Journal for Parasitology*, **10**: 243—248.
- [29] Holmes, J. C., 1982. Impact of infectious disease agents on the population growth and geographical distribution of animals. In R. M. Anderson and R. M. May (eds). *Population Biology of Infectious Diseases*. Dahlen Konferenzen 1982. Berlin, Heidelberg, New York: Springer-Verlag.
- [30] Kennedy, C. R., 1977. The regulation of fish parasite population. In G. W. Esch (ed.), *Regulation of Parasite Population*. New York: Academic Press.
- [31] Kennedy, C. R., 1981. Long term studies on the population biology of two species of eyefluke, *Diplostomum gasterostei* and *Tylodelphys clavata* (Digenea: Diplostomatidae), concurrently infecting the eyes of perch, *Perch fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*, **19**: 221—236.
- [32] Kennedy, C. R., 1982. Biotic Factors. In D. F. Metrick and S. S. Desser (eds), *Parasites- Their World and Ours*. Amsterdam, Elevier Biomedical Press.
- [33] Kennedy, C. R., 1984a. Host-parasite interrelationships: strategies of coexistence and coevolution. In C. J. Barnard (ed.), *Producers and Scroungers—Strategies of exploitation and parasitism*. Croom Helm, London and Sidney, Chapman & Hall, New York.
- [34] Kennedy, C. R., 1984b. The use of frequency distributions in an attempt to detect host mortality induced by infection of diplostomatid metacercariae. *Parasitology*, **89**: 209—220.
- [35] Kennedy, C. R., 1985. Interactions of fish and parasite populations: to perpetuate or pioneer? In D. Rollinson and R. M. Anderson (eds), *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*. Linnean Society Symposium Series, No.11. Academic Press: London.
- [36] Kennedy, C. R. & Rumpus, S. A., 1977. Long term changes in the size of the *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) population in the River Avon. *Journal of Fish Biology*, **19**: 35—42.
- [37] Keymer, A. E., 1981. Population dynamics of *Hymenolepis diminuta* in the intermediate host. *Journal of Animal Ecology*, **50**: 941—950.
- [38] Keymer, A. E., 1982. The dynamics of infection of *Tribolium confusum* by *Hymenolepis diminuta*, the influence of exposure time and host density. *Parasitology*, **84**: 157—166.
- [39] Keymer, A. E., 1985. Experimental epidemiology: *Nematospirodes dubius* and the laboratory mouse. In D. Rollinson and R. M. Anderson (eds), *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*. Linnean Society Symposium Series No.11. Academic Press: London.
- [40] Keymer, A. E. & Anderson, R. M., 1979. The dynamics of infection of *Tribolium confusum* by *Hymenolepis diminuta*: the influence of infective-stage density and spatial distribution. *Parasitology*, **79**: 195—207.
- [41] Keymer, A. E., Crompton, D. W. T. & Tinghvi, A., 1983. Mannose and the 'crowding effect' of *Hymenolepis* in rates. *International Journal for Parasitology*, **13**: 561—570.
- [42] Li, S. Y. & Hsu, H. F., 1951. On the frequency distribution of parasitic helminths in their naturally infected hosts. *Journal of Parasitology*, **37**: 32—41.
- [43] Margolis, L., Esch, G. W., Holmes, J. C., Kuris, A. M. & Schad, G. A., 1982. The use of ecological terms in parasitology. *Journal of Parasitology*, **68**: 131—133.
- [44] May, R. M. & Anderson, R. M., 1978. Regulation and stability of host-parasite population interactions:

- II. Destabilizing processes. *Journal of Animal Ecology*, 47: 249—267.
- [45] May, R. M. & Anderson, R. M., 1979. Population biology of infectious diseases: Part II. *Nature* London 280, 455—461.
- [46] McCallum, H. I., 1982. Infection dynamics of *Ichthyophthirius multifilis*. *Parasitology*, 85: 475—488.
- [47] Minchella, D. J., 1985. Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitology*, 90: 205—216.
- [48] Park, T., 1948. Experimental studies of interspecies competition. I. Competition between two pulation of the flour beetles, *Tribolium confusum* Duval and *Tribolium castaneum* Herbst. *Ecological Monographs*, 18: 267—307.
- [49] Pennycuick, L., 1971. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distribution. *Parasitology*, 63: 389—406.
- [50] Price, P. W., 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- [51] Rau, M. E., 1979. The frequency distribution of *Hymenolepis diminuta* cysticercoids in natural, sympatric populations of *Tenebrio molitor* and *T. obscurus*. *International Journal for Parasitology*, 9: 85—87.
- [52] Rau, M. E., 1983. The open-field behaviour of mice infected with *Trichinella spiralis*. *Parasitology*, 86: 311—318.
- [53] Rau, M. E., 1984. The open-field behaviour of mice infected with *Trichinella pseudospiralis*. *Parasitology*, 88: 415—419.
- [54] Roberts, L. S., 1961. The influence of population density on patterns and physiology of growth in *Hymenolepis diminuta* (Cestoda: Cyclophyllidae) in the definitive hosts. *Experimental Parasitology*, 11: 332—371.
- [55] Scott, M. E., 1982. Reproductive potential of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology*, 85: 217—236.
- [56] Scott, M. E., 1985. Experimental epidemiology of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*): short- and long-term studies. In D. Rollinson and R. M. Anderson (eds), *Ecology and Genetics of Host-Parasite Interactions*. Linnean Society Symposium Series No.11. Academic Press: London.
- [57] Scott, M. E., 1987a. Temporal changes in aggregation: a laboratory study. *Parasitology*, 94: 583—595.
- [58] Scott, M. E., 1987b. Regulation of mouse colony abundance by *Heligmosomoides polygyrus*. *Parasitology*, 95: 111—124.
- [59] Scott, M. E. & Anderson, R. M., 1984. The population dynamics of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology*, 89: 159—194.
- [60] Scott, M. E. & Nokes, D. J., 1984. Temperature-dependent reproduction and survival of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*). *Parasitology*, 89: 211—227.
- [61] Scott, M. E. & Robinson, M. A., 1984. Challenge infection of *Gyrodactylus bullatarudis* (Monogenea) on guppies (*Poecilia reticulata*) (Peters), following treatment. *Journal of Fish Biology*, 24: 581—586.
- [62] Smith, G., 1984. Density-dependent mechanisms in the regulation of *Fasciola hepatica* populations in sheep. *Parasitology* 88: 449—461.
- [63] Stiven, A. E., 1964. Experimental studies on the epidemiology of the host-parasite system, *Hydra* and *Hydramoeba hydroxena* (Entz). III. The components of a simple epidemic. *Ecological Monographs*, 34: 119—142.
- [64] Wakelin, D., 1978. Genetic control of susceptibility and resistance to parasite infection. In W. H. R. Lumsden, R. Muller and J. R. Baker (eds), *Advances in Parasitology*, 16, 219—308. Academic Press: London.
- [65] Wassom, D. L., Dewitt, C. W. & Grundmann, A. W., 1974. Immunity to *Hymenolepis citelli* by *Peromyscus maniculatus*: genetic control and ecological implications. *Journal of Parasitology*, 60: 47—52.
- [66] Wassom, D. L., Dick, T. A., Arnoson, N., Strickland, D. & Grundmann, A. W., 1986. Host genetics: A key factor in regulating the distribution of parasites in natural population. *Journal of Parasitology*, 72: 334—337.