

Revista de Saúde Pública

JOURNAL OF PUBLIC HEALTH

Atualização

Current Comments

Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita

Implications of spatial aggregation of parasites for the population dynamics in host-parasite interaction

Claudio J. Von Zuben

*Departamento de Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília,
DF - Brasil*

ZUBEN, Claudio J. Von, Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. *Rev. Saúde Pública*, 31 (5): 523-30, 1997.

Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita

Implications of spatial aggregation of parasites for the population dynamics in host-parasite interaction

Claudio J. Von Zuben

Departamento de Zoologia do Instituto de Ciências Biológicas. Universidade de Brasília, DF - Brasil

Resumo

São discutidos aspectos relacionados ao padrão comumente observado de distribuição agregada de parasitas na população-hospedeira. Geralmente observa-se que a maioria dos hospedeiros alberga poucos parasitas, enquanto que poucos hospedeiros albergam a maior proporção dos parasitas. Assim sendo, são analisados fatores que podem influenciar o padrão de distribuição dos parasitas, a relação entre o nível de agregação dos parasitas e a prevalência de infecção, além da variação nesse nível de agregação em função da idade do hospedeiro. Também são considerados fatores que determinam a diversidade de espécies em comunidades de parasitas, os diferentes tipos de competição entre os parasitas e sua relação com o controle biológico. Finalmente são discutidos processos biológicos considerados como de estabilização e de instabilidade sobre o comportamento dinâmico de interações hospedeiro-parasita.

Relações hospedeiro-parasita. Distribuição espacial.

Abstract

Some aspects of the widely observed over-dispersed pattern of the distribution of parasites within the host population are examined. It has been established in the parasitological literature that most hosts usually harbour few parasites, while only few hosts harbour a large proportion of the parasite population. Factors that may influence the pattern of distribution of parasites, the relation between the level of parasite aggregation and the prevalence of infection, and changes in this level of aggregation as a function of host age are analysed. Factors which determine the diversity of species in parasite communities are presented, and aspects of exploitative and interference competition among parasites and their relations with biological control procedures are also considered. Attention is also focused on the regulatory and destabilizing processes influencing the dynamic behaviour of host-parasite population interactions.

Host-parasite relations. Residence characteristics.

INTRODUÇÃO

Uma das características mais comuns em infecções de hospedeiros invertebrados e vertebrados por parasitas é a tendência destes últimos apresentarem-se distribuídos de maneira agregada nos hospedeiros. A maioria dos hospedeiros geralmente alberga poucos parasitas, enquanto que poucos hospedeiros albergam a maior proporção da população de parasitas^{4,10,11,29,34}. São nesses poucos hospedeiros que processos dependentes da densidade exercem sua influência, via supressão da fecundidade ou sobrevivência do parasita, ou através da influência do parasita sobre a sobrevivência ou fecundidade do hospedeiro^{4,14}.

O padrão de dispersão dos parasitas tem sido considerado de grande importância para a dinâmica populacional da relação hospedeiro-parasita^{3,14,16,30,31}. Considera-se, por exemplo, que o padrão de distribuição agregada dos parasitas age para aumentar a regulação dependente da densidade, da abundância tanto de hospedeiros como de parasitas, além de reduzir o nível de competição interespecífica entre os parasitas^{1,14,15}.

Assim sendo, o objetivo do presente trabalho é discutir aspectos relacionados ao padrão de distribuição agregada dos parasitas nos hospedeiros, analisando as causas que determinam essa distribuição e suas implicações para a dinâmica populacional da interação hospedeiro-parasita. São discutidos fatores influenciando a distribuição de parasitas, aspectos da agregação de parasitas nos hospedeiros, diversidade de espécies em comunidades de parasitas, competição entre parasitas e sua relação com o controle biológico, e finalmente, processos biológicos influenciando o comportamento dinâmico de associações hospedeiro-parasita.

Fatores que Influenciam a Distribuição de Parasitas

A ocorrência de variabilidade na abundância observada de populações-animais pode ser função de dois tipos distintos de mecanismos: aleatoriedade demográfica e ambiental. Especificamente em parasitas, o primeiro caso está associado a uma certa probabilidade de que um parasita irá morrer ou que uma nova infecção irá ocorrer em um determinado intervalo de tempo⁴. Já o caso de aleatoriedade ambiental implica situações em que processos como nascimento, morte e taxas de imigração e emigração que governam o crescimento populacional de parasitas, não são constantes para uma determinada espécie, mas dependem de fatores ambientais⁴.

A causa primária da distribuição agregada de parasitas dentro da população de hospedeiros está associada principalmente a fatores estocásticos ambientais, antes de fatores de natureza demográfica. Entre esses fatores ambientais incluem-se mudanças em parâmetros físicos do ambiente no tempo e no espaço, e principalmente, diferenças na susceptibilidade do hospedeiro à infecção, as quais podem ser devidas a diferenças imunológicas (experiências passadas de infecção), comportamentais ou de microhabitat entre os hospedeiros, além de fatores genéticos^{4,32}. Estes dois últimos podem também influenciar a taxa de mortalidade dos parasitas e hospedeiros bem como criar heterogeneidade na dispersão de parasitas dentro da população de hospedeiros. Estes fatores ambientais (considerando que ambiente inclui tanto o hospedeiro como seu habitat) fazem com que parâmetros populacionais, os quais controlam o tamanho das populações de parasitas, sejam variáveis aleatórias antes que constantes.

Anderson e Gordon⁴ (1982) sugerem que fatores como taxas de transmissão de parasitas e heterogeneidade na susceptibilidade das populações de hospedeiro ao parasita são os principais determinantes do nível de agregação exibido por qualquer população de parasitas. Esses mesmos autores sugerem que os níveis observados de agregação dos parasitas tendem a apresentar variação inversamente proporcional à patogenicidade do parasita. Isto porque parasitas altamente patogênicos teriam maior possibilidade de induzir a morte de hospedeiros com cargas parasitárias médias e altas, em comparação com parasitas menos patogênicos. A morte dos hospedeiros mais infectados (e conseqüentemente também a dos seus parasitas) geraria uma distribuição mais uniforme dos parasitas na população hospedeira, diminuindo dessa forma o nível de agregação dos parasitas nessa população hospedeira.

A distribuição de parasitas nos hospedeiros em determinado ponto no tempo será resultante de dois grupos de forças opostas, um agindo para aumentar e outro para diminuir o grau de dispersão dos parasitas. Na Tabela 1 encontram-se representados fatores que geram distribuição uniforme e agregada dos parasitas nos hospedeiros, segundo Anderson e Gordon⁴ (1982).

Agregação dos Parasitas e Prevalência de Infecção

Dentre os vários modelos de distribuição de contágio propostos como medidas do nível de agregação de parasitas, os mais utilizados são a razão variância/média (s^2/\bar{x}) e o parâmetro **k** da distribui-

Tabela 1 - Fatores que geram distribuição uniforme e agregada dos parasitas nos hospedeiros.

Table 1 - Factors which generate under- and over-dispersion of parasites within a host population.

| Fatores que geram distribuição uniforme | Fatores que geram distribuição agregada |
|---|---|
| (1) Mortalidade de parasitas | (1) Heterogeneidade na susceptibilidade do hospedeiro à infecção |
| (2) Processos dependentes da densidade | (2) Reprodução direta do parasita dentro do hospedeiro |
| (3) Mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasita (taxa de mortalidade positivamente correlacionada com a carga parasitária) | (3) Heterogeneidade na habilidade dos hospedeiros em eliminar os parasitas por resposta imunológica ou outros tipos de resposta |

ção binomial negativa. Quanto maior for a razão s^2/\bar{x} e menor (mais próximo de zero) for o valor do expoente k , maior será o nível de agregação^{33,43}.

O valor do parâmetro k pode ser calculado através de vários métodos, sendo que três desses são apresentados por Southwood⁴³ (1978):

$$(1) \quad k = \frac{\bar{x}^2}{s^2 - \bar{x}}$$

sendo a variância calculada como

$$s^2 = \frac{(\sum fx)^2 - [(\sum fx)^2 / N]}{N - 1},$$

onde x representa os valores de número de indivíduos por amostra e N representa o número total de amostras.

$$(2) \quad \log \left(\frac{N}{n_0} \right) = k \log \left(1 + \frac{\bar{x}}{k} \right),$$

onde N representa o número total de amostras e n_0 o número de amostras não apresentando nenhum indivíduo.

$$(3) \quad N \log_e \left(1 + \frac{\bar{x}}{k} \right) = \left(\frac{A_x}{k + x} \right),$$

onde \log_e = logaritmo natural e A_x = soma de todas as frequências de unidades amostrais contendo mais que x indivíduos.

A partir do momento que a prevalência de infecção (percentagem de hospedeiros infectados na amostra total de hospedeiros) aumenta, os parasitas passam a distribuir-se mais uniformemente entre os hospedeiros e a explorar uma crescente fração da população disponível desses hospedeiros. Desta forma, a proporção de hospedeiros não infectados decresce. Visto que em uma amostra, essa proporção afeta diretamente a estimativa do número médio de parasitas por hospedeiro, há uma forte correlação positiva entre prevalência de infecção e quantidade média de

parasitas por hospedeiro. Assim sendo, os níveis de agregação declinam com o aumento da prevalência e da quantidade média de parasitas (carga parasitária) por hospedeiro³⁴.

Em um recente estudo teórico de simulação, Gregory e Woolhouse¹⁷ (1993) examinaram o comportamento estatístico de estimadores de parâmetros de infecção de parasitas, em relação à variação no tamanho amostral de hospedeiros, nível de agregação dos parasitas e carga parasitária. Os principais resultados obtidos por esses autores foram os seguintes: com uma diminuição no tamanho amostral considerado, valores de carga parasitária média, sua variância associada e o nível de agregação dos parasitas são sistematicamente subestimados. Estimativas de prevalência de infecção não dependem de associações com outros parâmetros como tamanho amostral considerado, quantidade média de parasitas por hospedeiro e nível de agregação dos parasitas. Já a carga parasitária média e sua variância são sensíveis ao nível de agregação dos parasitas nos hospedeiros, enquanto que nenhum parâmetro é sensível a diferenças em carga parasitária média¹⁷.

Agregação dos Parasitas em Função da Idade do Hospedeiro

Muitos estudos na literatura em parasitologia têm atentado para as causas e conseqüências do padrão de distribuição dos parasitas nos hospedeiros (vide revisão em Anderson e Gordon⁴, 1982). Porém, a relação entre a distribuição do número de parasitas por hospedeiro e a idade do hospedeiro não tem sido freqüentemente considerada.

A agregação dos parasitas na população-hospedeira pode aumentar com a idade dos hospedeiros se estes últimos diferirem em suas susceptibilidades à infecção³² e se as taxas de mortalidade do parasita diferirem entre os hospedeiros³⁷. Com o aumento da idade do hospedeiro, a agregação dos parasitas pode chegar a um pico de número de parasitas por hospedeiro

em hospedeiros adultos jovens, pelo aumento na susceptibilidade do hospedeiro e/ou diminuição na mortalidade do parasita, sendo que o nível de agregação dos parasitas volta a cair em hospedeiros de faixa etária mais elevada. Isto provavelmente ocorre em função da mortalidade do hospedeiro dependente da densidade de parasitas e da redução na sobrevivência e fecundidade dos parasitas nos hospedeiros restabelecidos de infecção parasitária^{32,37,42}.

Entre os vários exemplos de queda no nível de agregação de parasitas com a idade do hospedeiro podem ser citadas a infecção da truta ártica *Salvelinus alpinus* pelo cestódeo *Diphyllobothrium ditremum*¹⁸ e infecções em humanos por *Necator americanus*, *Trichuris trichiura* e *Ascaris lumbricoides*³⁷. Por outro lado, Quinnell e col.³⁷ (1995) também observaram altos níveis de agregação de *Schistosoma haematobium* em humanos de faixa etária elevada, resultado de agregação não freqüentemente encontrado na literatura parasitológica.

Os padrões de variação da agregação dos parasitas com o aumento da idade do hospedeiro, observados por Anderson e Gordon⁴ (1982), Pacala e Dobson³² (1988) e Quinnell e col.³⁷ (1995), sugerem que esses resultados podem ser interpretados como possíveis indicadores da ação de processos dependentes da densidade, tais como mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasita ou imunidade adquirida no hospedeiro.

Outros fatores podem também produzir variação no nível de agregação dos parasitas em função da idade do hospedeiro, entre os quais podem ser citados a variação temporal na taxa média de infecção, a expectativa de vida do parasita e a predisposição de infecção³⁷, os erros de amostragem^{17,32} e a agregação do hospedeiro durante sua exposição ao parasita, dependente do comportamento e da idade do hospedeiro⁴⁶.

Diversidade de Espécies em Comunidades de Parasitas

A estrutura de comunidades em associações hospedeiro-parasita é determinada por uma variedade de fatores tais como idade e estrutura genética da população de hospedeiros, hábitos de alimentação e habitat utilizado pelo hospedeiro, bem como por interações entre as espécies de parasitas¹⁵. A persistência dessas comunidades depende da relação entre a taxa de crescimento da população de hospedeiros e a patogenicidade dos parasitas, e para que essa persistência ocorra é necessário que a taxa de crescimento seja suficientemente alta para compensar a patogenicidade¹⁴.

O padrão agregado de distribuição usualmente encontrado entre diferentes espécies de parasitas contribui para a estabilidade da comunidade, minimizando a frequência de interações interespecíficas entre os parasitas, permitindo assim que mecanismos de regulação intraespecífica predominem¹⁵. Dessa forma, interações competitivas entre diferentes espécies de parasitas influenciarão apenas pequenas proporções de cada população de parasitas presente em hospedeiros infectados concomitantemente^{15,20}.

A diversidade de espécies em comunidades de parasitas é resultado, entre outros fatores, de interações entre a história evolutiva e a ecologia dos hospedeiros³⁵. A filogenia do hospedeiro pode ser mais importante do que a sua ecologia como determinante da riqueza de espécies em uma comunidade de parasitas³⁵. Em outras palavras, a riqueza de espécies pode depender mais de quais parasitas apresentaram uma coevolução com as linhagens do hospedeiro. Certos caracteres do hospedeiro, herdados dos ancestrais, e por sua vez dependentes da associação destes ancestrais com os parasitas como, por exemplo, a resistência imune determinada geneticamente, podem influenciar diretamente a estrutura de comunidade de parasitas³⁵.

A diversidade potencial de parasitas pode também estar associada à diversidade de hospedeiros intermediários e definitivos. Além disso, o tamanho do hospedeiro é o fator mais freqüentemente correlacionado com a riqueza de espécies da comunidade de parasitas. Hospedeiros maiores podem consumir maiores quantidades de alimento em comparação a hospedeiros de pequeno tamanho, e assim ficar expostos a uma maior amplitude de estágios infectantes de parasitas. Esses hospedeiros maiores podem também oferecer mais espaço para os parasitas, e assim abrigar mais espécies, e oferecer maior variedade de nichos para ocupação pelos parasitas e permitir assim a ocorrência simultânea de mais espécies de parasitas³⁵.

As infracomunidades de parasitas, que representam os agrupamentos de parasitas encontrados em um hospedeiro individual, podem constituir-se apenas em subgrupos da lista completa de espécies de parasitas encontradas na população total de hospedeiros³⁶. A ocorrência simultânea de todas as espécies de parasitas em um mesmo indivíduo-hospedeiro é chamada de riqueza potencial máxima de espécies da infracomunidade³⁶. Essa riqueza de espécies pode variar entre hospedeiros dependendo da prevalência e da possibilidade de ocorrência simultânea de diferentes espécies de parasitas. Visto que a probabilidade de ocorrência simultânea de todas as espécies disponíveis de parasitas em um indivíduo-hospedeiro pode ser con-

siderada produto de suas respectivas prevalências²³, tem-se que a probabilidade desta ocorrência simultânea em qualquer infracomunidade de parasitas é menor quanto maior for a riqueza de espécies na população total de hospedeiros.

Competição entre Parasitas e Controle Biológico

Apesar de estudos baseados em dados de campo considerarem que em muitos parasitas a especificidade hospedeira ou de nicho minimizam as interações interespecíficas entre os parasitas, outros estudos, principalmente em condições experimentais, têm considerado a competição como um regulador potencial de densidades populacionais de parasitas (Rohde³⁸, 1979; Brooks⁶, 1980).

Muitos autores dividem a competição interespecífica entre parasitas em dois tipos: por exploração e por interferência (Dobson¹⁴, 1985). O primeiro caso refere-se a uma interação passiva entre os parasitas, associada à utilização de um recurso limitante por duas ou mais espécies, em que os indivíduos de cada espécie procuram independentemente assimilar a maior quantidade de recursos no menor intervalo de tempo possível^{13,21,28}. Além disso, nesse tipo de competição, duas espécies de parasitas somente podem persistir se pelo menos uma delas, e preferencialmente ambas, apresentarem distribuição agregada no hospedeiro, o que irá reduzir o número de ocorrências simultâneas das duas espécies dentro do mesmo indivíduo hospedeiro, ao mesmo tempo que concentra a regulação de cada espécie pela competição intraespecífica pelos recursos, ao invés da competição interespecífica^{14,15}.

Já no caso de competição por interferência, a interação entre os parasitas passa a incluir mecanismos químicos e comportamentais que ativam um conflito direto entre os membros das espécies competidoras, mecanismos estes que somente evoluem se houver uma prévia competição por exploração^{40,41}.

Esse tipo de competição é considerado assimétrico, geralmente com uma espécie de parasita assumindo dominância e excluindo ou diminuindo o tamanho populacional de outra de regiões onde seus nichos sobrepõem-se. Além disso, quando a distribuição de parasitas é mediada pelo sistema imune do hospedeiro, a ordem cronológica de infecção pode ser crucial na determinação do competidor dominante²⁴. Na Tabela 2 encontram-se representadas as diferentes intensidades de interação entre os parasitas nos dois tipos de competição, segundo Dobson¹⁴ (1985).

Alguns autores têm sugerido a utilização de parasitas que competem ou interagem antagonisticamente com patógenos de importância médico-econômica, como agentes potenciais de controle destes últimos (Dobson¹⁴, 1985). Assim sendo, a introdução de uma segunda espécie de parasita em uma população de hospedeiros já infectados por outra espécie, poderia reduzir o parasitismo a níveis inferiores aos endêmicos em infecções pela espécie original. Uma das primeiras tentativas desta aplicação foi o controle de trematódeos em moluscos²⁶, embora algumas tentativas da aplicação desta técnica no campo não conseguiram total êxito^{9,27}. Isto por que a eficácia desta técnica como um mecanismo de controle não depende apenas da interação entre as duas espécies de parasitas, mas também do impacto patológico destas espécies na população de hospedeiros.

Dentro deste contexto, Dobson¹⁴ (1985) observou que, teoricamente, o grau máximo de controle é produzido pela combinação de patogenicidade relativamente alta com baixos níveis de agregação do parasita introduzido, sendo que este deve também infectar uma alta proporção da população de hospedeiros. Assim sendo, a eficácia de parasitas competidores em programas de controle vai depender mais da interação entre o nível de agregação dos parasitas e sua patogenicidade para o hospedeiro, do que de sua habilidade em interagir de maneira antagonística com o parasita que se pretende controlar^{14,16}.

Tabela 2 - Diferentes intensidades de interação entre os parasitas em situações de competição por exploração e por interferência.
Table 2 - *Different intensities of interaction between parasite species in exploitation and interference competition.*

| Competição por exploração | Competição por interferência |
|--|--|
| (1) Interação sem efeito para a outra espécie | (1) Deslocamento de local de preferência do parasita no hospedeiro |
| (2) Interação antagonística na competição por recursos | (2) Redução na sobrevivência ou na taxa de estabelecimento do parasita no hospedeiro |
| | (3) Exclusão de parasitas em hospedeiros infectados por outras espécies de parasitas |
| | (4) Competição direta (antibiose) |

Processos Biológicos de Estabilização e de Instabilidade sobre o Comportamento Dinâmico de Interações Hospedeiro-Parasita

Considerando-se que parasitas podem causar a redução no potencial reprodutivo e até a morte dos hospedeiros (representativa do nível letal de parasitas)¹⁰, e que a taxa desta redução e/ou mortalidade está relacionada à quantidade média de parasitas por hospedeiro, tem-se que os parasitas podem em certas circunstâncias desempenhar um importante papel na regulação ou controle populacional da população hospedeira^{10,11,15,16,22,30}.

Dentro deste contexto, Anderson e May³ (1978) investigaram teoricamente a influência sobre o comportamento dinâmico de populações de hospedeiros e parasitas, de fatores como a distribuição de parasitas entre hospedeiros, a mortalidade de hospedeiros induzida pelos parasitas e a mortalidade no parasita dependente de sua densidade no hospedeiro. Esses autores distinguiram três categorias de processos populacionais que influenciam na regulação da população-hospedeira pelo parasita, e conseqüentemente têm efeito estabilizador sobre o comportamento dinâmico da interação hospedeiro-parasita. Esta regulação pode então ser influenciada:

- (1) Pela relação funcional entre a taxa de mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasita e a quantidade de parasitas por indivíduo-hospedeiro, relação esta que analisa a maneira pela qual a mortalidade do hospedeiro depende da densidade de parasitas que este hospedeiro alberga. Neste caso, quanto maior for o nível de infecção por parasitas, maior será a taxa de mortalidade do hospedeiro. Entre outros exemplos, neste sentido, podem ser citadas: a infecção do percevejo aquático *Hydrometra myrae* pelo ácaro *Hydraphantes tenuabilis*²⁵, a infecção de ovelhas por *Fasciola hepatica*⁵ e a infecção do mosquito *Aedes trivittatus* pelo nematódeo *Dirofilaria immitis*⁷.
- (2) Pela distribuição agregada dos parasitas na população-hospedeira e sua relação com a taxa de mortalidade do hospedeiro induzida pelo parasita, prevenindo a extinção da população-hospedeira.
- (3) Pelas limitações no crescimento populacional do parasita, causadas por competição intraespecífica entre os parasitas ou reação imunológica do hospedeiro. Limitações no crescimento populacional do parasita dependentes de sua densidade no hospedeiro foram observadas em *Hymenolepis diminuta* infectando ratos¹⁹, no nematódeo intestinal *Ostertagia ostertagi* infectando bezerros² e em *Ascaris* spp infectando humanos¹².

Por outro lado, May e Anderson³¹ (1978) propuseram três categorias de processos biológicos que podem causar variações significativas tanto na população de hospedeiros como de parasitas, e dessa forma ter influência de instabilidade sobre o comportamento dinâmico de interações hospedeiro-parasita. Os processos de instabilidade são listados a seguir:

- (1) A redução na reprodução do hospedeiro induzida pelo parasita vai influenciar significativamente o tamanho da população-hospedeira na geração subsequente, podendo dessa forma alterar a relação de número de parasitas por hospedeiro. Foi observada redução na fecundidade dos moluscos *Biomphalaria truncatus* e *Bulinus nasutus productus*, pela infecção pelos estágios larvais do trematódeo *Schistosoma haematobium*, o mesmo ocorrendo com o molusco *Biomphalaria pfeifferi* infectado por *Schistosoma mansoni*^{8,44}, e com ratos de laboratório infectados com estágios larvais do nematódeo *Trichinella spiralis*⁴⁵.
- (2) Caso os parasitas reproduzam-se dentro do hospedeiro, como é o caso de protozoários, isto vai aumentar diretamente a população de parasitas, o que pode levar à extinção da população de hospedeiros e, conseqüentemente, também dos parasitas. O fato de muitas associações naturais hospedeiro-parasita persistirem a despeito dos parasitas apresentarem altas taxas de reprodução, sugere que outros parâmetros de interação devem ter apresentado coevolução de tal modo a manter a existência continuada de ambas as populações. Por exemplo, a distribuição agregada dos parasitas nos hospedeiros e a evolução de uma resposta imune eficiente pelo hospedeiro tendem a prevenir a extinção da população hospedeira, assegurando dessa forma a sobrevivência do parasita.
- (3) Se houver retardo no tempo entre a reprodução e transmissão dos parasitas, quanto maior for o intervalo de tempo para o desenvolvimento e transmissão dos estágios infectantes, maior será a possibilidade tanto de hospedeiros como de parasitas apresentarem flutuações populacionais, exibindo normalmente ciclos-limite estáveis. Por exemplo, no caso específico do nematódeo bovino *Dictyocaulus viviparous*, o tempo para os estágios larvais atingirem o estado infectante é dependente da temperatura³⁹.

CONCLUSÕES

O padrão de distribuição agregada de parasitas na população-hospedeira já está bem estabelecido na literatura em parasitologia. Apesar disso, alguns aspectos relacionados a este padrão de distribuição, bem como suas causas e conseqüências para a interação hospedeiro-parasita, nem sempre são considerados em estudos de infecções de hospedeiros invertebrados e vertebrados por parasitas.

Uma das principais conseqüências da agregação de parasitas na população hospedeira é que a regulação dependente da densidade, da abundância tanto de parasitas como de hospedeiros, será mais evidente nos hospedeiros com maior carga parasitária. Além disso, é importante que se considere em estudos parasitológicos a relação entre agregação de parasitas e prevalência de infecção, e também a variação no nível de agregação dos parasitas em função da idade do hospedeiro.

A não-consideração da distribuição agregada de parasitas pode ainda dificultar o estudo de infracomunidades e de diversidade de espécies de parasitas, além da possibilidade de subestimar a carga parasitária média da população-hospedeira, desde que os indivíduos hospedeiros mais infectados não sejam amostrados. A agregação de parasitas tem também implicações sobre o resultado de competição entre parasitas e sobre o comportamento dinâmico da interação hospedeiro-parasita.

AGRADECIMENTOS

Ao Sérgio F. dos Reis e Selma Giorgio (Departamento de Parasitologia, IB, Universidade Estadual de Campinas) e ao Wesley A. Conde Godoy (Departamento de Parasitologia, IB, Universidade Estadual Paulista, Campus de Botucatu) pela cuidadosa leitura e sugestões ao manuscrito.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ANDERSON, R.M. Parasite dispersion patterns: generative mechanisms and dynamic consequences. In: Meerovitch, E. *Aspects of parasitology*. Montreal, McGill University Press, 1982.
2. ANDERSON, R.M. & MICHEL, J.F. Density dependent survival in populations of *Ostertagia ostertagi*. *Int. J. Parasitol.*, **7**: 321-9, 1977.
3. ANDERSON, R. M. & MAY, R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. I. Regulatory processes. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 219-47, 1978.
4. ANDERSON, R. M. & GORDON, D. M. Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, **85**: 373-98, 1982.
5. BORAY, J.C. Experimental fascioliasis in Australia. *Adv. Parasitol.*, **7**: 95-210, 1969.
6. BROOKS, D.R. Allopatric speciation and non-interactive parasite community structure. *Syst., Zool.*, **29**: 192-203, 1980.
7. CHRISTENSEN, B.M. *Dirofilaria immitis*: effect on the longevity of *Aedes trivittatus*. *Exp. Parasitol.*, **44**: 116-23, 1978.
8. CHU, K.Y. et al. Host-parasite relationship of *Bulinus truncatus* and *Schistosoma haematobium* in Iran. 2. Effect of exposure dosage of miracidia on the biology of the snail host and the development of the parasites. *Bull. Wld Health Organ.*, **34**: 121-30, 1966.
9. COMBES, C. Trematodes: antagonism between species and sterilizing effects on snails in biological control. *Parasitology*, **84**: 151-75, 1982.
10. CROFTON, H.D. A quantitative approach to parasitism. *Parasitology*, **62**: 179-94, 1971.
11. CROFTON, H. D. A model of host-parasite relationships. *Parasitology*, **63**: 343-64, 1971.
12. CROLL, N.A. et al. The population biology and control of *Ascaris lumbricoides* in a rural community in Iran. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **76**: 187-97, 1982.
13. DE JONG, G. A model of competition for food. I. Frequency-dependent viabilities. *Am. Natur.*, **110**: 1013-27, 1976.
14. DOBSON, A. P. The population dynamics of competition between parasites. *Parasitology*, **91**: 317-47, 1985.
15. DOBSON, A.P. & KEYMER, A.E. Population dynamics and community structure of parasite helminths. In: Shorrocks, B. & Swingland, I.A. *Living in a patchy environment*. Oxford, Oxford University Press, 1990. p. 107-25.
16. DOBSON, A.P. & ROBERTS, M. The population dynamics of parasitic helminth communities. *Parasitology*, **109**: S97-S108, 1994.
17. GREGORY, R. D. & WOOLHOUSE, M. E. J. Quantification of parasite aggregation: a simulation study. *Acta Tropica*, **54**: 131-9, 1993.
18. HALVORSEN, O. & ANDERSEN, K. The ecological interaction between arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), and the perocercoid stage of *Diphyllbothrium ditremum*. *J. Fish Biol.*, **25**: 305-16, 1984.

19. HESSELBERG, C.A. & ANDREASSEN, G. Some influences of population density on *Hymenolepis diminuta* in rats. *Parasitology*, **71**: 517-23, 1975.
20. HOLMES, J.C. Site selection by parasitic helminths: interspecific interactions, site segregation, and their importance to the development of helminth communities. *Can. J. Zool.*, **51**: 333-47, 1973.
21. IVES, A.R. & MAY, R. M. Competition within and between species in a patchy environment: relations between microscopic and macroscopic models. *J. Theor. Biol.*, **115**: 65-92, 1985.
22. JAENIKE, J. Population-level consequences of parasite aggregation. *Oikos*, **76**: 155-60, 1996.
23. JANOVY JR., J. et al. Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasite species in an assemblage. *Ecol. Model.*, **77**: 189-96, 1995.
24. KENNEDY, M.W. Immunologically mediated non-specific interactions between intestinal phases of *Trichinella spiralis* and *Nippostrongylus brasiliensis* in the mouse. *Parasitology*, **80**: 61-72, 1980.
25. LANCIANI, C.A. Parasite induced alterations in host reproduction and survival. *Ecology*, **56**: 689-95, 1975.
26. LIE, K.J. et al. Implications for trematode control of interspecific larval antagonism within snail hosts. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **62**: 299-319, 1968.
27. LIM, H.K. & HEYNEMAN, D. Intramolluscan inter-trematode antagonism: a review of factors influencing the host-parasite system and its possible role in biological control. *Adv. Parasitol.*, **10**: 191-268, 1972.
28. LOMNICKI, A. *Population ecology of individuals*. Princeton, Princeton University Press, 1988.
29. MASSAD, E. Modelos matemáticos. In: Forattini, O. P. *Ecologia, epidemiologia e sociedade*. São Paulo, Ed. Artes Médicas, 1992. p. 423-53.
30. MAY, R. M. Dynamical aspects of host-parasite associations: Crofton's model revisited. *Parasitology*, **75**: 259-76, 1977.
31. MAY, R. M. & ANDERSON, R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions. II. Destabilizing processes. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 249-67, 1978.
32. PACALA, S. W. & DOBSON, A. P. The relation between the number of parasites/host and host age: population dynamic causes and maximum likelihood estimation. *Parasitology*, **96**: 197-210, 1988.
33. PIELOU, E. C. *Mathematical ecology*. New-York, Wiley-Interscience Publ., 1977.
34. POULIN, R. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. *Int. J. Parasitol.*, **23**: 937-44, 1993.
35. POULIN, R. Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecol. Monog.*, **65**: 283-302, 1995.
36. POULIN, R. Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia*, **105**: 545-51, 1996.
37. QUINNELL, R. J. et al. Changes in parasite aggregation with age: a discrete infection model. *Parasitology*, **111**: 635-44, 1995.
38. ROHDE, K. A critical evaluation of intrinsic and extrinsic factors responsible for niche restriction in parasites. *Am. Natur.*, **114**: 648-71, 1979.
39. ROSE, J.H. The bionomics of the free-living larvae of *Dictyocaulus viviparus*. *J. Comparative Pathol. Therap.*, **66**: 228-40, 1956.
40. ROUGHGARDEN, J. *Theory of population genetics and evolutionary ecology: an introduction*. New York, Macmillan, 1979.
41. SCHOENER, T.W. Field experiments on interspecific competition. *Am. Natur.*, **122**: 240-85, 1983.
42. SCOTT, M. E. Temporal changes in aggregation: a laboratory study. *Parasitology*, **94**: 583-95, 1987.
43. SOUTHWOOD, T.R.E. *Ecological methods, with particular reference to the study of insect populations*. London, Chapman & Hall, 1978.
44. STURROCK, B.M. The influence of infection with *Schistosoma mansoni* on the growth rate and reproduction of *Biomphalaria pfeifferi*. *Ann. Trop. Med. & Parasitol.*, **60**: 187-97, 1966.
45. WEATHERLY, N. Effects on litter size and litter survival in Swiss mice infected with *Trichinella spiralis* during gestation. *J. Parasitol.*, **57**: 298-301, 1971.
46. WOOLHOUSE, M.E.J. et al. On the interpretation of intensity of infection data for *Schistosoma haematobium*. *Trans. R. Soc. Trop. Med. Hyg.*, **88**: 520-6, 1994.