

Ministério da Saúde

Fundação Oswaldo Cruz

Instituto Oswaldo Cruz

Curso de Pós-Graduação em Medicina Tropical

ESTUDO DE LABORATÓRIO E DE CAMPO SOBRE A DINÂMICA
POPULACIONAL DE *BIOMPHALARIA* SPP., HOSPEDEIROS
INTERMEDIÁRIOS DO *SCHISTOSOMA MANSONI*, NO BRASIL.

Carlos Eduardo Pires Gault Vianna de Lima

Tese apresentada ao Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Doutor em Ciências no programa de Pós-Graduação em Medicina Tropical, área de concentração: Diagnóstico, Epidemiologia e Controle

Orientador:

Prof. Dr. Filipe Aníbal Carvalho Costa

Mai 2013

Grault, Carlos Eduardo

Estudo de laboratório e de campo, sobre dinâmica populacional de *Biomphalaria* spp., hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni*, no território Brasileiro. Carlos Eduardo Grault – Rio de Janeiro: 2013

Tese (Doutorado) – Instituto Oswaldo Cruz, Medicina Tropical, 2013.

Palavras-chave: 1. esquistossomose; 2. dinâmica populacional; 3. *Biomphalaria glabrata*, *Biomphalaria tenagophila*, *Biomphalaria straminea*.

Estudo de laboratório e de campo, sobre dinâmica populacional de *Biomphalaria* spp.,
hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni*, no território Brasileiro.

Apresentada por

Carlos Eduardo Pires Gault Vianna de Lima

Sob a orientação do Prof. Dr. Filipe Aníbal Carvalho Costa

Banca examinadora composta pelos seguintes membros:

Prof^a. Dr^a. Constança Clara Gayoso Simões Barbosa

Centro de Pesquisas Aggeu Magalhães – CPqAM/FIOCRUZ

Prof. Dr. Luiz Fernando Rocha Ferreira da Silva

Escola Nacional de Saúde Pública Sergio Arouca – ENSP/FIOCRUZ

Prof. Dr. Mauro Célio de Almeida Marzochi

Instituto de Pesquisa Clínica Evandro Chagas – IPEC/FIOCRUZ

Prof. Dr. Otávio Sarmiento Pieri

Instituto Oswaldo Cruz – IOC/FIOCRUZ

Prof. Dr. Paulo Marcos Zech Coelho

Centro de Pesquisa René Rachou – CPqRR/FIOCRUZ

Suplente

Prof. Dr. Armando de Oliveira Schubach

Instituto de Pesquisa Clínica Evandro Chagas – IPEC/FIOCRUZ

Prof.Dr. José Roberto Machado e Silva

Faculdade de Ciências Médicas - UERJ

A Léa e Humberto, meus irmãos

e a meus Pais

AGRADECIMENTOS

- Ao Prof. Dr. Filipe Aníbal Carvalho Costa, obrigado por ter assumido minha orientação.
- Ao Dr. Robert Falcon Sturrock, in memoriam, meu orientador na London School of Hygiene and Tropical Medicine, Department of Medical Parasitology, grande pesquisador e professor, com que tive oportunidade de aprender e ótimo convívio.
- Ao Prof. Dr. Gerald Webbe, in memoriam, meu coorientador na London School of Hygiene and Tropical Medicine, pelas inestimáveis críticas e sugestões.
- Ao Prof. Dr. Frederico Adolfo Simões Barbosa, in memoriam, professor, chefe, mas acima de tudo um grande amigo e incentivador do crescimento profissional meu e de centenas que ele formou ao longo de sua extraordinária carreira científica.
- Ao Dr. Antonio Ivo de Carvalho, Diretor da ENSP/FIOCRUZ, obrigado pelo interesse e prestimosa ajuda para finalização desta etapa de minha formação acadêmica.
- Ao colega e amigo de longa data, Oswaldo José da Cruz, obrigado pelo incentivo e o ótimo convívio diário.
- Aos colegas do Laboratório de Esquistossomose da ENSP/FIOCRUZ, Cesar Moreira, Fernando Amiel, Jorge Almeida da Costa, José Ferreira, Marcos Quintela e Valdir Almeida Costa, obrigado a todos vocês pelo apoio e companheirismo.
- A Dr^a. Clélia Christina Corrêa de Mello Silva, minha amiga, obrigado pelo incentivo e sugestões.
- A Dr^a. Lia Laura Lewis Ximenez de Souza Rodrigues, minha amiga de muitos anos, obrigado pelo constante incentivo e apoio na elaboração desta tese.
- Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo apoio financeiro, sem o qual não seria possível a realização deste estudo.

RESUMO

A dinâmica de populações é centrada na observação da taxa de crescimento populacional. Essa análise, fundamentalmente, leva em conta a combinação de dois princípios básicos, taxa de reprodução e a taxa de mortalidade. Outros fatores extrínsecos, tais como migração, imigração, variações climáticas, competição por alimento ou nutrientes e doenças podem afetar a abundância de uma determinada espécie. Nessa tese, foram realizados quatro experimentos em laboratório e um estudo de campo de oito meses, no que se buscou analisar e comparar os parâmetros reprodutivos das três espécies hospedeiras de *Schistosoma mansoni* no território brasileiro, *Biomphalaria glabrata*, *B. tenagophila* e *B. straminea*. Os dois primeiros experimentos tiveram como objetivo analisar os parâmetros reprodutivos das três espécies, mais uma cepa de *B. straminea* refratária a infecção, quando expostas a infecção antes e após alcançarem a maturidade sexual, ou seja, quinze e quarenta e cinco dias após a eclosão dos moluscos. O terceiro experimento foi concebido para comparar o impacto provocado na capacidade reprodutiva das coortes estudadas frente à exposição ao parasito, quando realizada individualmente em cada molusco ou em massa. Nesse caso, a dependência da densidade do parasito dentro do hospedeiro poderia desempenhar papel crucial na dinâmica populacional. No quarto experimento, teve como escopo amplificar o efeito da infecção, tal como proposto no experimento três, porém aumentando em até quatro vezes o número de miracídios por moluscos e a exposição foi realizada antes que os caramujos atingissem a maturidade sexual. O trabalho de campo foi conduzido em áreas onde ocorre a transmissão da esquistossomose, nos municípios de Barra Mansa e Sumidouro, estado do Rio de Janeiro. Os resultados obtidos em laboratório demonstraram que a cepa resistente de *B. straminea* apresentou sucesso reprodutivo significativamente superior em comparação as outras coortes estudadas. O efeito da infecção no sucesso reprodutivo foi menor em *B. straminea* do que nas outras duas espécies. A infecção imposta em indivíduos jovens de *B. tenagophila* e *B. glabrata*, ocasionou expressiva diminuição dos parâmetros reprodutivos em especial na última espécie. Quando a infecção foi imposta a caramujos sexualmente maduros que os valores observados para *B. tenagophila* foram significativamente superiores do que os verificados para *B. glabrata*. As observações obtidas no estudo de campo foram semelhantes às

alcançadas nos experimentos realizados em laboratório. Os resultados deste estudo podem contribuir para melhor compreensão da abundância e ampla distribuição geográfica de *B. straminea* e sua importância como hospedeiro intermediário.

ABSTRACT

Population dynamics is mainly concerned in establishing factors that affect the population growth rate, and is essentially based on two major elements, the reproductive and mortality rates, for analysis. Other extrinsic factors, such as migration, climatic variations, food and nutrient competition, and diseases may affect the abundance of specific species. The aim of this study was to analyze and compare reproductive parameters among three Brazilian host species for *Schistosoma mansoni*, namely *Biomphalaria glabrata*, *B. tenagophila* and *B. straminea*, which were explored through four laboratory experiments and one eight-month field work. The first two experiments aimed in analyzing the reproductive parameters among these three species along with a refractory species, *B. Straminea*, for infection, when exposed before and after reaching sexual maturity, in other words, fifteen to forty five days after the molluscs hatch. A third experiment was carried out to compare the impact on the reproductive capacity by the studied cohorts when exposed to the parasite individually for each mollusc or in bulk. In this case, the reliance of the parasites density within the hosts could play a crucial role in the population dynamics. The fourth experiment was focused on amplifying the effect of the infection, as was proposed by the third experiment, however increasing to up to four times the number of miracidia per snails and was performed prior to the mollusc's sexual maturity. The field work was conducted in areas where schistosomiasis transmission occurs, in the counties of Barra Mansa and Sumidouro, in Rio de Janeiro state. The laboratory results demonstrated successful reproduction in the resistant specie for *B. straminea*, which was significantly higher among the other species studied. The effect of infection on successful reproduction was lower in the *B. straminea* when compared to the other two species. The imposed infection on young snails from the *B. tenagophila* and *B. glabrata* caused an expressive decrease in the reproductive parameters, especially the later specie. When infection occurred in sexually mature snails, the values observed for where significantly higher than those observed for *B. glabrata*.

The findings in the field work were similar to those observed in the lab experiments. These findings throw some light in the much wider geographical distribution of *B. straminea* and its importance on the epidemiology and transmission control of schistosomiasis, Especially in the north-eastern Brazil, where it is much more important than the other two species as a host of schistosomiasis.

LISTA DE FIGURAS

Figura. 1.1 - Mapa da expansão da esquistossomose no Brasil	6
Figura. 1.2 – Mapa mostrando a prevalência da esquistossomose no Brasil	7
Figura. 1.3 – Mapa da distribuição geográfica dos hospedeiros intermediários do <i>Schistosoma</i> <i>mansoni</i> no Brasil.....	10
Figura. 2.1 - Mapa do Brasil mostrando a localização do estado do Rio de Janeiro.....	30
Figura. 2.2 - Mapa do estado do Rio de Janeiro mostrando a localização dos municípios de Barra Mansa e Sumidouro.....	30
Figura. 2.3 - Mapa do município de Barra Mansa mostrando a localização das áreas de estudo de campo.....	32
Figura. 2.4 - Mapa do município de Sumidouro mostrando a localização das áreas de estudo de campo.....	33
Figura. 2.5 – Foto da área de estudo I, localizada no município de Barra Mansa.....	34

Figura. 2.6 – Foto da área de estudo II, localizada no município de Barra Mansa.....	35
Figura. 2.7 – Foto da área de estudo III, localizada no município de Barra Mansa.....	36
Figura. 2.9 – Foto da área de estudo IV, localizada no município de Barra Mansa.....	37
Figura. 2.9 – Foto da área de estudo V, localizada no município de Barra Mansa.....	38
Figura. 2.10 – Foto da área de estudo VI, localizada no município de Sumidouro.....	39
Figura. 2.11– Foto da área de estudo VII, localizada no município de Sumidouro.....	40
Figura. 2.12 – Foto da área de estudo VIII, localizada no município de Sumidouro.....	41
Figura. 2.13 – Instrumentos portáteis para medição de temperatura do ar e da água, pH e condutividade da água.....	42
Figura. 2.14 – A concha usada no procedimento de captura de caramujos.....	44
Figura. 2.15 – Equipamento usado em medição de caramujos no campo.....	44
Figura. 3.1 – Curvas de médias de crescimento para todos os grupos etários em intervalos bissemanais após a eclosão dos ovos (experimento D).....	49
Figura. 3.2 – Taxa de mortalidade por faixa etária específica (experimento D).....	50

Figura. 3.3 – Representação gráfica dos valores observados para “ $l_x m_x$ ” por período de duas semanas (experimento I).....	51
Figura. 3.4 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para <i>B. straminea</i> resistente, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).....	53
Figura. 3.5 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para <i>B. straminea</i> susceptível, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).....	54
Figura. 3.6 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para <i>B. tenagophila</i> , agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).....	54
Figura. 3.7 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para <i>B. glabrata</i> , agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).....	55
Figura. 3.8 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> resistente grupos de controle (experimento II).....	58
Figura. 3.9 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 15 dias após eclosão (experimento II).....	58
Figura. 3.10 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	58
Figura. 3.11 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos de controle (experimento II).....	59

Figura. 3.12 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	59
Figura. 3.13 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	59
Figura. 3.14 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. tenagophila</i> grupos de controle (experimento II).....	60
Figura. 3.15 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	60
Figura. 3.16 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	60
Figura. 3.17 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. glabrata</i> grupos de controle (experimento II).....	61
Figura. 3.18 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. glabrata</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	61
Figura. 3.19 – Representação gráfica dos valores de “ $l_x m_x$ ” para <i>B. glabrata</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	61
Figura. 3.20 – Representação gráfica dos valores de “ q_x ” para <i>B. straminea</i> resistente grupos de controle (experimento II).....	65

Figura. 3.21 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 15 dias após eclosão (experimento II).....	65
Figura. 3.22 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	65
Figura. 3.23 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos de controle (experimento II).....	66
Figura. 3.24 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	66
Figura. 3.25 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	66
Figura. 3.26 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos de controle (experimento II).....	67
Figura. 3.27 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	67
Figura. 3.28 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	67
Figura. 3.29 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos de controle (experimento II).....	68

Figura. 3.30 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento II).....	68
Figura. 3.31 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento II).....	68
Figura. 3.32 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> resistente grupos de controle (experimento IV).....	95
Figura. 3.33 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 15 dias após eclosão (experimento IV).....	95
Figura. 3.34 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> resistente grupos infectados 45 dias após infecção (experimento IV).....	95
Figura. 3.35 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos de controle (experimento IV).....	96
Figura. 3.36 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento IV).....	96
Figura. 3.37 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. straminea</i> susceptível grupos infectados 45 dias após infecção (experimento IV).....	96
Figura. 3.38 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos de controle (experimento IV).....	97

Figura. 3.39 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento IV).....	97
Figura. 3.40 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. tenagophila</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento IV).....	97
Figura. 3.41 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos de controle (experimento IV).....	98
Figura. 3.42 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos infectado 15 dias após a eclosão (experimento IV).....	98
Figura. 3.43 – Representação gráfica dos valores de “qx” para <i>B. glabrata</i> grupos infectados 45 dias após infecção (experimento IV).....	98

LISTA DE TABELAS

Tabela 2.1 – Dados hipotéticos ilustrando como a produtividade observada em campo (caramujos jovens) se relaciona com a faixa etária específica de caramujos sexualmente.....	47
Tabela 3.1 - Resumo dos parâmetros reprodutivos para cepas de caramujos no experimento I...	52
Tabela 3.2 - Resumo das estimativas de parâmetros reprodutivos para cada espécie/cepa de <i>Biomphalaria</i> estudada no experimento II.....	56
Tabela 3.3 – Comparação de todas as médias de amostragem para os valores de “R ₀ ”.....	62
Tabela 3.4 – Comparação entre todos os valores médios de “r” das coortes.....	64
Tabela 3.5 – A tabela mostra o número que sobreviventes e o número de caramujos infectados por miracídios de <i>S. mansoni</i> ao 15º dia após eclosão.....	69
Tabela 3.6 – A tabela mostra o número que sobreviventes e número de caramujos infectados por miracídios de <i>S. mansoni</i> ao 45º dia após eclosão.....	70
Tabela 3.7 – Resumo das estimativas de parâmetros reprodutivos for para cada espécie/cepa de <i>Biomphalaria</i> estudada no experimento III.....	71
Tabela 3.8 – Comparação entre os valores estimados para “R ₀ ” de todas as populações, quando os caramujos são mantidos em grupos de uma mesma espécie.....	73
Tabela 3.9 – Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas populações em que os caramujos são mantidos em combinação – grupo de controle.....	74

Tabela 3.10 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas populações em que os caramujos são mantidos em combinação – e infectados ao 15º dia.....	75
Tabela 3.11 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas amostras em que os caramujos são mantidos em combinação – e infectados ao 45º dia.....	76
Tabela 3.12 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas amostras de <i>B. straminea</i> R3.....	77
Tabela 3.13 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas amostras de <i>B. straminea</i> susceptível.....	78
Tabela 3.14 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas populações de <i>B. tenagophila</i>	79
Tabela 3.15 - Comparação de todas as médias de valores “R ₀ ” nas populações de <i>B. glabrata</i>	80
Tabela 3.16 - Comparação entre os valores estimados para “r” de todas as populações, quando os caramujos são mantidos em grupos de uma mesma espécie.....	82
Tabela 3.17 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são mantidos em combinação – grupo de controle.....	83
Tabela 3.18 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são expostos à infecção no 15º dia após eclosão.....	84

Tabela 3.19 - comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são expostos à infecção no 45º dia após eclosão.....	85
Tabela 3.20 - comparação de todas as médias estimadas para valores de “r” de <i>B. straminea</i> resistente.....	86
Tabela 3.21 - Comparação de todas as médias estimadas para de valores de “r” de <i>B. straminea</i> susceptível.....	87
Tabela 3.22 - comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r” de <i>B. tenagophila</i>	88
Tabela 3.23 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r” de <i>B. glabrata</i>	89
Tabela 3.24 – Resumo das estimativas dos parâmetros reprodutivos para cada espécie/cepa de <i>Biomphalaria</i> estudadas no experimento IV.....	91
Tabela 3.25 - Comparação de todas as médias para os valores de “R ₀ ”.....	93
Tabela 3.26 - Comparação das estimativas dos valores de “r”	94
Tabela 4.1 – Distribuição da produção de descendentes de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de <i>B. tenagophila</i> na Área II.....	99

Tabela 4.2 – Distribuição da produção de descendente de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de <i>B. straminea</i> na Área IV.....	100
Tabela 4.3 – Distribuição de produção de descendentes de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de <i>B. glabrata</i> na Área VIII.....	100
Tabela 4.4 – Resumo dos valores médios estimados dos parâmetros reprodutivos para cada área de estudo de campo.....	101
Tabela 4.5 - Comparação entre as médias de valores “ R_0 ” das populações de moluscos (observações de campo).....	103
Tabela 4.6 - Comparação entre as médias de valores “ r ” das populações de moluscos (observações de campo).....	103

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	1
1.1 Introdução	
Geral.....	1
1.2 Distribuição geográfica de esquistossomose intestinal no Novo Mundo.....	3
1.3 Identificação de Esquistossomose no Brasil.....	3
1.4 Distribuição da Doença no Brasil.....	5
1.5 Hospedeiro Intermediário: distribuição geográfica.....	8
1.6 Perspectivas de controle do hospedeiro intermédio e interação competitiva entre gastrópodes.....	11
1.7 Dinâmica populacional de <i>Biomphalaria</i> spp.....	16
1.8 Justificativa, hipótese e objetivos.....	18
MATERIAIS E MÉTODOS.....	20
2.1 – Análises em Laboratório.....	20
2.1.1 - Colônias de caramujos.....	21
2.1.2 – Obtendo populações de caramujos para construção das Tabelas de Vida.....	21
2.1.3 -- Água e alimentação dos caramujos.....	22
2.1.4 – Exposição à infecção e eliminação de cercárias.....	22

2.1.5	-	Crescimento e fecundidade específicos por faixa etária.....	24
2.1.6	-	Experimento I.....	24
2.1.7	-	Experimento II.....	25
2.1.8	-	Experimento III.....	25
2.1.9	-	Experimento IV.....	26
2.1.10	-	Tabelas de vida.....	27
2.2	-	Trabalho de campo.....	29
2.2.1	-	As áreas de estudo.....	31
2.2.1.1	-	Área I.....	34
2.2.1.2	-	Área II.....	35
2.2.1.3	-	Área III.....	36

2.2.1.4	-	Área
IV.....		37
2.2.1.5	-	Área
V.....		38
2.2.1.6	-	Área
VI.....		39
2.2.1.7	-	Área
VII.....		40
2.2.1.8	-	Área
VIII.....		41
2.2.2	-	Medições
ambientais.....		42
2.2.3	-	Captura
de moluscos.....		43
2.2.4	-	Medição de caramujos e identificação de eliminação de cercárias.....
		43
2.2.5	-	Tabelas de vida de campo.....
		45
2.2.7	-	Análise estatística.....
		47
RESULTADOS		DE
LABORATÓRIO.....		49
3.1- Experimento		
I.....		49
3.2	-	Experimento
II.....		53
3.3	-	Experimento
III.....		69
3.4	-	Experimento
IV.....		90
RESULTADOS	DOS	ESTUDOS
CAMPO.....		99

DISCUSSÃO.....	
.....104	
REFERÊNCIAS	
BIBLIOGRAFICAS.....	112

1 - INTRODUÇÃO

1.1 Introdução Geral

A esquistossomose mansônica é uma das mais importantes infecções causadas por trematódeos do gênero *Schistosoma*, e também é conhecida por outros nomes tais como *bilharziose*, *barriga-d'água* ou *xistose*. Estes trematódeos, que apresentam sexos distintos, são parasitas da corrente sanguínea e habitam o sistema hepático-portal e vênulas mesentéricas e vesiculares de mamíferos. Por serem trematódeos digenéticos, eles apresentam vários estágios em seu ciclo de vida: verme adulto (machos e fêmeas); ovo; miracídio; esporocisto; cercária e esquistossoma. Após a fusão dos gametas masculino e feminino, a fêmea põe ovos não operculados nos vasos sanguíneos do sistema circulatório hepático-portal, sendo que a localização

específica dos ovos varia com a espécie de *Schistosoma*. Dali, os ovos atravessam as paredes dos vasos sanguíneos por meio de um processo que ainda não é compreendido em detalhes, mas que provavelmente combina pressão exercida por contrações musculares do hospedeiro com enzimas histolíticas liberadas pelo ovo. Alguns dos ovos penetram o lúmen do intestino ou da bexiga do hospedeiro. Os ovos que logram sair do hospedeiro junto com as fezes ou urina e alcançar corpos de água doce eventualmente eclodem. De cada ovo fértil emerge um miracídio natatório, contudo, há registro de que já foi observado ovos com dois miracídios (Dias & Ribeiro, 1980). Quando o hospedeiro intermediário apropriado (molusco) está presente, o miracídio penetra o tegumento e se desenvolve em um esporocisto primário (esporocisto-mãe), que gera grande quantidade de esporocistos secundários, que por sua vez migram pelo sistema circulatório e tecido em direção à glândula digestiva, onde, através de reprodução assexuada, dão origem a milhares de cercárias, outra forma larval natatória do parasita, que é a forma que infecta mamíferos. As cercárias penetram ativamente na pele do hospedeiro final, se transformam em esquistossômulos, que são transportados passivamente pelo sistema circulatório venoso, completando o ciclo de vida do parasito.

De acordo com a Organização Mundial de Saúde (2013), as estimativas para o número total de indivíduos infectados pela esquistossomose globalmente é de quase 240 milhões, com um universo de mais de 600 milhões de pessoas sob risco, nas áreas endêmicas. A distribuição desta doença helmíntica pelo mundo é relatada como endêmica em 78 países e territórios. *Schistosoma haematobium*, que causa a bilharziose urinária, é endêmico em 54 países, principalmente na África e no Mediterrâneo Oriental; *S. mansoni* causa formas intestinais de esquistossomose e é endêmico a 52 países e territórios no Novo Mundo (ver seção 1.2), da África e do Mediterrâneo Oriental. Há 41 países na África e no Mediterrâneo Oriental que têm endemias de ambos os parasitos. *S. intercalatum*, que também causa bilharziose intestinal, foi relatado em 10 países na região da África. De acordo com Steinmann *et al.* (2006) e Utzinger *et al.* (2009) as estimativas sugerem que, somente na África 201,5 milhões de pessoas estariam infectadas pela esquistossomose e que mais de 90% dos casos ocorrem na África sub-saariana. *S. japonicum* e *S. mekongi*, ambos causadores de esquistossomose intestinal, foram relatados como ocorrendo em 7 países do Sudeste Asiático e do Pacífico Ocidental.

Estudos sobre a situação epidemiológica da esquistossomose (Engels *et al.*, 2002; Vitorino *et al.*, 2012), destacam a magnitude do problema, ainda que se reconheça que houve algum progresso no controle da esquistossomose em países em que a doença é endêmica, tais como Brasil, China, Filipinas e Egito, que lograram reduzir em muito o número de pessoas acometidas pela esquistossomose. Outros países e territórios tais como pequenas ilhas do Caribe (Antígua, Guadalupe, Martinica e Sta. Lucia), Irã, Ilhas Maurício, Marrocos, Porto Rico, Tunísia e Venezuela, se aproximam da erradicação completa ou até já atingiram tal meta.

Schistosoma mansoni é a única espécie de *Schistosoma*, capaz de infectar o homem que foi relatada como ocorrendo de forma endêmica no continente americano. Os relatos referentes à distribuição da doença foram feitos por Doumenge *et al.* (1987), Paraense (2001) e pela OMS (2011).

1.2 Distribuição geográfica de esquistossomose mansoni no Novo Mundo

A distribuição geográfica de esquistossomose intestinal no Novo Mundo é a seguinte:

a – No continente: Venezuela, onde a área endêmica é confinada à parte Norte do país; Suriname, nas regiões costeiras; Brasil.

b – Em certas ilhas caribenhas: Porto Rico, distribuída por todo o território, ainda que relatada atualmente como de baixa intensidade; República Dominicana, especialmente nas regiões Leste, Norte e Nordeste; Guadalupe, em todas as regiões costeiras; Martinica, em todas as regiões costeiras e Santa Lucia, especialmente na parte norte da ilha, mas com alguns focos nas regiões leste e oeste. No passado, a esquistossomose também foi relatada em Antígua, Vieques e no lado francês de San Martin.

Biomphalaria glabrata é o hospedeiro intermediário principal do trematódeo nos países do Novo Mundo. Por outro lado, nas sub-regiões agreste e zona da mata do Nordeste do Brasil *B. straminea* é reconhecida como, um importante hospedeiro intermediário do *S. mansoni* assim como *B. tenagophila* é em alguns focos nas regiões Sul e Sudeste brasileiras.

1.3 Identificação de Esquistossomose no Brasil

A ocorrência de *S. mansoni* no Brasil foi descrita pela primeira vez por Pirajá da Silva em 1906. Posteriormente, estudos sobre a esquistossomose demonstraram e enfatizaram o fato de o problema ser de grande escala em todo território nacional.

Já nas primeiras décadas do século XX houve avanços no entendimento da doença, verificados e confirmados por Rey (1956), que lista os principais estudos anteriores sobre a esquistossomose, incluindo alguns sobre a distribuição geográfica e prevalência, efetuados por Lutz e Penna (1918), Maciel (1925) e Davies (1934), assim como os valiosíssimos levantamentos sobre a distribuição geográfica da esquistossomose efetuada por Pellon e Teixeira (1950, 1953), que incluíram exames parasitológicos em 440.786 estudantes em 16 estados brasileiros. A partir destes resultados e de levantamentos posteriores, estimou-se haver entre 8 e 12 milhões de pessoas infectadas no Brasil, no final da década de 1970 (Machado, 1982).

Apesar de tais evidências, esta infecção helmíntica foi considerada como sendo uma doença endêmica de importância secundária, sem que houvesse tentativas, por parte das autoridades sanitárias brasileiras, de controlá-la até o ano de 1976, ano em que foi estabelecido o primeiro programa de controle de âmbito nacional, o Programa Especial para Controle da Esquistossomose (PECE 1976-1979). O PECE iniciou em oito estados no Nordeste e sua meta era a de eliminar a transmissão e reduzir a prevalência para menos que 4%. As medidas de controle foram baseadas em quimioterapia, controle de moluscos, educação sanitária e melhoria no saneamento e fornecimento de água. Ainda que, ao seu final, não tenha alcançado os objetivos programados, em especial no que diz respeito ao saneamento e fornecimento de água, o PECE cumpriu papel importante como modelo para as ações que foram realizadas nos anos seguintes pelo Programa de Controle da Esquistossomose (PCE). A partir de 1980, o tratamento passou a ser realizado de acordo com a prevalência observada e a classificação endêmica da área. No início da década de 90, no ano de 1993, o controle da esquistossomose foi reorganizado sob a lógica do novo ordenamento do Sistema Único de Saúde do Brasil (SUS), promovendo importantes mudanças no que tange aos seus objetivos, intervenções e gerenciamento. Se, por um lado, essa reorganização das ações de controle poderia alcançar resultados mais eficientes, uma vez que seriam

conduzidas pelos serviços de saúde locais, nos municípios, o que se observou foram ações, na grande maioria das áreas endêmicas, voltadas exclusivamente para o controle da morbidade, ficando o controle da transmissão fora das intervenções que estão sendo realizadas, na maioria das áreas que são consideradas endêmicas ou que apresentem focos de transmissão da esquistossomose (Katz & Almeida, 2003).

Estima-se que, em 1998, 2,5 milhões de pessoas estavam infectadas e que 30 milhões de pessoas estavam sob risco de contrair a esquistossomose (Passos & Amaral, 1998). Recentemente, entretanto, avaliações têm mostrado um declínio anual na prevalência da esquistossomose e uma redução na mortalidade para o país como um todo (Amaral *et al.*, 2006).

1.4 Distribuição da Doença no Brasil

A introdução da esquistossomose no Brasil é atribuída historicamente à chegada dos primeiros escravos africanos, que foram desembarcados na Bahia. Não se sabe ao certo quando o comércio negreiro se iniciou. Historiadores acreditam que este teve início em meados do século 16 e que tenha continuado até meados do século 19. Neste período, acredita-se que o número de escravos trazidos ao Brasil seja entre 3,5 e 18 milhões. Dos principais portos de chegada, Bahia, Rio de Janeiro e Pernambuco, os escravos eram levados para fazendas de cultivo de cana-de-açúcar nas áreas costeiras no Nordeste do país, onde as condições ecológicas eram favoráveis ao estabelecimento da esquistossomose. A partir daí, a área de endemia expandiu-se gradualmente para o norte e para o sul, seguindo outros cultivos agrícolas, tais como algodão e café. No Sudeste, um ciclo semelhante de movimento populacional devido à expansão agrícola expandiu a área de endemia em direção ao Oeste, especialmente em Minas Gerais. Houve mais disseminação ainda devido à prospecção de ouro e pedras preciosas na região. Nos dias atuais a doença ainda se espalha, em razão da maior mobilidade da população em busca de novas oportunidades de trabalho (Figura 1.1).

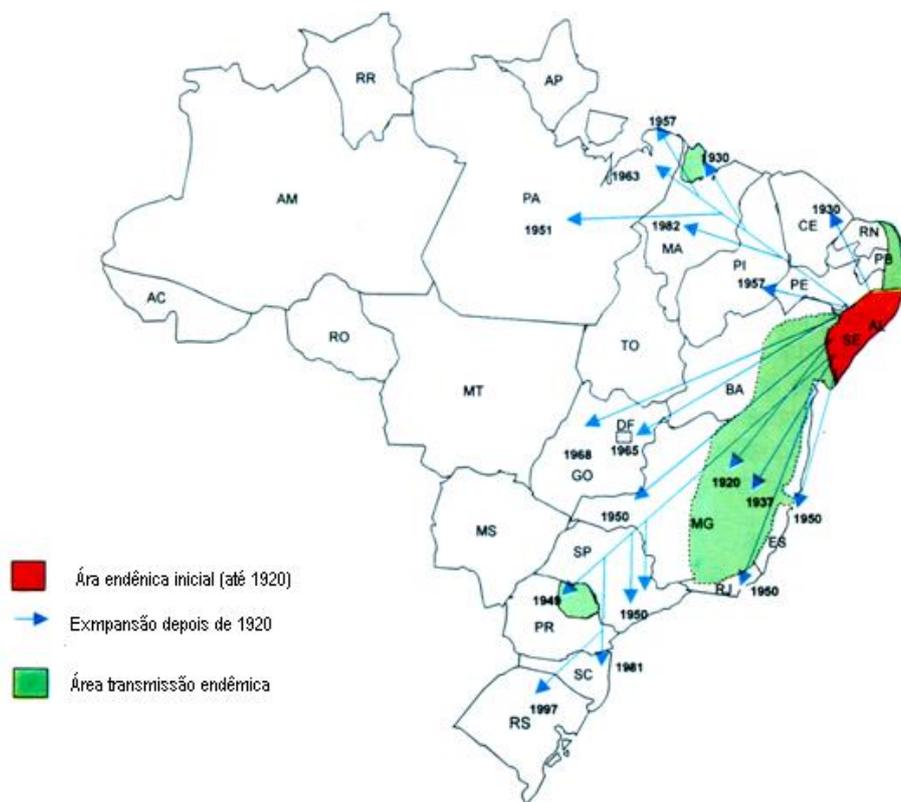


Fig. 1.1 - Mapa mostrando a expansão da esquistossomose no Brasil até 1997 (recriado a partir de PCE, 1996).

A distribuição atual dos locais de transmissão (Figura 1.2) inclui a área de endemia no Nordeste, mais as regiões norte e nordeste do estado de Minas Gerais, área de transmissão focal no Sudeste e focos isolados nas regiões Norte, Centro-Oeste e Sul, correspondendo a 11% do território nacional (SVS/MS, 2010). Ressalvar que o PECE só esteve ativo por quatro anos, mas quimioterapia seletiva na população se mantém. Atualmente, as ações são realizadas considerando os indicadores epidemiológicos de cada localidade, que a partir de 2010 passaram a ser:

- Prevalência < 25%, tratamento somente das pessoas positivas;
- Prevalência $\geq 25\%$ até $\leq 50\%$, tratamento de pessoas positivas e conviventes;
- Prevalência $\geq 50\%$, tratamento coletivo de indivíduos com mais de 5 anos.

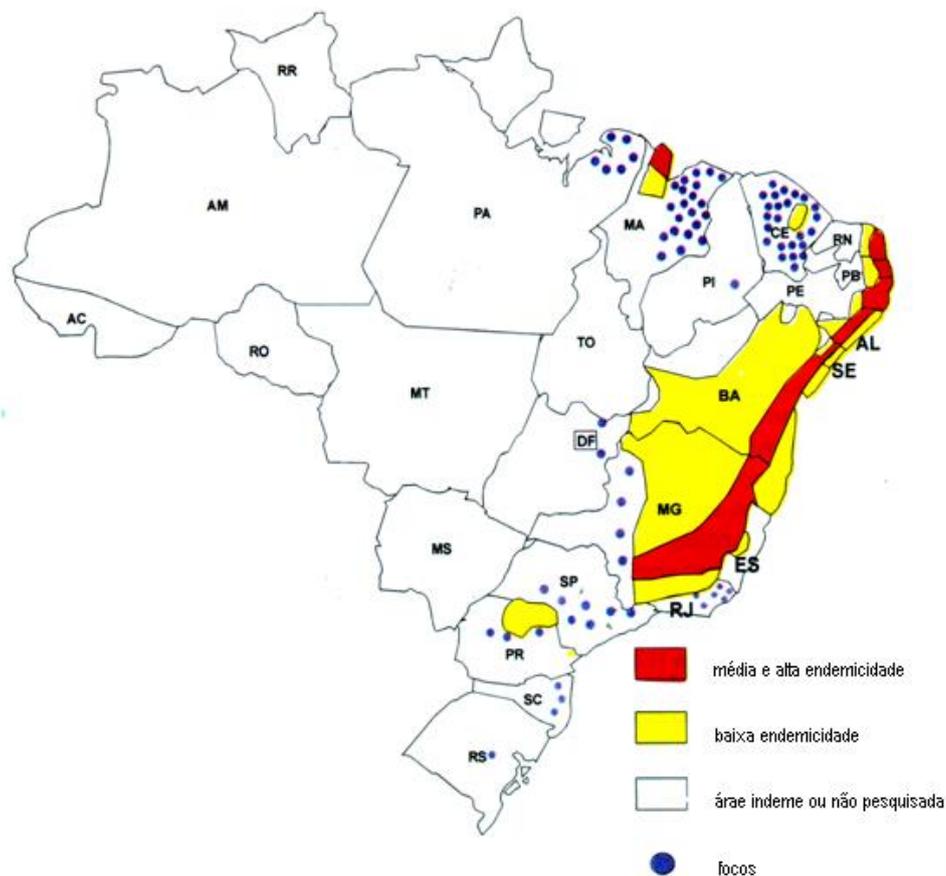


Fig. 1.2 – Mapa mostrando a prevalência da esquistossomose no Brasil (recriado a partir de PCE, 1996).

Apesar disso, a transmissão continua em muitas regiões e a doença parece estar em expansão em algumas partes do território brasileiro, ainda que se afirme que, como consequência do Programa de Controle da Esquistossomose (PCE), tenha havido redução na prevalência e em casos de infecção grave em áreas hiperendêmicas onde foi aplicado tratamento em massa (Silveira, 1989). Kloetzel (1989), entretanto, comentando sobre a cidade de Viçosa, no estado de Alagoas, no Nordeste do país, considerada um exemplo de eficácia do PECE, associou tal mudança à melhoria nas condições socioeconômicas, discordando dos programas de quimioterapia em larga escala na redução da transmissão da doença. Domingues *et al.* (2011) realizaram estudo empregando ultrassonografia para identificar fibrose hepática em pacientes ambulatoriais infectados com *S. mansoni* no Nordeste do Brasil, e concluíram que pacientes com infecção intensa e com a doença em estágio clinicamente avançado ainda existiam na década de 90.

Katz e Peixoto (2000) chamaram a atenção para que, na ausência de dados epidemiológicos precisos, o número de portadores de *Schistosoma mansoni* e a população sob risco estão subestimados, dado que, a amostra de população usada não havia sido selecionada originalmente para tal finalidade. Eles também ressaltaram a necessidade de um levantamento nacional adequado sobre a prevalência da esquistossomose, levantamento esse que está atualmente sendo realizado pelo Ministério da Saúde, a partir de orientações feitas pelo comitê assessor do PCE e da Gerência técnica do Programa de Controle de Esquistossomose da Secretaria de Vigilância em Saúde do Ministério da Saúde.

1.5 Hospedeiro Intermediário: distribuição geográfica

O primeiro registro da presença de gastrópodes da família dos Planorbídeos, incluindo o hospedeiro intermediário do *S. mansoni*, no Brasil foi feito por Pirajá da Silva (1912). Porém, somente após o trabalho memorável publicado por Lutz (1918) foi percebido que estes moluscos estavam envolvidos na transmissão da esquistossomose no Brasil.

Até o momento, três espécies foram identificadas como sendo hospedeiros intermediários do *S. mansoni*: *B. glabrata* (Say, 1818); *B. tenagophila* (Orbigny, 1835) e *B. straminea* (Dunker, 1848). A distribuição geográfica destas três espécies, que foi descrita por Paraense (1970, 2001) e posteriormente revisada por Carvalho *et al.*, (2004), está ilustrada de forma simplificada na Figura 1.3.

Vários autores descrevem *B. glabrata* como o mais eficiente vetor para *S. mansoni*, tanto em condições de campo quanto de laboratório. Já *B. straminea*, apesar de ser considerado como menos suscetível à infecção pelo miracídio deste parasito, com taxas de infecção natural de 1%, e na maioria dos casos abaixo de 0,1%, de acordo com Paraense e Correa (1989), é o mais importante vetor de esquistossomose na região semiárida do Nordeste do Brasil. Já *B. tenagophila* foi descrito como sendo bem-adaptado à transmissão em partes das regiões Sul e Sudeste do Brasil, como resultado de adaptações fisiológicas entre hospedeiro e parasito (Paraense e Correa, 1963).

Há outras espécies de *Biomphalaria* no Brasil. Algumas se mostram suscetíveis à infecção em laboratório, com menor importância epidemiológica, já que não foram, até o momento, relatadas naturalmente infectadas, entre elas: *B. peregrina* (Paraense & Corrêa, 1973) e *B. amazonica* (Corrêa & Paraense, 1971; Paraense & Corrêa, 1985).

O tipo de hábitat das três espécies com importância epidemiológica foi investigado com profundidade e, apesar da grande superposição de ocorrência das espécies em estudo, muito raramente são encontradas em um mesmo biótopo. Paraense e Deslandes (1955) citam a coexistência de *B. glabrata* e *B. straminea* no estado de Minas Gerais, mas, mesmo assim, os autores ressaltaram a raridade de tal ocorrência. Em todos os casos relatados de superposição, foi verificado que a espécie original foi posteriormente substituída pela espécie invasora, que eventualmente se tornou dominante. (Paraense, 1970, 1987; Barbosa, 1973, 1981, 1987; Guyard e Pointier, 1979; Guyard *et al.*, 1982; Kawazoe *et al.*, 1980; Freitas *et al.*, 1987; Figueiredo-Barbosa, 1989 e Barbosa *et al.*, 1993).

O hábitat comum de *B. glabrata* são águas doces paradas ou com correnteza fraca: poças, pântanos, lagos temporários ou permanentes, e alguns riachos (Barbosa e Olivier, 1958 e Sturrock, 1974). *B. straminea* é a espécie mais bem-sucedida, habitando uma grande variedade de biótopos e regiões climáticas, apesar de não ser encontrado na zona temperada do sul do Brasil. Tal fato é curioso, e não se deve meramente à influência climática, já que é encontrado nas regiões temperadas vizinhas, próximas a Buenos Aires, na Argentina (Paraense, 1972). O habitat típico de *B. tenagophila* é muito semelhante ao das outras duas espécies, mas este parece preferir regiões de clima temperado (Paraense, 1972).

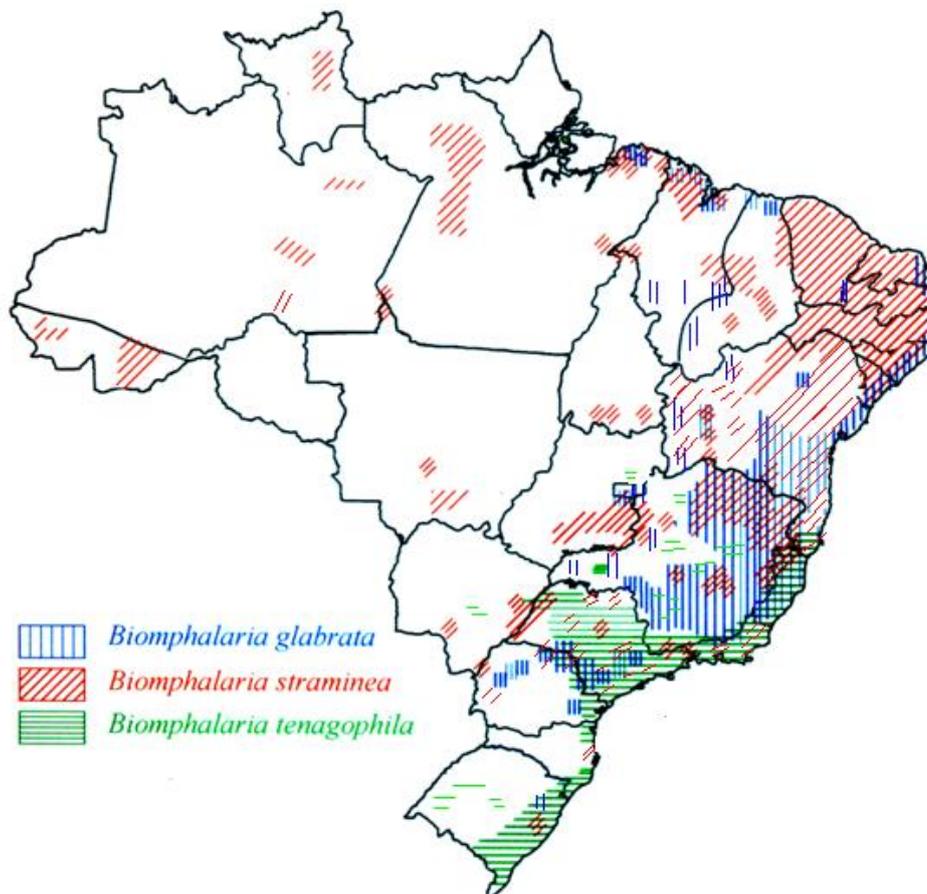


Fig. 1.3 – Distribuição geográfica dos hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni* no Brasil (recriado a partir de Paraense, 1986 e atualizado por Carvalho *et al.*, 2004).

1.6 Perspectivas de controle do hospedeiro intermediário e interação competitiva entre gastrópodes

A necessidade, especialmente no século passado, de se aumentar a produção de alimentos, levou ao desenvolvimento, pela indústria química, de uma vasta gama de pesticidas sintéticos. De fato, o uso precípua destas armas poderosas é a política de controle de pragas usando-se o DDT na agricultura e, depois, em saúde pública.

Apesar do sucesso de programas de aplicação de inseticidas em algumas áreas, o controle químico falhou em outras regiões, nas quais se identificou os primeiros espécimes de insetos resistentes a pesticidas. A isto se seguiu um esforço redobrado, pela indústria química, para desenvolver substitutos mais potentes a estes pesticidas. A resistência cruzada surgiu, entretanto, e atualmente é notório e documentado que a resistência, em várias espécies de inseto, ocorre no mundo todo.

Para o controle químico de gastrópodes, vários compostos foram testados como moluscidas entre estes o sulfato de cobre, o pentaclorofenato de sódio (Na-PCP) e o Yurimin® (3, 5-dibromo-4-hidróxi-4-nitrozobenzeno) que, apesar de apresentar efeitos, foram abandonados. Isto se deu pelas seguintes razões: dificuldade de aplicação, havendo uma carência de trabalhadores qualificados e de supervisores para efetuar sua aplicação; necessidade de equipamento especializado para a implantação de medidas adequadas de controle e necessidade de precauções especiais para sua armazenagem e distribuição. Posteriormente, dois produtos foram desenvolvidos. Um deles, N-tritilmorfolina, originalmente conhecido como Frescon®, foi desenvolvido pela companhia Shell da Inglaterra, e, apesar de resultados satisfatórios sobre gastrópodes em baixas concentrações, não foi capaz de eliminar massas de ovos, e era rapidamente hidrolisado em águas de acidez neutra a alta, sendo transformado em uma forma inativa do composto. Por estes motivos, não é mais produzido. O segundo produto, um sal de etanolamina (5, 2-dicloro-4-nitrosalicilamina), comercializado originalmente sob o nome de Bayluscide®, produzido pela companhia Bayer, da Alemanha, é considerado atualmente como o

moluscicida padrão, e é o único disponível comercialmente. Estudo realizado por Webbe (1987) descreve o uso dos moluscicidas químicos sintéticos. Webbe (1993) também menciona outro sal de niclosamida produzido pela Bayer e disponível no Egito, ainda que não de forma consistente, sob a marca Mollutox[®], e que também é produzido na Coreia sob a apresentação de pó miscível em água a 60% e que, de acordo com Andrews *et al.* (1987), é biodegradável no meio ambiente. Na China, as ações de controle frequentemente adotam utilização de moluscicidas para o controle do hospedeiro intermediário do *Schistosoma japonicum*, *Oncomelania hupensis*, de acordo com Daí *et al.*, (2008), uma nova formulação do sal de niclosamida, um concentrado em suspensão, se mostrou mais eficiente, menos tóxica e mais estável do que a formulação convencional.

O uso de moluscicidas de origem vegetal para o controle dos gastrópodes hospedeiros da esquistossomose vem sendo defendido há anos. Sem dúvida, os moluscicidas de origem vegetal mais promissores são:

a - *Phytolacca dodecandra*, planta conhecida como *endod* na Etiópia, que é letal para vetores gastrópodes dentro de 24 horas, em concentrações entre 3 e 32 ppm (Marston e Hostettmann, 1985);

b - *Ambrosia maritima*, conhecida como *damsissa* no Egito, não é tóxica para várias espécies de mamíferos e aparentemente também não é tóxica para humanos, ou para peixes. Ensaio de campo foram relatados, apresentando redução significativa de populações de gastrópodes (El-Sawy *et al.*, 1981);

c - *Euphorbia tirucalli*, conhecida pelo nome mais popular de *avelós* no Brasil, foi descrita como sendo eficaz contra *B. glabrata*, em concentrações bastante baixas (Juberg *et al.*, 1985). Testes mais abrangentes estão sendo efetuados com o látex de *Euphorbia* spp. no Brasil, para verificar sua toxicidade.

d - *Euphorbia splendens*, conhecida pelo nome popular de *coroa-de-cristo* ou *coroa-de-espinho*, também foi testada e apresentou resultados favoráveis em baixa concentração (Schall *et al.*, 2001; Mello-Silva *et al.*, 2006).

d - Outras plantas brasileiras foram examinadas por Barbosa e Mello (1969), Silva *et al.* (1971) e Rouquayrol *et al.* (1980), algumas delas possuem ação moluscicida muito satisfatória em baixas concentrações, são elas *Sapindus saponaria* (Barbosa *et al.*, 1952) e *Pithecelobium multiflorum* (Rouquayrol *et al.*, 1973). Recentemente, Cantanhede *et al.* (2010), realizaram estudo relacionando as principais plantas que apresentaram potenciais como moluscicidas.

Ainda que não haja evidências concretas, em campo, de que gastrópodes possam desenvolver resistência a moluscicidas em nível que possa afetar operações de controle de caramujos (OMS, 1985), estes compostos têm outras limitações, de acordo com a natureza do hábitat e com outros aspectos biológicos da população-alvo de moluscos. Outro fator relevante no uso de moluscicidas é a preocupação quanto à sua toxicidade, o que levou a posições restritivas e até mesmo extremistas contra o uso do controle químico.

É neste contexto que a ideia de controle biológico surgiu, primeiramente como a antítese ao controle químico de pragas, e posteriormente como parte de programas integrados de controle, nos quais o uso restrito de substâncias químicas, combinado a outros métodos culturais e ecológicos, foi utilizado.

Controle biológico pode ser definido como um procedimento em que organismos antagônicos ou seus produtos sejam usados para interferir em qualquer fase do ciclo de vida da população da espécie a ser controlada. O princípio de expulsão por concorrência se baseia no conceito de nicho ecológico e é geralmente definido da seguinte forma: espécies diferentes com exigências semelhantes de nicho ecológico não podem coexistir no mesmo hábitat por tempo indeterminado.

A concorrência entre caramujos transmissores da esquistossomose e outros moluscos com vistas a eliminá-los, iniciou-se efetivamente com as observações de Oliver-Gonzalez *et al.*, (1956) e Chernin *et al.*, (1956), sobre um ampularídeo, *Marisa cornuarietis*, que havia sido introduzido acidentalmente em Porto Rico, controlando populações de *B. glabrata* tanto no campo quanto em laboratório. Observações foram efetuadas desde então sobre caramujos potencialmente concorrentes, sendo que *M. cornuarietis*, *Thiara granifera*, *T. tuberculata* e *Helisoma duryi* foram os mais amplamente estudados.

M. cornuarietis foi relatado como sendo efetivo na competição com *B. glabrata* em vários habitats em Porto Rico (Ferguson *et al.*, 1970; Jobin e Berrios-Duran, 1970; Jobin *et al.*, 1970, 1977). Jobin *et al.* (1984) relataram, um ensaio no qual a transmissão da esquistossomose foi controlada em populações de *B. glabrata*, naturalmente infectadas, em um córrego de Porto Rico por intermédio da introdução de *M. cornuarietis*. Este experimento demonstrou que o gastrópode ampularídeo funciona como uma isca para as miracídeos, além de reduzir a população de *Biomphalaria* a níveis muito baixos devido à competição por recursos alimentares e pela predação acidental que sofreram os ovos e indivíduos jovens de *B. glabrata*.

Entretanto, tal ampulário não pode ser introduzido em lavouras cultivadas em alagamento sem a possibilidade de danos à agricultura (Paraense, 1987).

Thiara granifera foi usado como um possível agente de controle de populações de *B. glabrata* em certos habitat no Caribe (Pointier e McCullough, 1989). Esta espécie também foi usada na República Dominicana (Gómez Pérez, 1991). Em Santa Lucia, *T. tuberculata* foi relatado como tendo eliminado *B. glabrata* de alguns pântanos e córregos (Prentice, 1983). *T. tuberculata* também mostrou sua capacidade de concorrência e eliminou *B. glabrata* em ensaios de campo efetuados em Guadalupe (Pointier, 1989), além de eliminar *B. glabrata* e *B. straminea* de um local de transmissão na Martinica (Pointier et al., 1989). Na Venezuela, entretanto, *T. tuberculata* foi introduzido em 20 locais na região do Lago Valencia, e os resultados mostraram que esta espécie não logrou expulsar as espécies residentes de *Biomphalaria* (Pointier et al., 1991; Schlegel et al. 1997). Uma observação de campo efetuada no Brasil sobre a interação entre *B. glabrata* e *Melanoides tuberculata* relatou uma possível extinção de *B. glabrata* (Giovanelli, 2003). Em todas estas observações, a eficácia dos gastrópodes thiarídeos como competidores frente a espécies de *Biomphalaria* foi aparentemente favorecida pela presença de habitat permanentes e estáveis, com águas bem oxigenadas e preferencialmente rasas, com vegetação emergente. Entretanto, caramujos thiarídeos levam desvantagem em locais de habitação temporária, de águas profundas ou pouco oxigenadas.

Helisoma duryi foi testado sob condições controladas em laboratório como um potencial agente de controle biológico de hospedeiros intermediários de *S. mansoni* (Andrade, 1978; Malek e Malek, 1978; Madsen, 1979a, 1979b). Malek (1985) sugeriu que as possíveis razões para o sucesso de *H. duryi* aparentavam ser competição alimentar; fatores inibitórios do crescimento, da postura de ovos e da eclosão, efeitos mecânicos sobre as massas de ovos, além de melhores taxas de reprodução e sobrevivência. Em um estudo, Madsen (1992) comparou a habilidade para localização de alimentos de *Helisoma duryi*, *Biomphalaria camerunensis* e *Bulinus truncatus*. Os resultados mostraram que a alimentação pode ser um limitador em hospedeiros intermediários gastrópodes. No caso, *H. duryi* consome alimentos a uma razão mais rápida ou localiza fontes de alimento mais eficientemente que o caramujo “alvo”. Estes planorbídeos, entretanto, são reconhecidos como um gênero da região neoártica, e poucos se adaptam ou ocorrem nas regiões tropicais ou subtropicais, a zona de distribuição geográfica onde se encontram os gastrópodes de maior

importância para a saúde pública (Malek, 1985). Além disso, muitos relatórios sobre controle biológico usando *H. duryi* documentam que, apesar de se verificarem resultados encorajadores na concorrência com *B. glabrata* sob condições de laboratório, não há evidências conclusivas, até o momento, de sua eficácia sob condições de campo – a espécie concorrente parece preferir um nicho ecológico diferente daquele da espécie alvo (OMS, 1985; Paraense, 1987; Madsen, 1990).

Outros gastrópodes citados como possíveis candidatos a agentes de controle biológico incluem as espécies ampularídeas *Pomacea haustrum* (Andrade, 1972; Paulini & Paulini, 1972; Freitas & Santos, 1995) e *Pomacea (Ampullaria) glauca* (Pointier *et al.*, 1988). Entretanto, este último foi descoberto em coexistência com *Biomphalaria* spp. em vários habitat (Sturrock, 1974; Pointer *et al.*, 1991).

As interações de concorrência dentro de um mesmo gênero, como também dentro de uma mesma espécie, usando-se cepas de *B. glabrata* e *B. straminea* resistentes à infestação por *S. mansoni*, têm sido frequentemente citadas como um método mais promissor de controle biológico. Hubendick (1958) foi o primeiro a sugerir tal curso de ação, e vários outros estudos posteriores citam evidências fortes e diversificadas da capacidade de *B. straminea* de eliminar *B. glabrata*, sob condições de laboratório (Michelson e Dubois, 1979; Barbosa *et al.*, 1983, 1984, 1985). Em campo, uma das primeiras observações a ser realizada ocorreu nas cercanias da cidade do Recife, no estado de Pernambuco, Nordeste do Brasil, onde a introdução natural de uma pequena colônia de *B. straminea* eliminou *B. glabrata* após um período de três anos (Barbosa, 1973). Posteriormente, Guyard *et al.* (1982) reportaram que a introdução acidental de *B. straminea* na Martinica expulsou a espécie original, *B. glabrata*. Entretanto, Bundy (1982) pôs tal relato em dúvida, uma vez que *B. straminea* já havia sido registrado na Martinica havia muitas décadas. Em 1981, um estudo de campo foi iniciado no município de Alhandra, no estado da Paraíba, Nordeste do Brasil, onde uma cepa resistente de *B. straminea* foi introduzida em dez tributários do rio principal no Vale do Abiaí, onde a espécie original era *B. glabrata*. Os resultados mostraram que, após cinco a seis anos de concorrência, a espécie-alvo havia sido completamente eliminada em seis dos dez locais de estudo, e que nas outras quatro áreas a concorrência continua após o período de observação, que se estendeu de 1981 a 1989 (Barbosa, 1987; Barbosa *et al.*, 1993). Um estudo comparativo da distribuição geográfica de gastrópodes hospedeiros de *S. mansoni* num intervalo de 19 anos no estado de Sergipe, no Nordeste do Brasil, sugere que

B. straminea invadiu e dominou territórios que eram até então habitados exclusivamente por *B. glabrata* (Figueiredo, 1989). Outras observações de campo relatam casos em que *B. tenagophila* eliminou *B. glabrata* após invasão e/ou introdução acidental no Sudeste brasileiro (Kawazoe *et al.*, 1980; Freitas *et al.*, 1987).

1.7 Dinâmica populacional de *Biomphalaria* spp.

A dinâmica populacional é um dos pilares da ecologia moderna, sendo firmemente fundamentada sobre as informações descritas em estudos ecológicos anteriores. De acordo com Pianka (1974), ecologistas modernos desejam compreender e explicar, em termos gerais, a origem e os mecanismos de interação dos organismos entre si e com o mundo inanimado. Vários estudos tentaram construir modelos e teorias para observar interpretar fenômenos tais como evolução e diversidade genética (Pianka, 1966, 1974; Clarke, 1979; Huston, 1979), seleção natural, com base no conceito de fatores dependentes e independentes de densidade (MacArthur e Wilson, 1967; Hairston *et al.*, 1970; Pianka, 1970, 1972), além da análise de distribuição e abundância (May, 1990; Krebs, 2009).

Sem dúvida, muito do desenvolvimento nos primórdios da ecologia, vieram dos estudos sobre agricultura e controle de pragas e dos estudos médicos acerca de doenças infecciosas. Quanto à esquistossomose, Macdonald (1965) foi o primeiro a tentar descrever a dinâmica de transmissão da bilharziose em termos matemáticos. Jobin (1978), também descreveu um modelo matemático para medidas de controle da esquistossomose. Vários estudos se basearam no modelo original de Macdonald. Pires (1987), ao criticar tais trabalhos, destacou suas deficiências como estudos epidemiológicos, uma vez que estes não levaram em consideração a importância de reservatórios animais na dinâmica de transmissão.

Quanto à dinâmica de populações de gastrópodes, Jobin e Michelson (1967), elaboraram um modelo matemático com a finalidade de utilizar dinâmicas populacionais para avaliar métodos de controle. Um dos primeiros esforços para se calcular os parâmetros reprodutivos foi realizado por Webbe (1962), em uma população natural de *Bulinus nasutus productus*, na qual o autor utilizou uma técnica para estimar certos parâmetros populacionais com base em observações de campo. Posteriormente, tabelas de vida baseadas em dados de campo foram elaboradas para

Bulinus globosus e *Biomphalaria pfeifferi* (Shiff, 1964), para *Oncomelania quadrasi* (Hairston, 1965), para *Bulinus truncatus* e *Biomphalaria alexandrina* (Dazo *et al.*, 1966). Para *Biomphalaria glabrata*, o estudo de Sturrock (1973), realizou uma análise ampla e completa dos parâmetros reprodutivos, com base em vários diferentes habitats. Tabelas de vida, também, foram elaboradas para *Bulinus globosus* com vistas a se estimar os parâmetros populacionais com relação às mudanças climáticas sazonais e com hábitos de dieta variados (O'Keefe, 1985a, 1985b). Woolhouse e Chandiwana (1990a, 1990b) também observaram o efeito da sazonalidade sobre a biologia populacional de *Bulinus globosus*, e Woolhouse (1992) conduziu tais estudos também com *B. pfeifferi*.

Em laboratório, algumas observações foram feitas com a intenção de se analisar fatores que pudessem afetar os parâmetros reprodutivos. Hairston (1973) revisou os trabalhos efetuados sobre algumas espécies africanas de gastrópodes. Sobre espécies do gênero *Biomphalaria*, Sturrock (1966) estudou o efeito da infecção na taxa de crescimento e na reprodução de *B. pfeifferi*. Sturrock & Sturrock (1970) observaram os parâmetros populacionais em espécimes de *B. glabrata* mantidos em isolamento individual e sob diferentes condições de profundidade e volume total de água. Pesquisas sobre as interações entre as espécies *B. glabrata* e *B. straminea*, suscetíveis ou resistentes a *S. mansoni*, também foram efetuadas, com finalidade de controle biológico. Costa *et al.*, (2004) observaram que *B. straminea* demonstra um potencial reprodutivo maior que *B. glabrata*, tanto quando mantido em grupos quanto em isolamento. Michelson e Dubois (1979) examinaram as interações entre *B. glabrata* e *B. straminea*, demonstrando que *B. straminea* compete eficazmente com *B. glabrata*: o caramujo competidor demonstrou ter um maior potencial relativo aos parâmetros observados para taxa de reprodutividade líquida e uma maior capacidade de invadir o território das espécies-alvo. Outro estudo foi realizado, levando-se em consideração a possível vantagem seletiva de *B. glabrata* resistente sobre *B. glabrata* suscetível, quanto aos parâmetros reprodutivos, em condições em que ambas as populações sejam expostas à infecção (Minchella e Loverde, 1983). A conclusão foi que caramujos resistentes podem ser prejudicados, com redução em sua fecundidade e por consequência na capacidade competitiva, em relação à cepa suscetível, em populações mantidas em conjunto e submetidas à pressão da infecção. Um estudo de longo prazo sobre a dinâmica populacional de *B. glabrata* suscetível e de *B. straminea* resistente, competindo em condições semi-naturais, revelou a maior

capacidade de sustentação, no meio ambiente, da espécie resistente quando comparada à espécie suscetível (Barbosa *et al.*, 1992). Pointier *et al.* (1991) estabeleceram os parâmetros reprodutivos de várias cepas de *B. glabrata*, *B. alexandrina*, *B. straminea* e *Melanoides tuberculata*, demonstrando que *B. straminea* possui a mais alta taxa intrínseca de aumento populacional natural.

1.8 Justificativa, hipótese e objetivos

É amplamente conhecido que *B. straminea* é muito menos suscetível a infecção por *S. mansoni* que *B. glabrata*. Também, já foi relatado que a fecundidade em *B. glabrata* é reduzida pela infecção por *S. mansoni* (Brumpt, 1941). Por outro lado, foi demonstrado que quando os caramujos suprimiram a infecção por *S. mansoni* espontaneamente, a produção de ovos sempre retornava ao normal, sugerindo que a castração completa não ocorre (Coelho, 1954). Barbosa (1963) observou que a cura espontânea de espécimes de *B. glabrata* infectados poderia ser induzida removendo-se os moluscos da água. Entretanto, a infecção de *B. straminea* em laboratório é geralmente breve e a cura espontânea, muito mais frequente (Barbosa e Olivier, 1958). A capacidade de regeneração parece ser comum em muitos tecidos do caramujo e, segundo Azevedo *et al.*, (2004), sendo compartilhada pelas diferentes formas evolutivas de *S. mansoni*. No experimento realizado, pelos autores acima mencionados, foi observado que, após irradiação ionizante, tanto os parasitos como as estruturas do ovotéstis praticamente desaparecem, contudo, semanas após a interrupção da irradiação, tecidos do hospedeiro e parasita voltam a ser identificados.

B. straminea e *B. glabrata* habitam uma grande variedade de biótopos no Nordeste do Brasil. Um dos principais fatores de limitação em seus ambientes é a estação de estiagem, e acredita-se que *B. straminea* está mais bem adaptada a longos ciclos de seca. Experimento em condições de laboratório mostrou que *B. straminea* consegue sobreviver em um volume de água, correspondente a metade do que é necessário para *B. glabrata*, quando ambas as espécies são submetidas a condições de pressão populacional (Barbosa *et al.*, 1992).

Em Minas Gerais, no Sudeste, *B. tenagophila* eliminou *B. glabrata* de um lago artificial. Paraense (1987) notou que, ainda que pesquisas de laboratório tenham demonstrado que *B. tenagophila* tenha apresentado taxas mais altas de infecção por trematódeos e uma menor taxa de fecundidade que *B. glabrata*, conseguiu expulsar o molusco autóctone apesar destas aparentes desvantagens.

Neste estudo, um conjunto de quatro experimentos de laboratório e oito meses de trabalho de campo foram planejados com vistas a explorar mais detalhadamente as interações competitivas entre espécies de *Biomphalaria* e, se possível, estabelecer um arcabouço para medidas de controle da esquistossomose. Estes experimentos objetivaram, principalmente, comparações entre as taxas de reprodução e sobrevivência, juntamente com outros fatores que possam explicar o possível desequilíbrio da estabilidade populacional de *B. glabrata*.

A pesquisa teve como objetivo testar a hipótese de que a espécie competidora apresenta taxas relativas aos parâmetros reprodutivos maiores que a espécie-alvo. Mesmo que ambas as espécies tenham taxas muito semelhantes, quando mantidas isoladas ou em populações de uma única cepa, uma das espécies poderá, quando mantida em conjunto com outra, apresentar desvantagem como população-alvo, e assim exibir taxas mais baixas em relação aos parâmetros reprodutivos. Os experimentos também estudaram dois fatores extrínsecos que poderiam favorecer e acelerar, separadamente ou em combinação, o processo de competição:

1 – Se a infecção por *S. mansoni* poderia ter impacto/efeito negativo sobre a espécie mais suscetível, afetando seu sucesso reprodutivo e, conseqüentemente, levando à sua exclusão.

2 – O efeito da pressão da infecção antes de os caramujos tornarem-se sexualmente maduros poderia amplificar o impacto sobre os parâmetros reprodutivos, quando comparados à pressão da infecção imposta após os moluscos atingirem a maturidade sexual.

2 - MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 – Análises em Laboratório

Quatro experimentos de laboratório foram realizados para testar as hipóteses citadas ao final do seção I. O primeiro estudo consistiu em um experimento-piloto, sem qualquer combinação das espécies nem de qualquer dos fatores extrínsecos sob consideração. O segundo experimento foi elaborado para que se observassem os efeitos sobre os parâmetros biológicos da população, especialmente a taxa intrínseca de crescimento natural. O terceiro experimento foi elaborado com vistas a comparar os efeitos da exposição individual e em massa à infecção por *S. mansoni* sobre os parâmetros reprodutivos. Introduzindo-se o efeito do comportamento dos miracídios, submetendo os moluscos a exposições diferenciadas, relativas ao número de miracídios, considerando-se as combinações, isto é, quando os moluscos foram mantidos em uma única população ou quando agrupados em combinações de diferentes espécies, o quarto experimento visava observar o efeito do nível de exposição a *S. mansoni* sobre os parâmetros reprodutivos, por meio de aumentos progressivos no número de miracídios por caramujo.

2.1.1 - Colônias de caramujos

Todos os caramujos usados nos experimentos de laboratório foram mantidos em aquários de vidro, inicialmente no moluscário do Laboratório de helmintologia da *London School of Hygiene and Tropical Medicine* – LSH&TM. Quatro cepas de *Biomphalaria* foram consideradas: i) uma cepa de *B. glabrata* altamente susceptível à infecção por *S. mansoni*, originária de ambiente natural no município de Paulista, no estado de Pernambuco; ii) uma cepa de *B. tenagophila* originária de ambiente natural em Joinville, estado de Santa Catarina, no Sul do Brasil; e duas cepas de *B. straminea*: iii) uma cepa albina de olhos negros, parcialmente suscetível à infecção, originária de criadouro natural em áreas não endêmicas no município de Petrolândia, no estado de Pernambuco; e iv) uma cepa puramente albina originária de criadouro natural na localidade de Sete Lagoas, no estado de Minas Gerais. Esta última foi isolada pelo Dr. Lobato Paraense (comunicação pessoal), que verificou que a cepa era resistente, e esta cepa foi posteriormente enviada para o Dr. Richards (National Institutes of Health – NIH, Bethesda, Maryland, EUA), que estudou o fator refratário e designou a cepa como “R3”. Dr. Lobato Paraense (Laboratório de Malacologia, IOC/FIOCRUZ) gentilmente forneceu os espécimes de *B. tenagophila* e o Prof. Barbosa (Departamento de Endemias Samuel Pessoa, ENSP/FIOCRUZ), gentilmente forneceu os espécimes das outras espécies. Uma cepa albina de *B. glabrata*, de Porto Rico, que havia sido mantida nos laboratórios da LSH&TM por mais de dez anos foi também utilizada em alguns dos experimentos.

2.1.2 – Obtendo populações de caramujos para construção das Tabelas de Vida

Para que se iniciasse a tabela vital a partir do estágio de ovo, um procedimento geral foi adotado, consistindo em deixar pedaços de poliestireno flutuando na superfície da água dos aquários de reprodução durante 72 horas. As massas de ovos depositadas no poliestireno durante estas 72 horas eram coletadas e transferidas para recipientes de vidro e mantidas sob constante

aeração, após serem avaliadas quanto a sua viabilidade (ovos sem embriões eram classificados como inférteis). As massas ovígeras foram então mantidos nos recipientes por 15 dias, para que os ovos completassem o período embrionário e os jovens caramujos eclodissem das massas de ovos.

2.1.3 - Água e alimentação dos caramujos

Água de torneira foi usada em todos os experimentos. A água foi mantida em um grande recipiente, permanecendo no mesmo durante uma semana, para que o cloro evaporasse antes de ser usada nos aquários. A água dos aquários foi trocada mensalmente e os tanques foram mantidos com aeração constante. Durante os experimentos a temperatura, o pH e a condutividade da água dos aquários foram medidos diariamente, assim como também foi medida a temperatura ambiente do moluscário. A temperatura da água variou entre 21° C e 27° C, o pH e a condutividade entre 7.1 a 8.2 e 53 μ /s a 60 μ /s, respectivamente. A temperatura ambiente na sala do moluscário variou entre 22° C e 28° C.

A fonte principal de alimentação diária dos caramujos foi folhas frescas de alface orgânica, complementada por *pellets* de ração de alto teor proteico para coelhos.

2.1.4 – Exposição à infecção e eliminação de cercárias

Uma única cepa de *S. mansoni* foi utilizada em todos os experimentos laboratoriais. A mesma era originária de Porto Rico e havia sido mantida em laboratório (LSH&TM) por mais de dez anos. Esta se mostrou altamente compatível com as espécies brasileiras (ver Capítulo III). Camundongos CBA, usados como passagem, e serviram como fonte dos miracídios. Os camundongos foram infectados sob anestesia, na qual foi usado pentobarbital sódico – Sagatal®

(May e Baker) 60 mg/ml, diluído na concentração de 10 ml de solução salina estéril, mais 1 ml de Sagatal® na dosagem de 0,1 ml/10 g de massa corporal do camundongo, em injeção intraperitoneal. Cada camundongo foi infectado com cerca de 200 a 300 cercárias e o método de anel foi usado (Smithers e Terry, 1965). Cinquenta dias após a exposição, os camundongos foram submetidos a uma dosagem letal de Sagatal® não diluído, e seus fígados e intestinos foram removidos, lavados com solução salina e triturados por cerca de 2 minutos. O material homogeneizado foi então filtrado, lavado com solução salina e deixado decantar por 30 minutos. O sedimento foi lavado com água de cloração a cada 20 minutos até que fosse obtido um preparado limpo. Os miracídios eclodiram dos ovos após 30 minutos de exposição à luz e ao calor.

Caramujos selecionados foram postos em poços de placas de cultura de tecidos, onde foram expostos individualmente. Usando-se uma lupa estereoscópica, os miracídios foram retirados da suspensão principal por meio de uma pipeta fina até que o número desejado fosse obtido, e na sequência despejados nas escavações das placas de cultura, onde eram mantidos os moluscos a serem infectados. Água destilada foi adicionada para recobrir os caramujos, que foram mantidos nas placas durante a noite, sob luz artificial. Para exposição em massa o procedimento de obtenção de miracídios foi semelhante, mas a suspensão contendo o número desejado de miracídios foi vertida diretamente nos aquários contendo os caramujos.

No trigésimo dia após a exposição, todos os caramujos submetidos à infecção foram isolados novamente na mesma placa de cultura e expostos à luz e ao calor durante um período fixo de 3 horas, para que se determinasse o número de caramujos infectados que estavam expelindo cercárias.

Os caramujos dos grupos controle, não infectados, foram submetidos ao mesmo procedimento para padronizar qualquer possível dano ou estresse que possa ter ocorrido durante o procedimento de manuseio.

2.1.5 - Crescimento e fecundidade específicos por faixa etária

A medição do diâmetro máximo da concha dos caramujos foi feita sob um microscópio binocular de dissecação com o auxílio de ocular milimetrada, até que os caramujos atingissem o tamanho de 10 mm. Após este tamanho, foi usado um paquímetro para medição. A princípio, os caramujos foram medidos semanalmente. Nesta ocasião, todas as massas de ovos postas durante o período anterior eram removidas e o número de ovos por massa era contado. Após 12 semanas, a medição passou a ser feita mensalmente. A contagem de ovos continuou sendo feita semanalmente para se eliminar o problema de caramujos eclodidos. Quando as observações envolviam combinações de espécies, a percentagem de embriões em desenvolvimento em cada espécie era verificada por intermédio de marcadores genéticos: albinos x pigmentados, olhos vermelhos x olhos negros.

2.1.6 - Experimento I

No experimento I (experimento-piloto), com o objetivo de se estudar as taxas de reprodução e sobrevivência, os caramujos recém-eclodidos eram transferidos para aquários de 5 litros contendo 4 litros de água e cada grupo de mesma idade foi subdividido em grupos de 30 moluscos por aquário para padronizar qualquer efeito de agrupamento. Havia dois grupos réplicas de *B. glabrata* e 3 de *B. tenagophila*, porém devido a problemas técnicos no estabelecimento de colônias nesta fase, não foi possível se dividir nenhuma das cepas de *B. straminea* em grupos réplicas.

2.1.7 - Experimento II

No experimento II, com o objetivo de analisar os parâmetros reprodutivos básicos na presença de infecção por *S. mansoni*, os caramujos recém-eclodidos foram transferidos para aquários de 3 litros, contendo 2 litros de água e, novamente, cada grupo etário foi subdividido em grupos de 10 moluscos por aquário, da seguinte maneira: um grupo de controle não exposto aos miracídios de *S. mansoni*; um segundo grupo exposto (individualmente, a 5 miracídios por caramujo) enquanto os caramujos ainda eram sexualmente imaturos, ou seja, 15 dias após a eclosão; e outro grupo exposto da mesma forma, mas somente quando os caramujos estavam já sexualmente maduros e em fase de postura de ovos, ou seja, 45 dias após a eclosão. Havia três grupos réplicas de cada combinação, ou seja, três aquários para cada espécie/cepa no grupo de controle, três para o grupo infectado no 15^o dia após a eclosão e três para o grupo infectado no 45^o dia após a eclosão, perfazendo um total de 36 aquários e 360 caramujos.

2.1.8 - Experimento III

O terceiro experimento foi concebido para comparar os efeitos de exposição individual com os efeitos de exposição em massa, dentro de uma única espécie e entre espécies diferentes, em isolamento e em combinação; Os caramujos recém eclodidos foram mantidos em aquários de 3 litros contendo 2 litros de água com uma densidade de 10 caramujos por aquário. O procedimento de infecção para exposição individual foi semelhante ao do experimento II, porém, para a exposição em massa, cinco miracídios por caramujo (ou seja, 50 miracídios) foram adicionados diretamente aos aquários. A coleta de dados experimentais foi efetuada da mesma forma que nos experimentos anteriores: grupo de controle não exposto, infecção no 15^o dia e

infecção no 45º dia; com quatro espécies/cepas mantidas individualmente e em combinação (*B. straminea* (resistente) + *B. tenagophila*; *B. straminea* (resistente) + *B. glabrata*; *B. straminea* (suscetível) + *B. tenagophila*; *B. straminea* (suscetível) + *B. glabrata*; e *B. tenagophila* + *B. glabrata* (cepa albina)). O número de caramujos por aquário era de 10; em populações mistas, havia cinco caramujos de cada espécie. Foram preparadas réplicas para cada situação. O experimento utilizou um total de 54 aquários e 540 caramujos. A cepa albina de *B. glabrata* oriunda de Porto Rico foi usada no lugar da cepa brasileira na 5ª combinação para que fosse possível identificar a origem das massas ovíferas depositadas, uma vez que, as massas depositadas pelas espécies brasileiras de *B. glabrata* e *B. tenagophila* são ambas pigmentadas. No entanto foi feita uma observação em paralelo, com a cepa pigmentada, submetendo-a ao mesmo tratamento, para verificar se havia possíveis diferenças nos os parâmetros reprodutivos em relação à cepa porto-riquenha.

2.1.9 - Experimento IV

A concepção do experimento IV foi semelhante à do experimento III, porém analisando o efeito do nível de exposição aos miracídios (10 e 20 por caramujo), usando-se a infecção em massa. Os caramujos só foram infectados no 15º dia após a eclosão e havia dois grupos de réplicas para cada grupo/combinção e tratamento, ou seja, 36 aquários e 360 caramujos.

2.1.10 - Tabelas de vida

Mudanças na dinâmica populacional podem ser estudadas por meio de um conjunto de análises quantitativas. A “tabela de vida” é geralmente descrita como um resumo quanto à idade específica das taxas de mortalidade em operação em uma população, combinada com as taxas reprodutivas. Essa última também é descrita como uma tabela de fertilidade que resume a reprodução em função da idade. Neste estudo, tabelas de vida foram elaboradas combinando tanto a mortalidade (expressa como sua recíproca, a taxa de sobrevivência), quanto as taxas reprodutivas, seguindo as mesmas linhas já usadas em estudos anteriores sobre dinâmicas populacionais (Sturrock, 1970; Sturrock e Sturrock, 1972; Sturrock, 1973; Minchella e Loverde, 1983; Pointier *et al.*, 1991).

As colunas, na tabela de vida, são marcadas por letras. Assim, elas estão representadas aqui como são normalmente usadas em livros-padrão de ecologia (Begon *et al.*, 1990; Krebs, 2009). Como as espécies de *Biomphalaria* são hermafroditas, é necessário que se produza apenas uma única tabela de vida. Os cálculos referentes a cada uma das variáveis e suas designações são descritos a seguir:

x = intervalo etário (em dias ou períodos de duas semanas conforme for o caso)

n_x = número de moluscos sobreviventes a partir da idade inicial **x**

b_x = fecundidade na idade **x** (ou seja, número de ovos produzidos entre **x** e **x + 1**)

l_x = proporção de caramujos sobreviventes de acordo com o intervalo etário **x**

$$l_x = \frac{n_x}{n_0}$$

m_x = número de descendentes produzidos pelos caramujos no intervalo etário x
(em dias ou períodos de duas semanas conforme for o caso)

$$m_x = \frac{b_x}{n_x}$$

q_x = taxa de mortalidade durante o intervalo etário x a $x + 1$

$$q_x = \frac{d_x}{n_x}$$

onde d_x é o número de caramujos que morreram no intervalo etário entre x e $x + 1$

A combinação entre as tabelas de *sobrevivência* e de *fertilidade* dá origem a um conjunto de dados a partir dos quais é possível se determinar os parâmetros reprodutivos de uma população. Estes parâmetros são a característica de uma população, com relação a sua capacidade de aumentar ou diminuir em número, de acordo com as condições ambientais.

O primeiro parâmetro que pode ser calculado, através de um processo bastante simples, a partir da combinação destas duas tabelas, é a taxa reprodutiva líquida (R_0), que é obtida aplicando-se a seguinte equação:

$$R_0 = \sum l_m m_x$$

O tempo médio de uma geração (G) é estimado a partir da seguinte equação:

$$G = \frac{\sum l_m x m_x}{R_0}$$

Sabendo-se o valor de “ R_0 ” e a estimativa de “ G ”, a taxa intrínseca de crescimento populacional natural (r) pode ser estimada de forma aproximada pela seguinte equação:

$$r_m = \frac{\log_e R_0}{G}$$

Uma vez que o valor aproximado de “ r ” tenha sido obtido, o valor preciso da taxa intrínseca de crescimento populacional natural é estimado através de cálculo iterativo, substituindo valores apropriados da taxa líquida reprodutiva “ R ” ($R = e^r$), para resolver-se a equação de Lotka:

$$\sum e^{-rmx} l_x m_x = 1$$

Convencionalmente, estudos de tabela de vida de caramujos usam “ R ” para definir a taxa líquida reprodutiva (Hairston, 1973; Sturrock e Sturrock, 1970, 1972; Shiff, 1964a, 1964B, 1964c; Pointier *et al.*, 1991). Textos mais recentes de ecologia substituem “ R ” pela letra grega “ λ ” (Krebs, 2009). Neste estudo, foi mantida a representação do símbolo “ R ” para a taxa líquida reprodutiva.

2.2 – Trabalho de campo

Oito meses de trabalho de campo foram realizados em dois municípios do estado do Rio de Janeiro (Figuras 2.1 e 2.2), com o objetivo de estudar a dinâmica populacional de colônias naturais de *B. tenagophila*, *B. straminea* e *B. glabrata*. Um total de oito locais de pesquisa (três lagos, um pântano e quatro córregos) foram selecionados para amostragem rotineira, a cada duas semanas.



Fig. 2.1 - Mapa do Brasil mostrando a localização do estado do Rio de Janeiro.

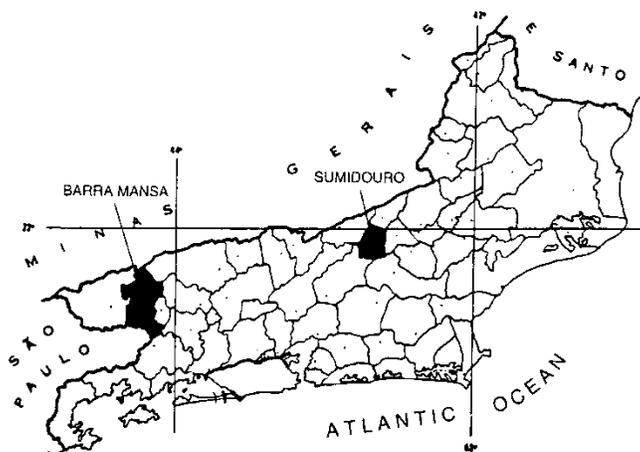


Fig. 2.2 - Mapa do estado do Rio de Janeiro mostrando a localização dos municípios de Barra Mansa e Sumidouro.

2.2.1 - As áreas de estudo

Cinco das áreas de estudo (áreas I a V) se situam no município de Barra Mansa (Figura 2.3), no Vale do Paraíba, situado a aproximadamente 114 km da cidade do Rio de Janeiro, a capital do estado. As coordenadas geográficas do centro da cidade são 22° 32' 46" S e 44° 10' 09" W. A altitude é de 376 metros acima do nível do mar e as temperaturas médias anuais variam entre 13° C e 35° C. A precipitação anual média nesta região é de cerca de 123 mm e os meses mais chuvosos são geralmente de dezembro a março, com um período de menor pluviosidade durante o inverno, de junho a agosto. As atividades econômicas do município são relacionadas basicamente à indústria siderúrgica. Com relação a esquistossomose, Barra Mansa é considerada uma localidade de baixa prevalência (< 1%), apesar de haver alguns focos isolados onde as taxas de prevalência atingem até 5%, de acordo com as autoridades sanitárias locais (Secretaria Municipal de Saúde de Barra Mansa – S.M.S.).

As outras três áreas de estudo (áreas VI a VIII) são localizadas no município de Sumidouro (Figura 2.4). As coordenadas geográficas do centro da cidade são 22° 02' 46" S e 44° 41' 21" W, e sua altitude é de 346 metros acima do nível do mar. Sumidouro se situa a 197 km do Rio de Janeiro e a quase 257 km de Barra Mansa. As temperaturas médias anuais, assim como as médias e distribuição pluviométricas são semelhantes às de Barra Mansa. A agricultura é a principal atividade econômica local, com 90% da população habitando a zona rural. A prevalência de esquistossomose é entre 1 e 5%, um dos mais altos valores no estado do Rio de Janeiro. De acordo com os dados disponíveis na Secretaria de Vigilância em Saúde do Ministério da Saúde, existem, em Sumidouro, alguns locais com prevalência maior que 10%.



Fig. 2.3 - Mapa de Barra Mansa mostrando a localização das áreas de estudo de campo.

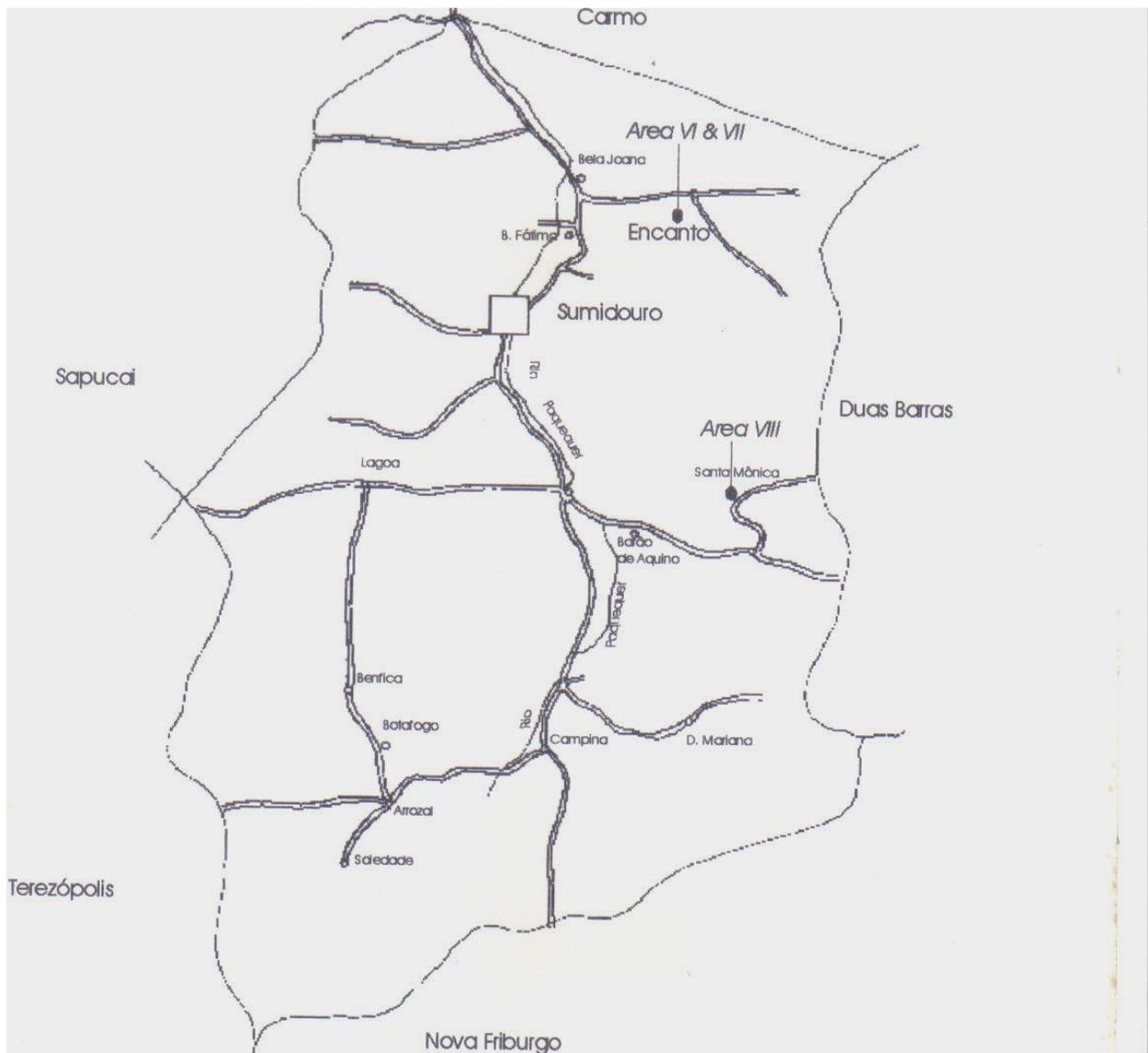


Fig. 2.4 - Mapa de Sumidouro mostrando a localização das áreas de estudo de campo.

2.2.1.1 - Área I

Este local é um pequeno lago localizado em uma fazenda de criação de gado (Fazenda Santa Cecília) em um bairro conhecido como Ataulfo de Paiva, no distrito Antonio Rocha, coordenadas geográficas 22°36.716'S e 44°08.355'W (Figura 2.5). Serve basicamente como bebedouro para o gado. De acordo com um levantamento feito pela S.M.S. de Barra Mansa (1992), a prevalência de esquistossomose na localidade era menor que 2%. Decidiu-se por uma estação fixa de amostragem, medindo 1,5 x 11 m e com 40 cm de profundidade. *B. tenagophila* era a espécie residente e havia uma variedade de fauna aquática, incluindo outra espécie de caramujo (*Physa marmorata*), peixes, caranguejos, camarões, insetos aquáticos, larvas de insetos e girinos.

Durante a estação chuvosa, este lago fica sujeito a transbordamento, apesar de haver um sistema rudimentar de drenagem lateral. A flora aquática consistia basicamente de algas e nenúfares e também foram observadas ciperáceas e algumas gramíneas invasoras.



Fig. 2.5 – Área de Estudo I.

2.2.1.2 - Área II

A área II localiza-se em um pequeno córrego (Figura 2.6), reconhecido pela S.M.S. de Barra Mansa como estação de amostragem de caramujos “Nº 12”, que atravessa outra fazenda de criação de gado (Fazenda Sobradinho), e se situa na área rural do bairro conhecido como Vila Principal, no distrito de Boa Vista, coordenadas geográficas 22°34.266’S e 44°08340’W. O levantamento de 1992 identificou esta área como o segundo foco de transmissão mais importante nas circunvizinhanças da cidade de Barra Mansa, com prevalência de cerca de 4%, apesar de a prevalência ser de menos que 2% para a população ao redor do foco. A área escolhida para o estudo media 2 x 13 m, com 33 cm de profundidade. *B. tenagophila* foi a espécie encontrada, a estação de amostragem estava livre de outros gastrópodes aquáticos. Fora isto, a fauna aquática era semelhante à da área I.

Este leito de córrego também era um local instável, sendo completamente alagado durante o período de maior precipitação pluviométrica. As únicas plantas verdadeiramente aquáticas presentes eram algas, mas espécies intrusivas de ciperáceas e gramíneas também se faziam presentes.



Fig. 2.6 - Área de estudo II.

2.2.1.3 - Área III

Esta era outra área de estudo de *B. tenagophila*, situada na mesma localidade da área II, representada por uma piscina natural rochosa, à jusante do rio principal (Figura 2.7), o Rio Godinho, que é um dos tributários do Rio Paraíba, por sua vez o principal rio do vale, coordenadas geográficas 22°34.924'S e 44°08.596'W. Havia aproximadamente 40 casas a montante e a jusante deste ponto. O local é frequentemente usado para lavagem de roupas e para lazer, apesar do fato de todo o esgoto doméstico das residências ser despejado diretamente no rio. O levantamento da S.M.S. de Barra Mansa indicou uma prevalência de 3% para esta área. O tamanho do local de amostragem era de 1 x 3 m com 17 cm de profundidade. *P. marmorata* era a única outra espécie de caramujo de água doce presente, mas peixes, larvas de insetos e insetos aquáticos também foram observados.

Neste local, a população de caramujos, pode eventualmente ser deslocada do seu hábitat natural durante a estação chuvosa. Foram observadas algas, microflora crescendo nas rochas e algumas gramíneas intrusivas.



Fig. 2.7 - Área de estudo III.

2.2.1.4 - Área IV

Esta área de estudo também se localiza no bairro Vila Principal, em um córrego natural identificado pela S.M.S de Barra Mansa como estação de amostragem de caramujos “Nº 9” (Figura 2.8) que é tributário do Rio Godinho, coordenadas geográficas 22°34.101’S e 44°08.456’W. Ao longo do córrego havia cerca de 25 casas, que despejam esgoto doméstico no mesmo. A água se apresentava com coloração escura intensa e um forte odor de esgoto. Durante os oito meses de amostragem, apenas *B. straminea* e sanguessugas foram observados. A estação de estudo media 1 x 5 m, com 14 cm de profundidade.

Este também é um corpo d’água instável, sujeito a enchentes durante a temporada chuvosa e a secar durante estiagens prolongadas. O habitat foi invadido por vegetação densa, constituída principalmente por espécies terrestres tais como gramíneas e aráceas.



Fig.2.8 - Área de estudo IV.

2.2.1.5 - Área V

Esta área se localiza na parte mais baixa do mesmo córrego da área IV, a cerca de 200 m de distância da junção com o Rio Godinho, e apresenta características semelhantes às da área IV, coordenadas geográficas 22°34.065'S e 44°08.514'W. O local de amostragem media 1 x 6 m, com 16 cm de profundidade (Figura 2.9). Mais uma vez, apenas *B. straminea* e sanguessugas foram coletados. A vegetação e as características do corpo d'água, no que tange a sazonalidade, eram também semelhantes.

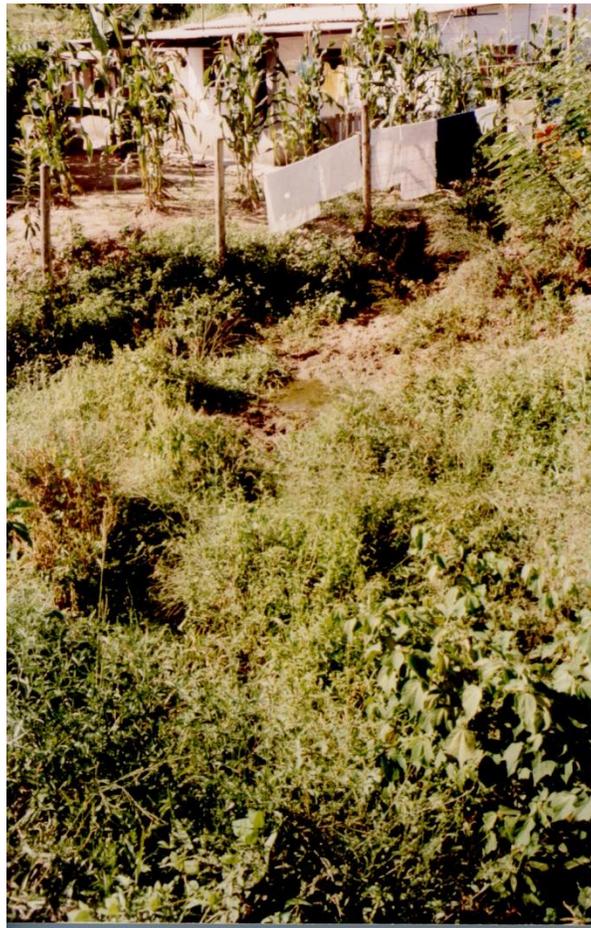


Fig. 2.9 - Área de estudo V.

2.2.1.6 - Área VI

Este local era um lago artificial (Figura 2.10) em uma fazenda de criação de cavalos (Fazenda Encanto), situada no distrito Centro, bairro de Bela Joana, na localidade conhecida como Encanto, no município de Sumidouro, coordenadas geográficas 22°01.346'S e 42°37.872'W. Este lago serve tanto como fonte de peixes (*Tilapia* spp. e *Carpa* spp.) e como área de exercício para cavalos. Não está sujeito a ser alagado nem a secar, por haver um sistema de drenagem mais sofisticado. De acordo com a Secretaria Municipal de Saúde, a prevalência de *S. mansoni* nesta localidade era de 13%. Entretanto, um mês após o início dos trabalhos desta pesquisa, a população local foi tratada com oxamniquine (Mansil®). A área de estudo media 1 x 9 m, com 37 cm de profundidade. *B. glabrata* era a única espécie de caramujo presente, mas girinos, larvas de insetos e insetos aquáticos também foram observados. A flora aquática associada a este hábitat consistia de algas, gramíneas com rizomas flutuantes, gramíneas intrusivas e ciperáceas.

Nesta área, em fins do mês de outubro, um par de gansos foi introduzido no ambiente por um dos camponeses, reduzindo de forma drástica a população de caramujos.



Fig. 2.10 - Área de estudo VI.

2.2.1.7 - Área VII

A Área VII também é um lago artificial, localizado na mesma fazenda, coordenadas geográficas 22°01294'S e 42°37.962'W (Figura 2.11), com características semelhantes às da área anterior, mas usado principalmente como fonte de água potável para os cavalos. Um sistema de drenagem semelhante ao da área VI também existia. A estação de amostragem media 1 x 8 m, com 35 cm de profundidade. *B. glabrata* era a única espécie de caramujo presente, e a fauna aquática consistia basicamente de girinos, larvas de insetos e insetos aquáticos. Filamentos de algas verdes eram a verdadeira vegetação aquática, porém, nas margens, gramíneas intrusivas, ciperáceas e asteráceas foram observadas.



Fig. 2.11 - Área de estudo VII.

2.2.1.8 - Área VIII

Este local era um córrego natural situado no distrito de Campinas, Bairro Murinelli, na localidade conhecida por Santa Mônica no município de Sumidouro, coordenadas geográficas 22°01.294'S e 42°36.585'W (Figura 2.12). É a principal fonte de água para os fazendeiros locais regarem suas lavouras. O tamanho da estação de amostragem era de 1 x 6 m, com 16 cm de profundidade. A Secretaria Municipal de Saúde registrou uma prevalência de 16% para esquistossomose nesta localidade, apesar de haver apenas algumas poucas casas espalhadas pelo local. A importância da transmissão no lugar parece estar estreitamente ligada à atividade agrícola. Este era um outro hábitat de *B. glabrata* e, durante o período de estudos, era possível observar-se outros animais aquáticos tais como *P. marmorata*, peixes, girinos, cobras anfíbias, larvas de insetos e insetos aquáticos.

Apesar de a área de estudo parecer estar sujeita a enchentes, a vegetação presente pode proteger os caramujos do efeito de varrição ou pelo menos minimizar seus efeitos, conforme sugeriu Sturrock (1974). Algas, gramíneas intrusivas flutuantes, ciperáceas, ranunculáceas enraizadas e *Crinum pedunculatum* eram a flora aquática básica presente.



Fig. 2.12 - Área de estudo VIII

2.2.2 – Medições ambientais

Medições de temperatura do ar e da água, do pH da água e do solo, e de condutividade da água foram feitas a cada duas semanas, usando-se um conjunto de instrumentos eletrônicos portáteis (Figura 2.13). Uma estação meteorológica particular (Nestlé) forneceu dados de precipitação de Barra Mansa; em Sumidouro, os dados relativos à precipitação foram obtidos da estação meteorológica controlada pelo Centro de Pesquisa de Recursos Minerais.



Fig. 2.13 – Instrumentos portáteis para medição de temperatura do ar e da água, pH e condutividade da água.

2.2.3 – Captura de moluscos

Um estudo de populações de caramujos deve ser efetuado com muito cuidado e atenção à técnica de amostragem. Técnicas usadas na estimativa de populações e instrumentos usados para a coleta de caramujos foram descritos e analisados por Olivier e Schneiderman (1956), Hairston *et al.* (1958), e Olivier e Uemura (1973). Jordan e Webbe (1969) fizeram algumas observações de grande importância sobre a avaliação de populações de caramujos para pesquisas epidemiológicas e ressaltam que não há método uniforme aplicável a todas as situações que possa ser desenvolvido para tais estudos quantitativos. Portanto, antes de decidir-se por qual método deveria ser aplicado, alguns pontos básicos tiveram que ser levados em consideração, tais como: os objetivos do estudo, a natureza dos habitat, as circunstâncias e as instalações sob e nas quais o trabalho seria efetuado.

Neste estudo, foi efetuada amostragem rotineira a cada duas semanas, de acordo com a técnica descrita por Olivier e Schneiderman (1956) e Webbe (1962a, 1962b), em que um técnico, usando uma concha metálica (20 cm, de diâmetro com aberturas de 2 mm de diâmetro) vasculha uma estação fixa por 20 minutos (Figura 2.14). A mesma pessoa efetua o procedimento de amostragem durante todo o período de observação.

2.2.4 – Medição de caramujos e identificação de eliminação de cercárias

Todos os caramujos coletados durante o estudo foram contados e medidos com o auxílio de uma régua plástica (Figura 2.15). Após a medição, os caramujos foram mantidos individualmente em pequenos recipientes plásticos e cobertos com água destilada. Foram deixados expostos à luz solar durante uma hora, exceto durante o inverno e em dias nublados, quando foi usada luz artificial para estimular a eliminação de cercárias. Todos os caramujos infectados com *S. mansoni* foram registrados. Além disso, na Área I, alguns espécimes foram

encontrados infectados com *Cercaria caratinguensis*, ao longo do estudo. Os caramujos foram devolvidos ao local de coleta tão logo as observações foram concluídas.



Fig. 2.14 – A concha usada no procedimento de captura de caramujos.

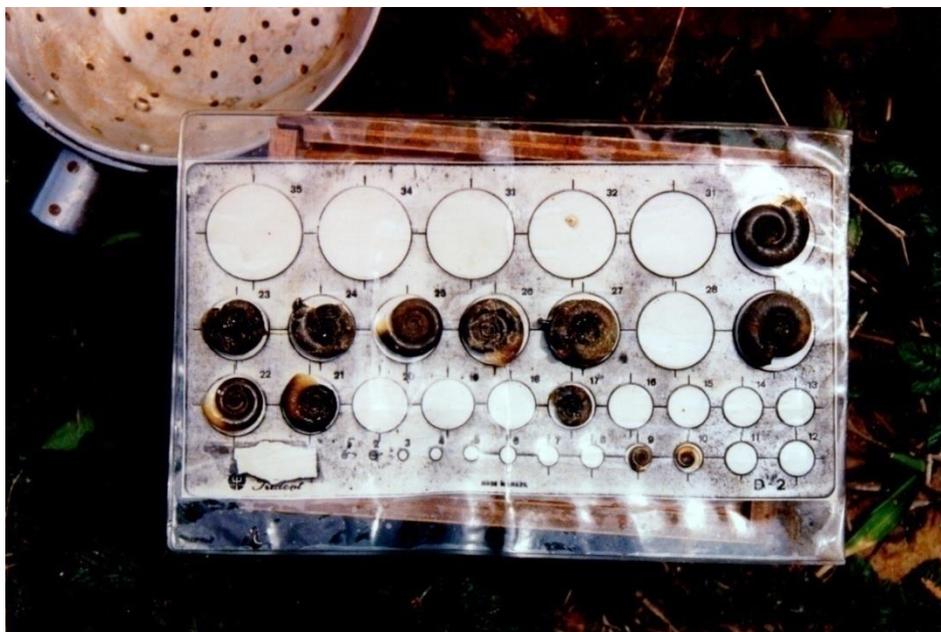


Fig. 2.15 – Equipamento usado em medição de caramujos no campo.

2.2.5 – Tabelas de vida de campo

Mudanças populacionais podem ser analisadas em campo usando-se a mesma técnica quantitativa (análise de tabela de vida) descritas aqui para condições de laboratório. Não é possível, entretanto, observar-se diretamente as taxas de reprodução e mortalidade específicas por faixa etária do caramujo hospedeiro intermediário em ambientes naturais. Assim, observações laboratoriais precisas são fundamentais para a criação do arcabouço para os estudos de campo.

Como mencionado anteriormente (seção 2.1.11), a tabela de vida é um resumo específico por faixa etária das taxas de mortalidade em ação sobre uma população combinadas com as taxas de reprodução. Assim, o primeiro passo foi determinar a estrutura etária dos caramujos coletados no campo, que pode ser derivada com base na distribuição por tamanho. Uma vez que a estrutura etária foi obtida para mais que uma amostragem, a taxa de mortalidade para cada intervalo etário foi estimada usando-se o método descrito por Webbe (1962a), onde a mortalidade diária “d” pode ser obtida resolvendo-se a equação:

$$l_x = e^{-xd}$$

em que “ l_x ” é a proporção de caramujos sobreviventes após “x” dias (14 dias), entre uma amostragem e a amostragem seguinte, e “e” é a base do logaritmo natural.

As taxas de reprodução foram estimadas modificando-se o método descrito por Dazo *et al.* (1966), no qual os autores coletaram massas de ovos no campo. O número total de ovos foi distribuído proporcionalmente pelos grupos etários, de acordo com a estimativa proporcional de reprodução, que é a razão de ovos postos por grupo etário obtida nos estudos laboratoriais. Hairston (1973) descreveu esta técnica em detalhes. A observação direta da produção de ovos em campo não é normalmente possível sem que se perturbe a dinâmica populacional das áreas de estudo, a não ser que se utilize uma técnica especial para a coleta de caramujos, em um local adequadamente controlado.

Uma instalação laboratorial razoavelmente bem equipada deve estar disponível próxima à área de estudo. Para este trabalho, o princípio básico do cálculo foi o mesmo, ou seja, uma estimativa de: a) a taxa de produção de ovos; e b) reprodução proporcional obtida a partir de um dos estudos laboratoriais (Experimento II). A taxa de reprodução foi obtida com base nos valores da coluna “ b_x ” da tabela de vida construídas, a partir dos experimentos realizados em laboratório.

A prole total do local por período de amostragem foi então considerada como sendo todos os caramujos coletados com um diâmetro máximo de concha menor que 6 mm. A distribuição da prole produzida por grupo etário durante o período de duas semanas foi portanto calculada para cada grupo etário, multiplicando-se as taxas de reprodução estimadas a partir dos dados de laboratório e a proporção de amostragem dos caramujos tomada no campo, para termos a representação proporcional de caramujos adultos de acordo com grupo etário. Dividindo-se a proporção do número total de caramujos adultos coletados no campo pela somatória da representação proporcional, obteve-se uma constante. Multiplicando-se esta constante pela representação proporcional de caramujos adultos de cada grupo etário obtivemos a proporção de prole produzida por caramujos adultos na faixa etária especificada.

A quantidade total de prole produzida por período de duas semanas por grupo etário foi obtida pela multiplicação da proporção de prole produzida por caramujos adultos pelo total da prole coletada respectivamente a cada grupo etário. A Tabela 1 ilustra o procedimento para estimativa da produção de prole por caramujo por período de tempo. Neste trabalho, especificamente, foram usados períodos de duas semanas.

Uma vez que a estimativa da quantidade total de prole por período de duas semanas por grupo etário foi obtida (b_x), esta foi combinada com a estimativa de taxa de mortalidade (q_x), sendo possível a construção de tabelas de vida ecológicas para cada espécie e local de estudo.

Tabela 2.1 – Dados hipotéticos ilustrando como a fecundidade observada em campo (caramujos jovens) se relaciona com a faixa etária específica de caramujos sexualmente maduros no campo (modificado a partir de Hairston, 1973).

A	b	c	d	e	f	g	h	I
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
		$a/\Sigma b$		$c/\Sigma c$	$c \times e$	$f \times 4.219$		$g \times h$
7 - 10	50	0.07	17	0.31	0.022	0.093	20	1.86
11 - 14	200	0.29	22	0.41	0.119	0.502	20	10.04
15 - 18	300	0.43	9	0.17	0.073	0.308	20	6.16
> 18	150	0.21	6	0.11	0.023	0.097	20	1.94
Σ	700	1.00	54	1.00	0.237			20

$\text{constante} = e/\Sigma f$
 $1/0.237 = 4.219$

- (1) Grupos etários de caramujos sexualmente maduros.
- (2) Produção de ovos em laboratório.
- (3) Reprodução proporcional em laboratório.
- (4) Número de caramujos coletados em campo.
- (5) Proporção de caramujos no campo.
- (6) Representação proporcional de caramujos no campo.
- (7) Proporção de prole produzida por caramujo adulto segundo faixa etária específica.
- (8) Total de prole por período de duas semanas disponível para ser distribuído.
- (9) Prole total produzida por período de duas semanas pela idade indicada.

2.2.7 – Análise estatística

Os métodos estatísticos empregados incluem o cálculo do intervalo de confiança de 95% a partir de tamanhos dos grupos (diâmetro máximo da concha); teste-*t* para comparação das médias dos parâmetros reprodutivos das duas cepas de *B. glabrata* (albina e pigmentada); e análise de variância seguindo o teste de diferença mínima significativa (LSD) para comparação

dos parâmetros reprodutivos da tabela de vida de cada grupo etário (Snedecor e Cochran, 1982; Fowler e Cohen 1990).

3 - RESULTADOS DE LABORATÓRIO

3.1- Experimento I

As curvas de médias de crescimento para a coorte das populações estudadas no experimento I podem ser vistas na figura 3.1. Também pode ser visto quando os caramujos começaram a oviposição com relação a idade. A observação do início da postura na cepa suscetível de *B. straminea* (*B.s sus*) deve ser tomada com cautela, uma vez que várias partidas de *B. straminea* suscetível foram necessárias para que se iniciasse este experimento piloto e que se estabelecesse com sucesso esta espécie na LSH&TM.

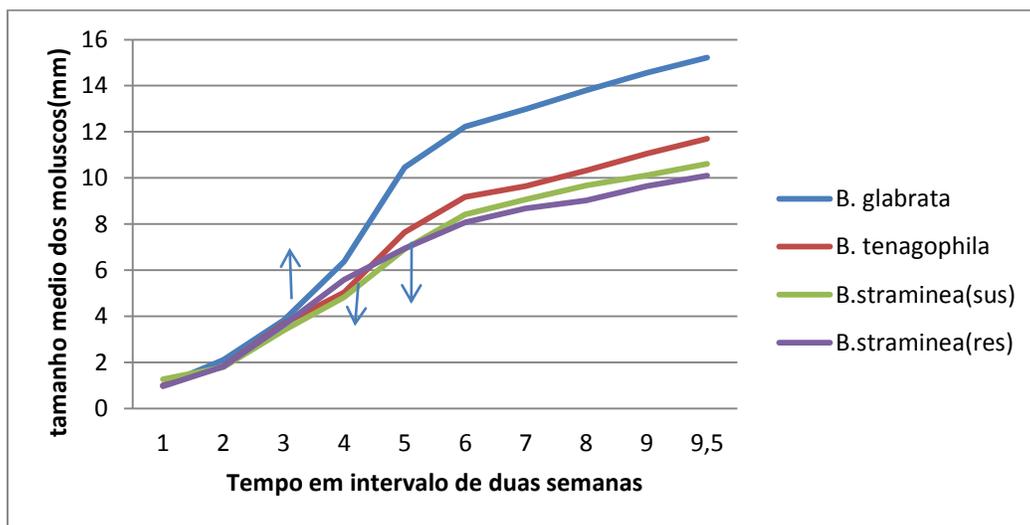


Fig. 3.1 – Curvas de médias de crescimento para todos os grupos etários em intervalos bissemanais após a eclosão dos ovos. As setas indicam a idade do início da reprodução.

Não houve grande diferença no padrão de mortalidade (q_x) com o tempo. Inicialmente, para todos os quatro grupos, a mortalidade era bastante alta entre caramujos recém eclodidos, mas decresceu quando os caramujos se tornaram sexualmente maduros e permaneceu em uma taxa constante para *B. glabrata* e para a cepa suscetível de *B. straminea*. Após dez semanas (5 períodos de duas semanas), a mortalidade cresceu novamente para *B. tenagophila* e *B. straminea* R3 (Figura 3.2).

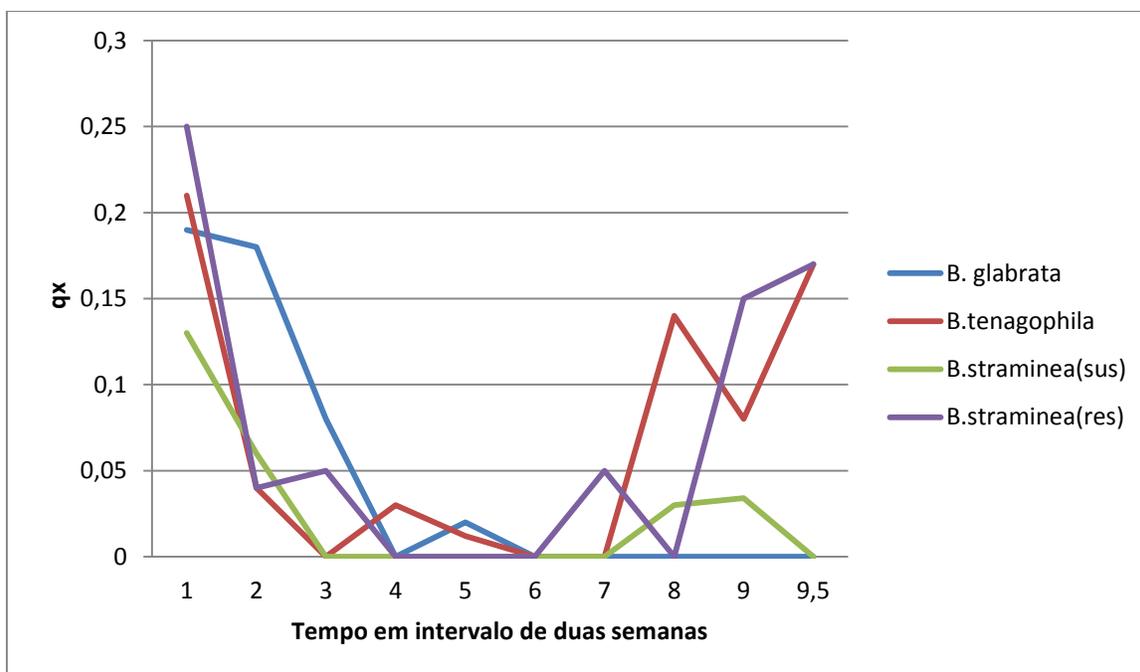


Fig. 3.2 – Taxa de mortalidade por faixa etária específica.

A reprodução ocorreu primeiro em *B. glabrata*, a cerca de 35 dias (2,5 períodos de duas semanas), quando o tamanho médio da população era de $3,98 \pm 0,38$ mm (média \pm SD). Em *B. tenagophila* e *B. straminea* R3, a produção de ovos se iniciou à mesma idade, cerca de 45 dias após a eclosão (3,5 períodos de duas semanas), e os tamanhos médios eram de $4,83 \pm 0,16$ e $4,59 \pm$

0,32 mm, respectivamente. Em *B. straminea* suscetível, cujos resultados (como já foi mencionado) devem ser tomados com cautela, a reprodução foi retardada até cerca dos 55 dias (± 4 períodos de duas semanas) e o tamanho médio era de $6,94 \pm 0,28$ mm. Apesar disso, o produto das tabelas “ l_x ” e “ m_x ” por períodos de duas semanas foi maior para *B. straminea* R3 e *B. tenagophila* do que para os outros dois grupos etários de caramujos (Figura 3.3).

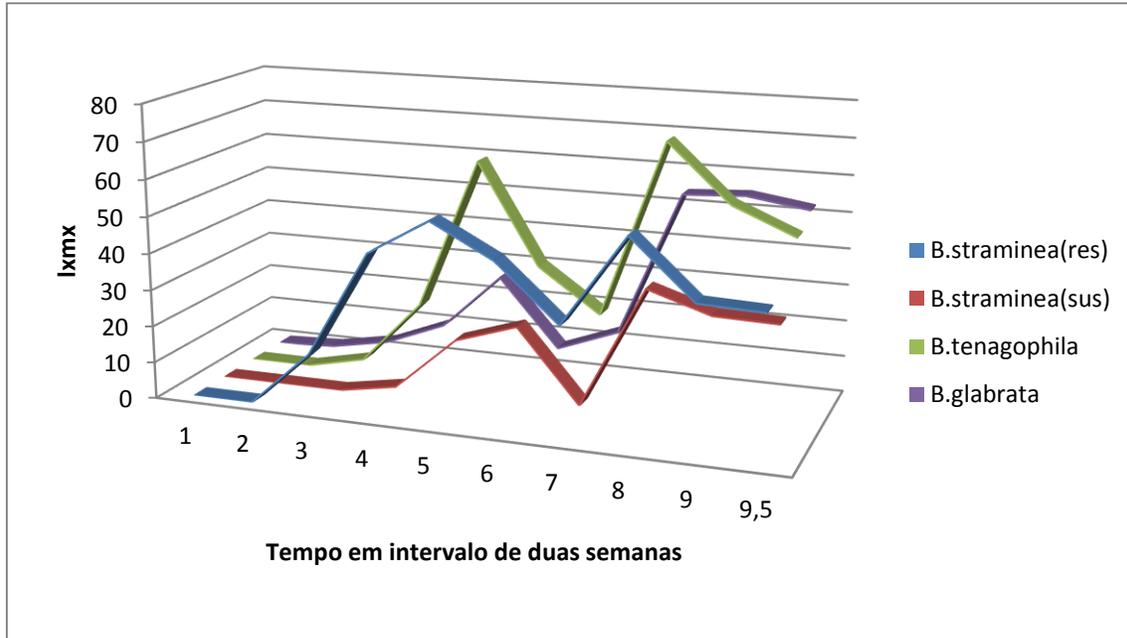


Fig. 3.3 – Representação gráfica dos valores observados para “ $l_x m_x$ ” por período de duas semanas.

As estimativas dos parâmetros reprodutivos calculados a partir das tabelas de vida construídas para cada espécie/cepa estão resumidas na Tabela 3.1. *Biomphalaria straminea* resistente e *B. tenagophila* tiveram as mais altas taxas reprodutivas e o mais precoce início de reprodução. Tanto *B. glabrata* quanto *B. straminea* suscetível apresentaram redução importante nos valores de “ R_0 ” se comparados aos das duas outras espécies, de cerca de 40% e 60% respectivamente.

O uso dos outros parâmetros reprodutivos como medida de sucesso levou a conclusões semelhantes, mas com um percentual não tão amplo. Mais uma vez, *B. straminea* resistente e *B. tenagophila* tiveram um melhor desempenho, comparativamente, em termos de taxa natural

intrínseca de crescimento populacional “r” e tempo médio de geração “G” que *B. glabrata* e a cepa suscetível de *B. straminea*.

Tabela 3.1 - Resumo dos parâmetros reprodutivos para cepas de caramujos no experimento I.

(R_0 - taxa reprodutiva líquida; r - taxa intrínseca de crescimento populacional natural; G - tempo médio de geração; *B. s R3* – *B. straminea* resistente; *B. sus* – *B. straminea* susceptível; *B.t* – *B. tenagophila*; *B.g* – *B. glabrata*).

Caramujos		Parâmetros reprodutivos		
		R_0	r	G
<i>B. s R3</i>		282,580	1,284	4,4
<i>B. s sus</i>		115,670	0,848	5,6
<i>B. t</i>	Aquário 1	226,391	1,084	5,0
	Aquário 2	290,698	1,148	4,9
	Aquário 3	277,097	1,220	4,6
<i>B. g</i>	Aquário 1	165,147	0,971	5,3
	Aquário 2	176,342	1,022	5,1

Ainda que não houvesse réplicas de cada uma das cepas de *B. straminea*, foi possível demonstrar diferenças estatisticamente significativas no valor de “r” dos quatro grupos de caramujos ($F_{3,3df} = 12,10$; $P < 0,05$), assim como dos valores de “ R_0 ” ($F_{3,3df} = 10,87$; $P < 0,05$).

3.2 - Experimento II

Durante o experimento II, nenhum *B. straminea* resistente, exposto individualmente a cinco miracídios de *S. mansoni*, se apresentou infectado. A taxa de infecção na cepa suscetível de *B. straminea* foi 17% para o grupo exposto no dia 15 do experimento e 20% para o grupo exposto no dia 45 após a eclosão. Em ambos os grupos, entretanto, os caramujos infectados eliminaram cercárias por poucos dias. As taxas de infecção em *B. tenagophila* expostos no 15^o dia ou no 45^o dia foram de 57% e 70% respectivamente, e alguns caramujos perderam a infecção após um período de duas semanas; 10% e 8% nos grupos do 15^o dia e 45^o dia, respectivamente. As taxas de infecção em *B. glabrata* foram de 97% e 100% nos grupos do 15^o dia e 45^o dia respectivamente, e os caramujos infectados eliminaram cercárias durante todo o experimento.

As curvas de crescimento para as três réplicas de cada espécie/cepa podem ser vistas nas Figuras 3.4 a 3.7. Nelas também, se pode ver o intervalo de confiança de 95% para a 1^a, 4^a, 6^a e 8^a medições. Não houve diferença significativa no tamanho médio dos grupos, e a infecção aparentemente não interferiu com o padrão de crescimento de qualquer grupo etário neste experimento.

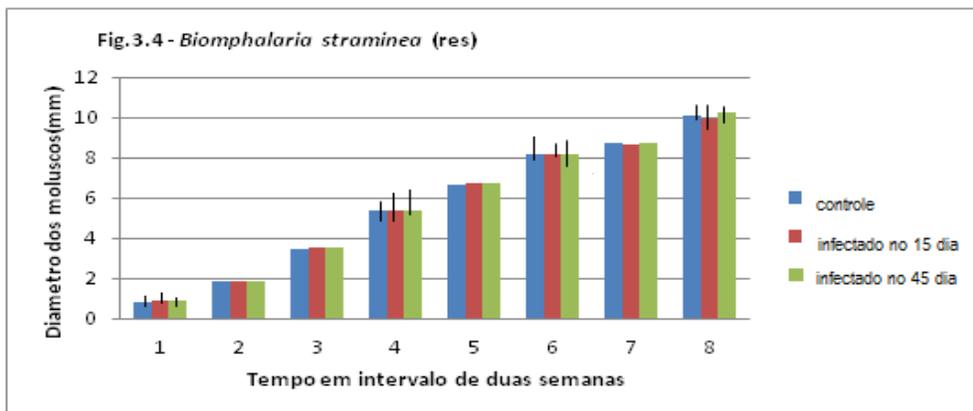


Fig 3.4 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para *Biomphalaria straminea* resistente, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).

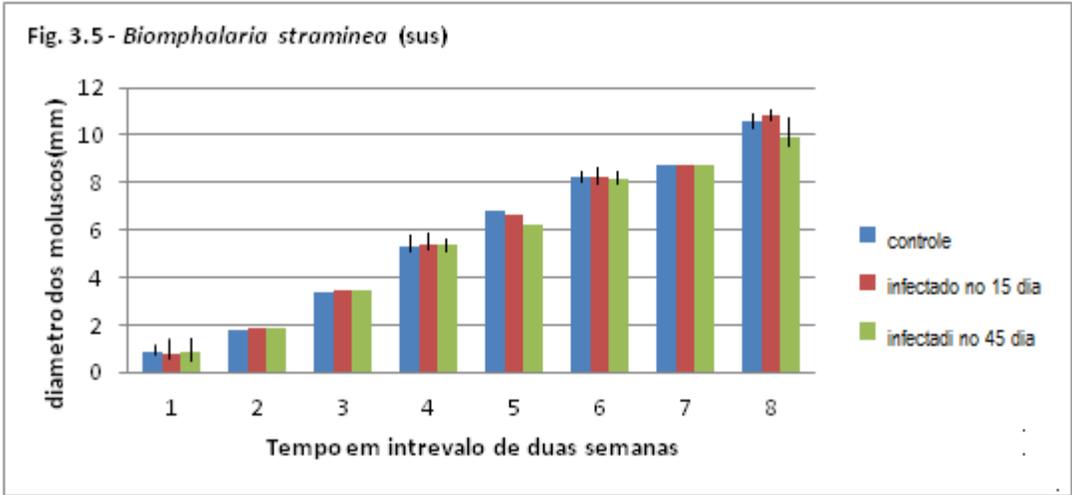


Fig. 3.5- Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para *Biomphalaria straminea* susceptível, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).

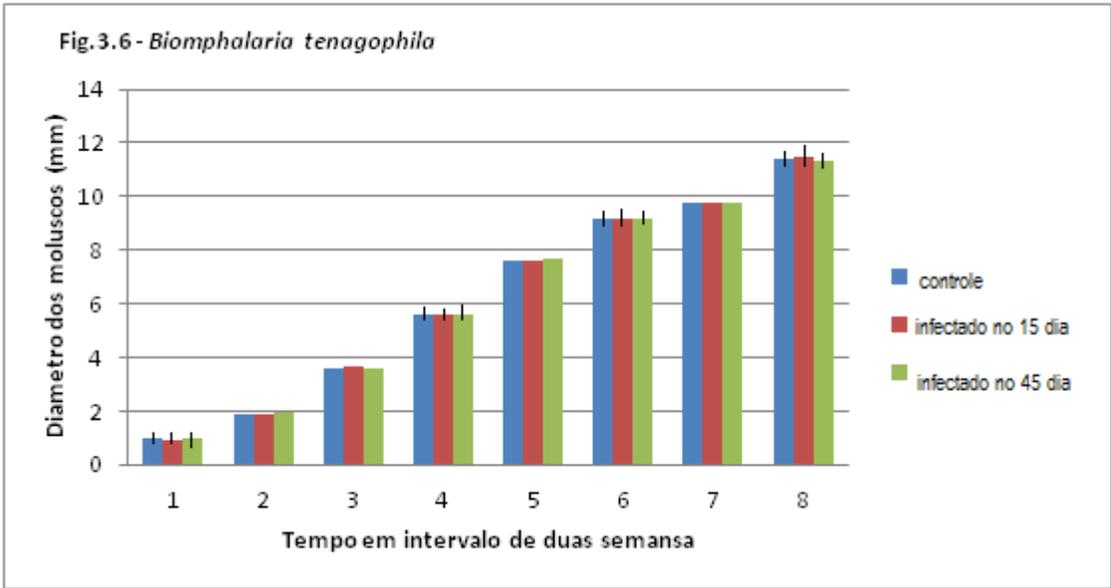


Fig. 3.6 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para *Biomphalaria tenagophila*, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).

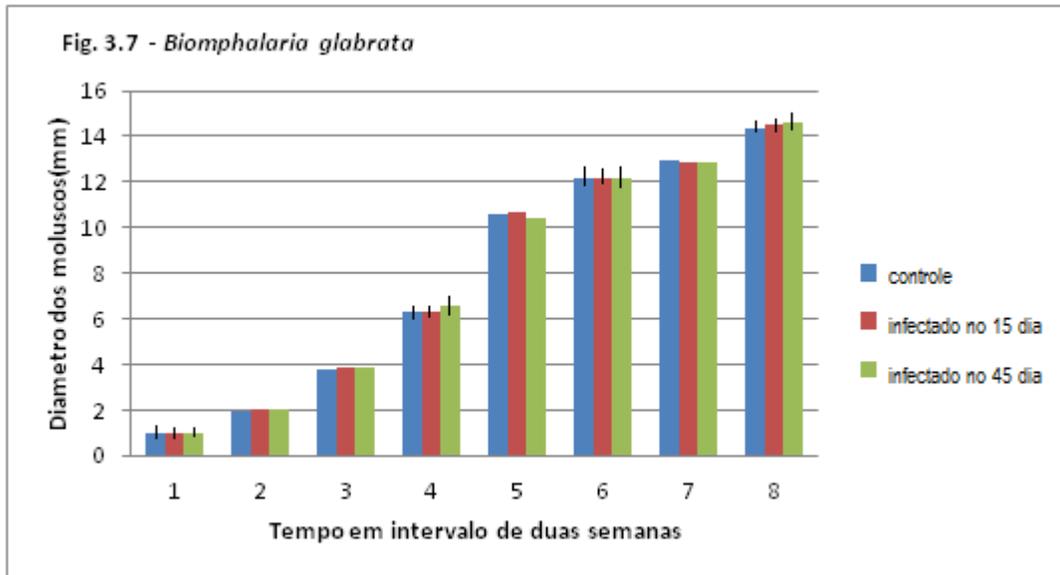


Fig. 3.7 - Curvas de crescimento médio e intervalos de confiança de 95% para *Biomphalaria glabrata*, agrupadas de acordo com idade e tratamento (tempo de infecção).

Tabelas de vida foram elaboradas para as quatro espécies/cepas, levando-se em consideração os três tratamentos. Um grupo não exposto (controle), um grupo infectado em que os caramujos foram submetidos à infecção quando tinham 15 dias de idade e um grupo exposto a infecção quando tinham 45 dias de idade. Um resumo dos parâmetros reprodutivos estimados pode ser vistos a partir das tabelas de vida, Tabela 3.2.

Tabela 3.2 - Resumo das estimativas de parâmetros reprodutivos para cada espécie/cepa de *Biomphalaria* estudada no experimento II.

caramujos		Parâmetros reprodutivos		
		R_0	r	G
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	535.120	1.3372	4.7
R3	Tanq 2	535.890	1.3342	4.7
controle	Tanq 3	508.290	1.3423	4.6
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	607.260	1.3368	4.8
sus	Tanq 2	538.310	1.3049	4.8
controle	Tanq 3	538.310	1.3049	4.8
<i>B. tenagophila</i>	Tanq 1	424.580	1.2924	4.7
control	Tanq 2	461.530	1.2404	4.9
	Tanq 3	410.920	1.2073	5.0
<i>B. glabrata</i>	Tanq 1	298.160	1.2542	4.5
controle	Tanq 2	305.450	1.3002	4.4
	Tanq 3	281.640	1.2706	4.4
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	555.190	1.3215	4.9
R3	Tanq 2	544.810	1.3514	4.7
infec. 15ºdia	Tanq 3	534.190	1.3287	4.7
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	410.890	1.2710	4.7
sus	Tanq 2	453.160	1.3018	4.7
infec. 15ºdia	Tanq 3	322.374	1.3795	4.2
<i>B. tenagophila</i>	Tanq 1	321.270	1.1386	5.1
infec. day 15	Tanq 2	356.870	1.1771	5.0
	Tanq 3	313.900	1.1211	5.1
<i>B. glabrata</i>	Tanq 1	46.913	0.6453	6.0
infec. 15ºdia	Tanq 2	38.412	0.6838	5.3
	Tanq 3	51.804	0.5337	7.4
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	548.910	1.3291	4.7
R3	Tanq 2	413.180	1.3422	4.5
infec. 45ºdia	Tanq 3	473.640	1.3218	4.7
<i>B. straminea</i>	Tanq 1	448.190	1.3106	4.7
sus	Tanq 2	405.910	1.3105	4.6
infec. 45ºdia	Tanq 3	432.070	1.3736	4.4
<i>B. tenagophila</i>	Tanq 1	390.280	1.2220	4.9
infec. 45ºdia	Tanq 2	401.370	1.2638	4.7
	Tanq 3	366.100	1.2115	4.9
<i>B. glabrata</i>	Tanq 1	66.319	1.0736	3.9
infec. 45ºdia	Tanq 2	66.239	1.0376	4.0
	Tanq 3	67.041	1.0702	4.0

No experimento II, comparando-se grupos dentro de cada espécie, as cepas resistente e suscetível de *B. straminea* apresentaram os valores mais altos de “ R_0 ” para o grupo de controle, não infectado, e para os grupos expostos ao *S. mansoni* aos 15^o e 45^o dias após a eclosão, ou seja, infectados antes e depois dos caramujos atingirem a maturidade sexual. Quando observados os valores de “ R_0 ” para *B. tenagophila* e especialmente para *B. glabrata*, nota-se que ocorreu redução significativa na taxa reprodutiva líquida quando comparada aos respectivos grupos controle (Figuras 3.8 a 3.19).

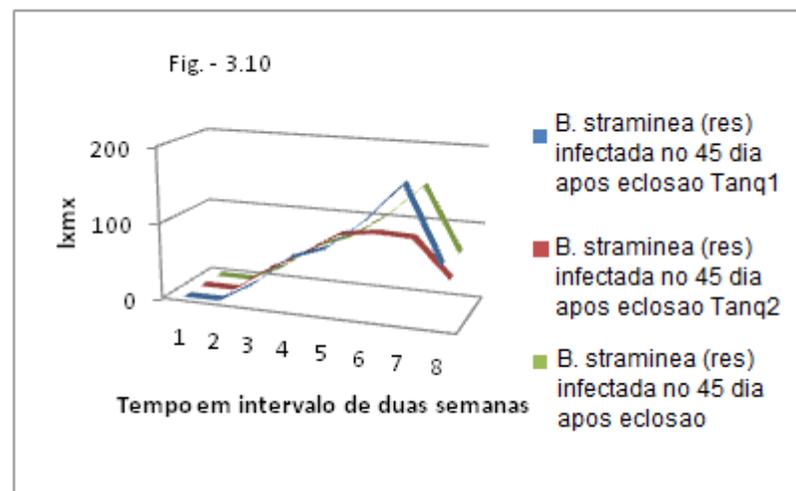
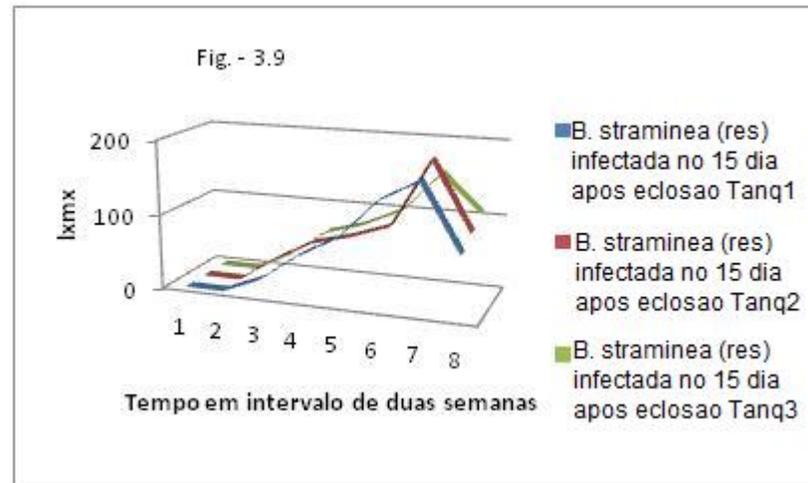
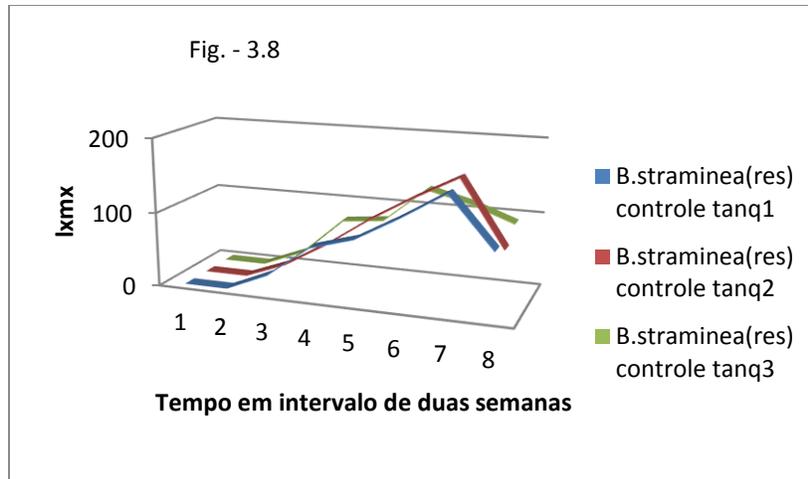


Fig. 3.8 a 3.10 - Valores de “l_{mx}” para *B. straminea* resistente – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

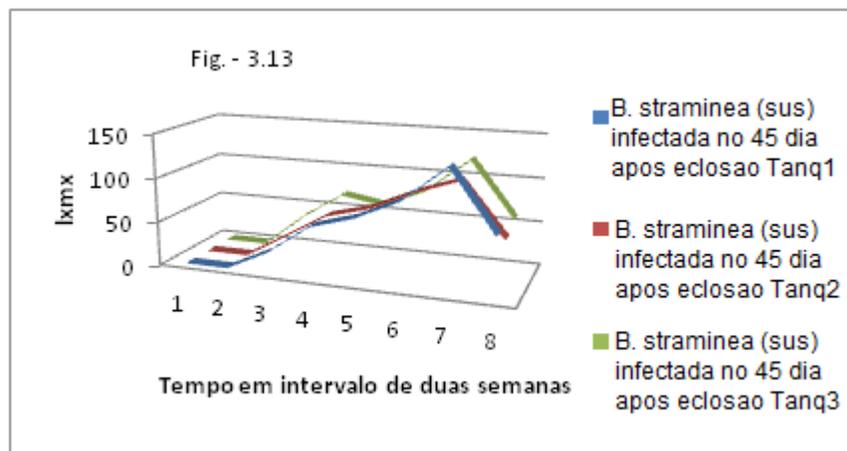
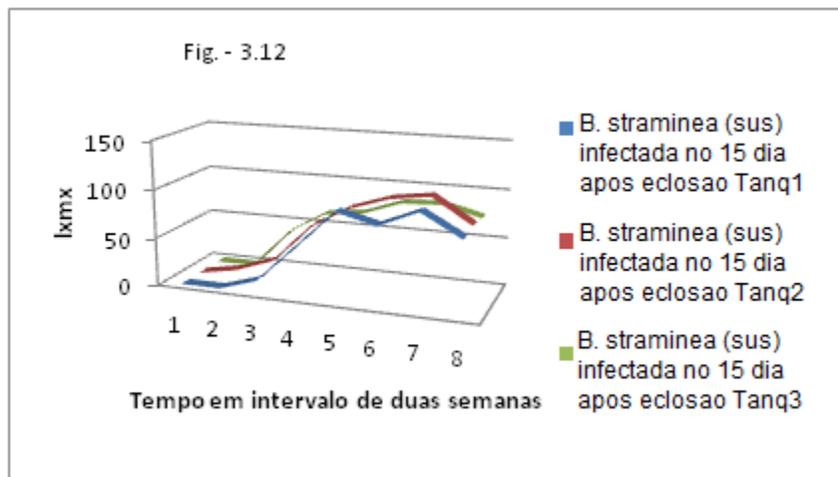
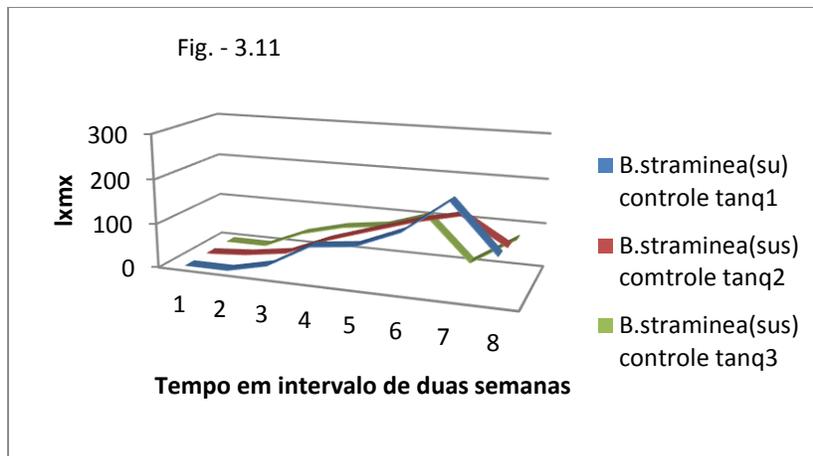


Fig. 3.11 a 3.13 - Valores de “lxmx” para *B. straminea* suscetível – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

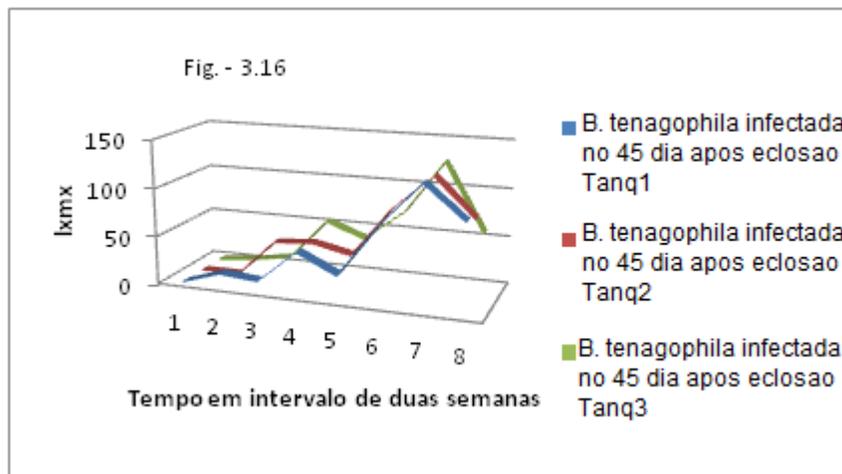
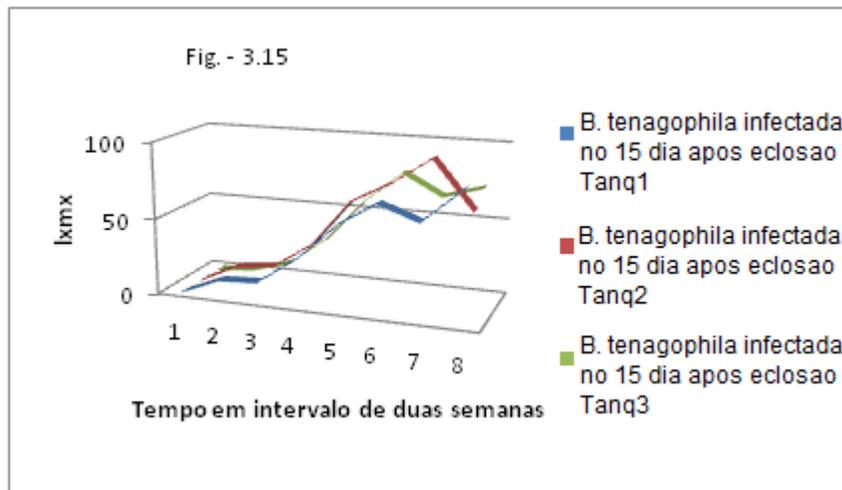
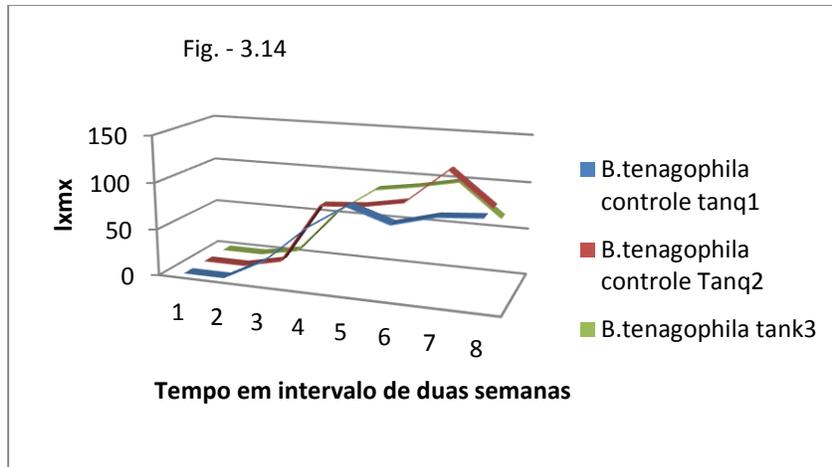


Fig. 3.14 a 3.16 - Valores de “l_{xmx}” para *B. tenagophila* – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

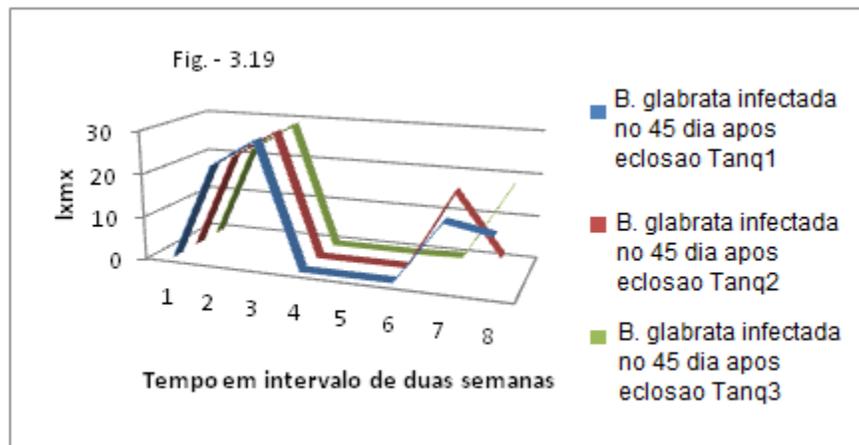
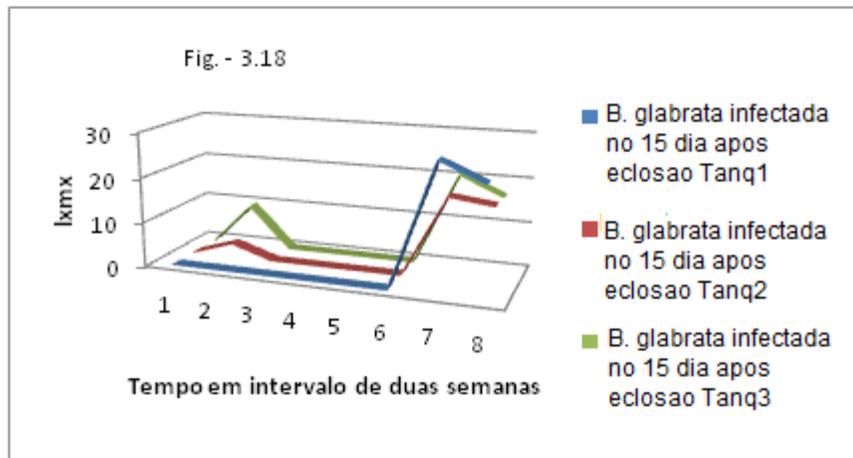
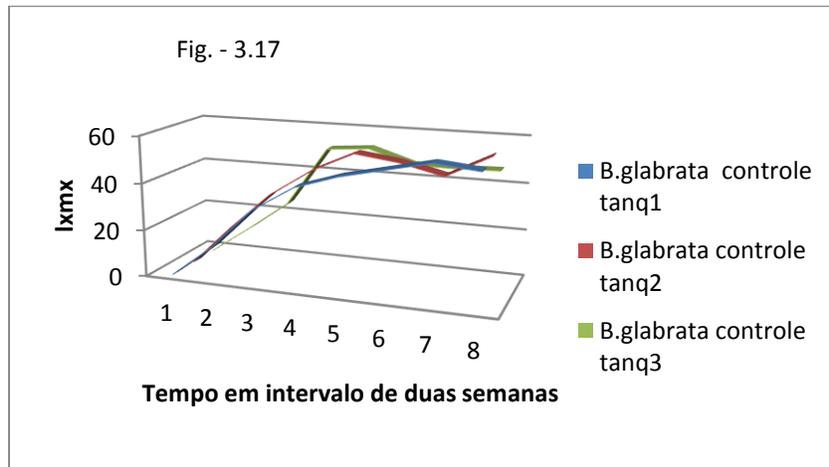


Fig. 3.17 a 3.19 - Valores de "I_{xm}x" para *B. glabrata* – grupos de controle e infectados 15 ou 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

Verificou-se diferença significativa entre os valores “R₀” (F_{11,24df} = 77,81; P < 0,001). A comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todas as combinações de espécie/infecção (LSD = 80.503, com P = 0,05) pode ser vista na Tabela 4. Vê-se que a infecção também reduziu “R₀” na cepa suscetível de *B. straminea*, mas não teve efeito significativo sobre a cepa resistente de *B. straminea*. Os valores de “R₀” em *B. tenagophila* foram diminuídos pela exposição à infecção no 15º dia após a eclosão, mas não pela infecção no 45º dia. Por outro lado, os valores de “R₀” foram largamente reduzidos em *B. glabrata* infectado em ambos os períodos.

Tabela 3.3 – Comparação de todas as médias de amostragem para os valores de “R₀” (valores significativos em *itálico*).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10	x1-x11	x1-x12
Cont.	-34.86	<i>94.09</i>	<i>231.35</i>	-18.29	<i>131.29</i>	<i>195.72</i>	<i>480.72</i>	47.86	<i>97.71</i>	<i>140.52</i>	<i>459.90</i>
x1=526.43											
B.s sus		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2-x10	x2-x11	x2-x12
Cont.		<i>128.95</i>	<i>266.21</i>	16.56	<i>166.15</i>	<i>230.58</i>	<i>515.58</i>	82.72	<i>132.57</i>	<i>175.38</i>	<i>494.76</i>
x2=561.29											
B.t			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3-x10	x3-x11	x3-x12
Cont.			<i>137.26</i>	-112.4	37.20	<i>101.63</i>	<i>386.63</i>	-55.23	3.62	46.43	<i>365.81</i>
x3=432.34											
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4-x10	x4-x11	x4-x12
Cont.				-249.65	-100.10	-35.63	249.37	-183.50	-133.60	-90.83	288.55
x4=295.08											
B.s R3					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5-x10	x5-x11	x5-x12
Infec no 15º dia					<i>149.49</i>	<i>214.02</i>	<i>499.02</i>	66.15	<i>116.01</i>	<i>158.81</i>	<i>478.19</i>
x5=544.73											
B.s sus						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6-x10	x6-x11	x6-x12
Infec no 15º dia						64.43	<i>349.43</i>	-83.44	-33.58	9.22	<i>328.61</i>
x6=395.14											
B.t							x7 - x8	x7 - x9	x7-x10	x7-x11	x7-x12
Infec no 15º dia							285.00	-147.80	-98.01	-55.20	264.18
x7=330.71											
B.g								x8 - x9	x8-x10	x8-x11	x8-x12
infec no 15º dia								-432.86	-383.00	-340.21	-20.82
x8=45.71											
B.s R3									x9-x10	x9-x11	x9-x12
Infec no 45º dia									49.85	92.66	<i>412.04</i>
x9=478.58											
B.s sus										x10-x12	x10-x12
Infec no 45º dia										42.81	<i>362.19</i>
x10=420.72											
B.t											x11-x12
Infec no 45º dia											<i>319.38</i>
x11=385.92											
B.g											
Infec no 45º dia											
x12=66.53											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 1= B.s R3 cont, *B. straminea* resistente grupo controle;

6 = B.s sus infec no 15º dia, *B. straminea* susceptível infectada no 15º dia etc...)

O tempo médio de geração “G” foi definido por Krebs (2009) como o tempo médio decorrido entre o nascimento dos pais e o nascimento da prole. Portanto, em um organismo que se reproduz continuamente, como o gênero *Biomphalaria*, a equação, já vista, deve ser utilizada para padronizar o número médio em relação à produção de prole viável (Pianka, 1974).

$$G = \frac{\sum l_m x}{R_0}$$

Como é possível observar a partir da equação, a estimativa do valor de “G” se relaciona a um período específico de tempo (tempo de observação), não refletindo, portanto o sucesso reprodutivo, mas ilustrando as estratégias reprodutivas de um organismo em relação a um nicho ecológico e no lidar com a pressão ambiental. Neste experimento, portanto, os valores estimados de “G” para cada espécie/cepa estão correlacionados ao tratamento a que foi submetida cada espécie.

A análise das estimativas da taxa intrínseca de crescimento populacional natural mostra que houve diferença significativa nos valores de “r” ($F_{11,24 \text{ df}} = 97,20$; $P < 0,001$). A comparação de todas as médias dos valores de “r” das amostras ($LSD = 0,08725$; com $P = 0,05$) podem ser vistas na Tabela 5. Os dados são consistentes com os descritos para os valores de “R₀” de *B. tenagophila* e *B. glabrata*. Entretanto, a infecção não afetou significativamente a cepa suscetível ou a cepa resistente de *B. straminea*.

Tabela 3.4 – Comparação entre todos os valores médios de “r” das coortes (valores significativos em itálico) (LSD = 0,08725).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10	x1 -x11	x1 -x12
Cont.	<i>0.223</i>	<i>0.091</i>	0.063	0.004	0.020	<i>0.192</i>	<i>0.717</i>	0.007	0.006	<i>0.105</i>	<i>0.277</i>
x1=1.3379											
B.s sus		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2- x10	x2- x11	x2 -x12
Cont.		0.068	0.040	-0.018	-0.002	<i>0.169</i>	<i>0.694</i>	-0.015	-0.016	0.083	<i>0.255</i>
x2=1.31553											
B.t			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3- x10	x3 -x11	x3- x12
Cont.			-0.028	-0.087	-0.071	<i>0.101</i>	<i>0.654</i>	-0.085	-0.085	0.014	<i>0.186</i>
x3=1.24670											
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4- x10	x4- x11	x4- x12
Cont.				-0.058	-0.042	<i>0.129</i>	<i>0.654</i>	-0.056	-0.057	0.042	<i>0.214</i>
x4=1.27500											
B.s R3					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5- x10	x5- x11	x5- x12
infec no 15º dia					0.016	<i>0.188</i>	<i>0.713</i>	0.003	0.002	<i>0.101</i>	<i>0.373</i>
x5=1.33387											
B.s sus						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6- x10	x6- x11	x6- x12
Infec no 15º dia						<i>0.172</i>	<i>0.696</i>	-0.014	-0.014	0.085	<i>0.257</i>
x6=1.31743											
B.t							x7 - x8	x7 - x9	x7- x10	x7- x11	x7- x12
Infec no 15º dia							0.525	-0.185	-0.0186	-0.086	0.085
x7=1.14560											
B.g								x8 -x9	x8- x10	x8- x11	x8- x12
infected no 15º dia								-0.710	-0.711	0.061	-0.439
x8=0.62093											
B.s R3									x9- x10	x9- x11	x9- x12
infected no 45º dia									-0.0005	<i>0.098</i>	<i>0.270</i>
x9=1.33103											
B.s sus										x10- x11	x10-x12
Infec no 15º dia										<i>0.099</i>	<i>0.267</i>
x10=1.33157											
B.t											x11-x12
Infec no 45º dia											<i>0.171</i>
x11=1.23243											
B.g											
infected no 45º dia											
x12=1.06047											

*Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 1= B.s R3 cont, *B. straminea* resistente grupo controle; 6 = B.s sus infec no 15º dia, *B. straminea* susceptível infectada no 15º dia etc...)

A taxa de mortalidade, ilustrada nas Figuras 3.20 a 49, a princípio seguiu padrão semelhante ao do primeiro experimento, ou seja, a mortalidade foi alta entre os moluscos jovens, e começa a decrescer quando os caramujos atingem a maturidade sexual e se mantém praticamente constante ao longo do período de observação. É possível notar variações nos conjuntos expostos à infecção. Sturrock (1966) observou, em *B. pfeifferi* infectado com

miracídeos de *S. mansoni*, que a mortalidade entre caramujos infectados aumenta algumas semanas após a exposição.

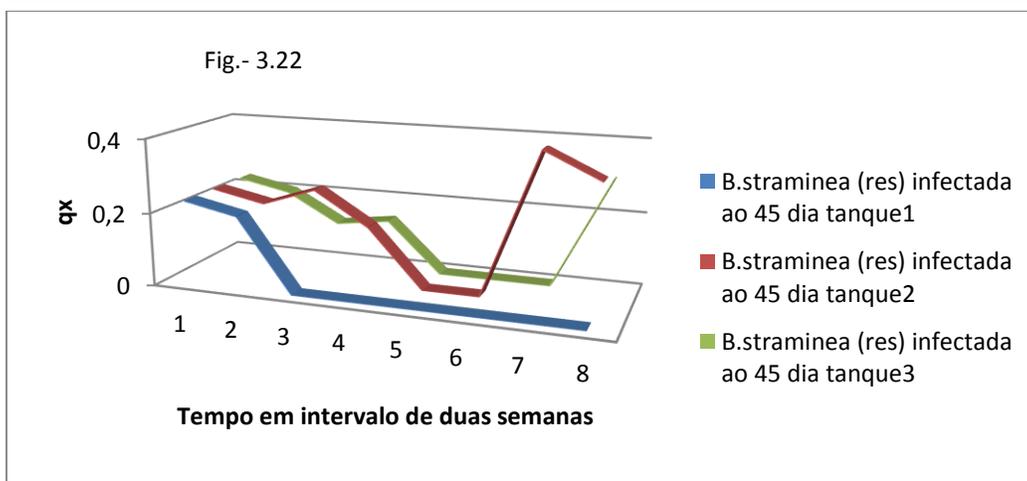
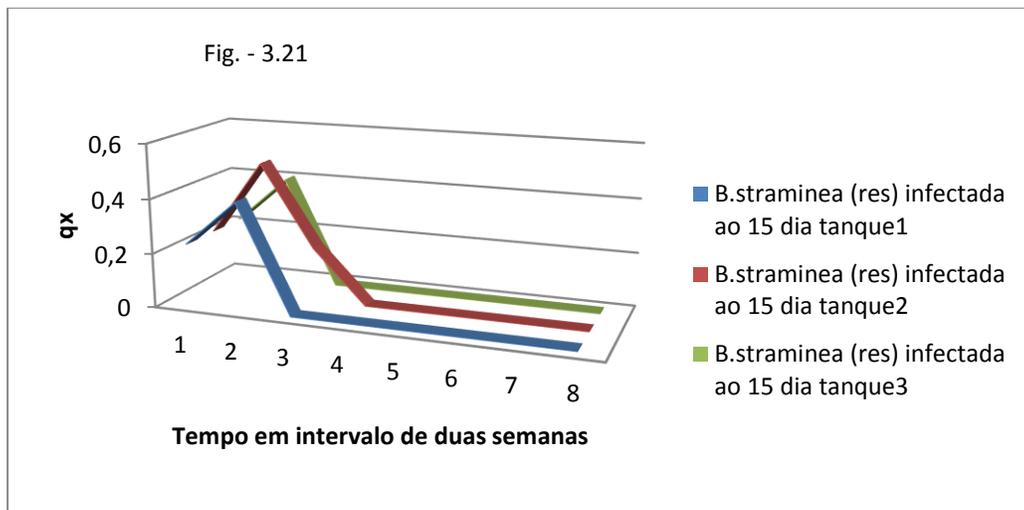
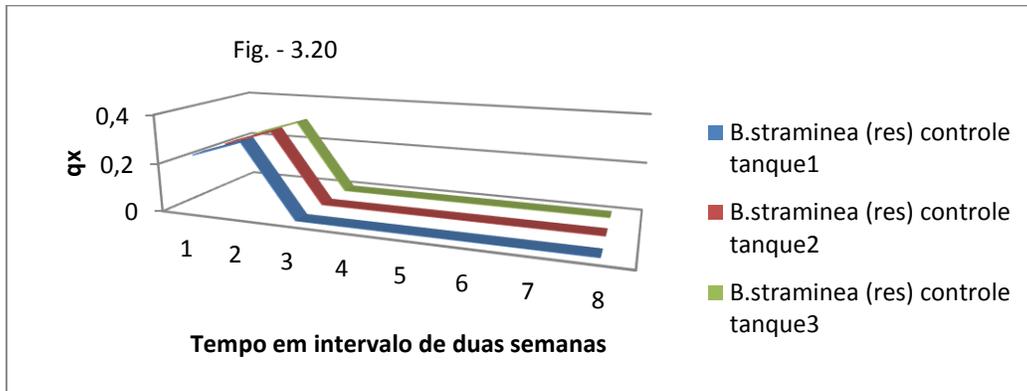


Fig. 3.20 a 3.22 - Valores de taxa de mortalidade “qx” em *B. straminea* resistente – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

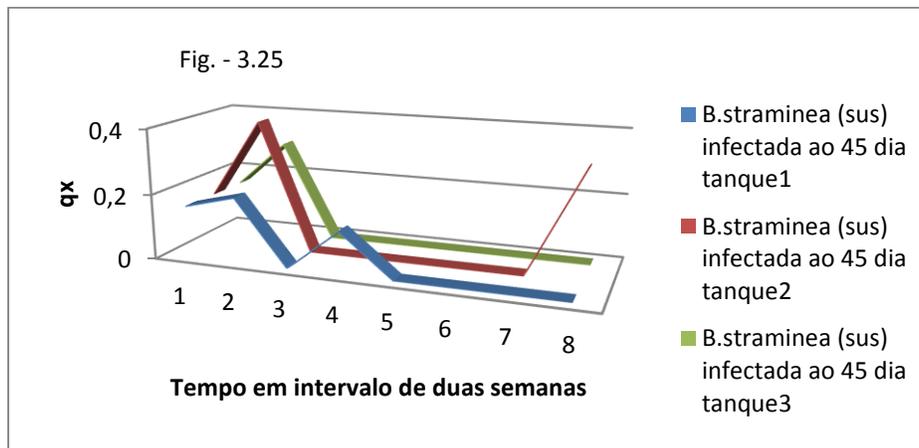
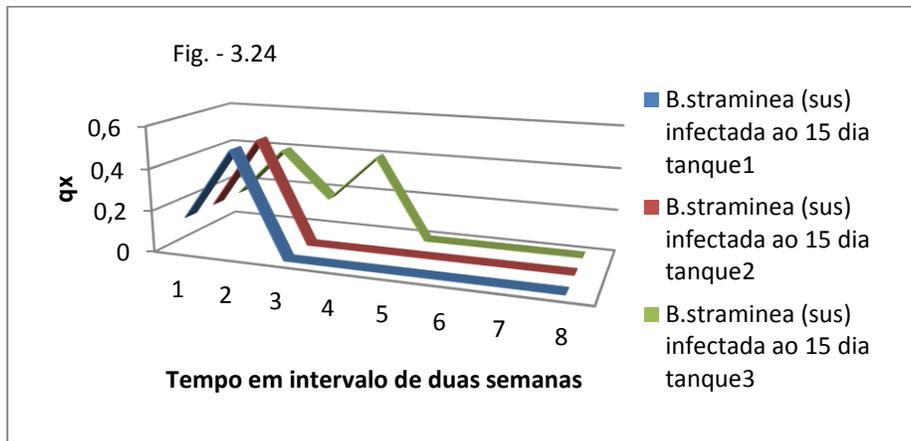
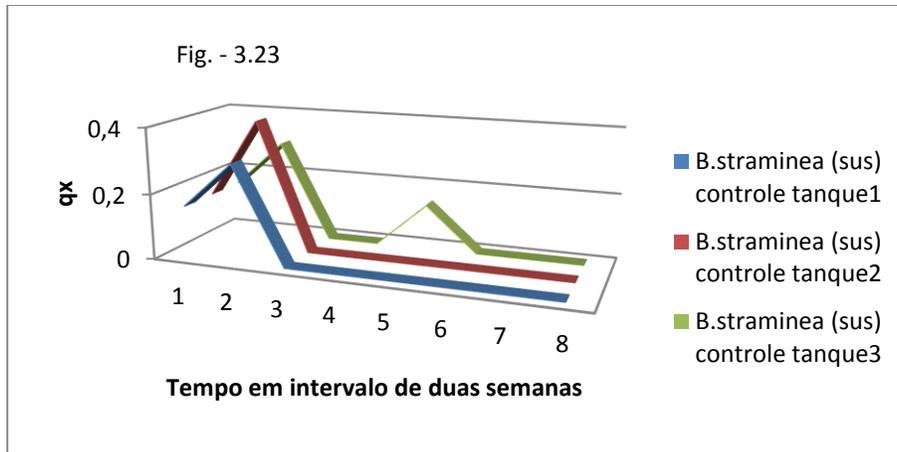


Fig. 3.23 a 3.25 - Valores de taxa de mortalidade “qx” em *B. straminea* suscetível – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

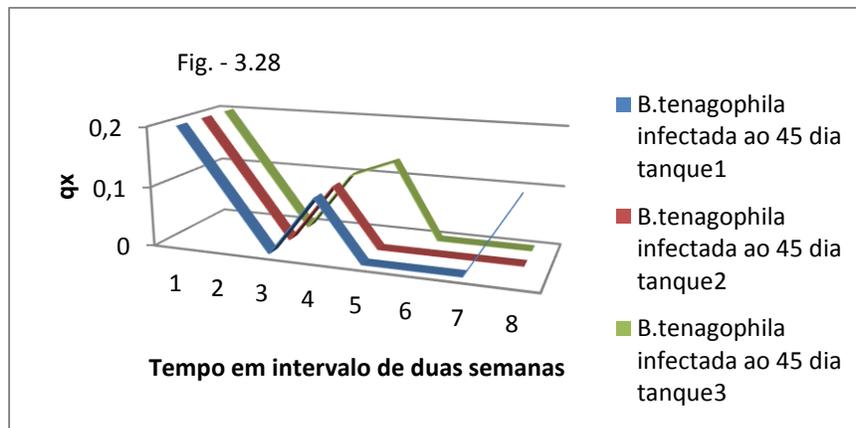
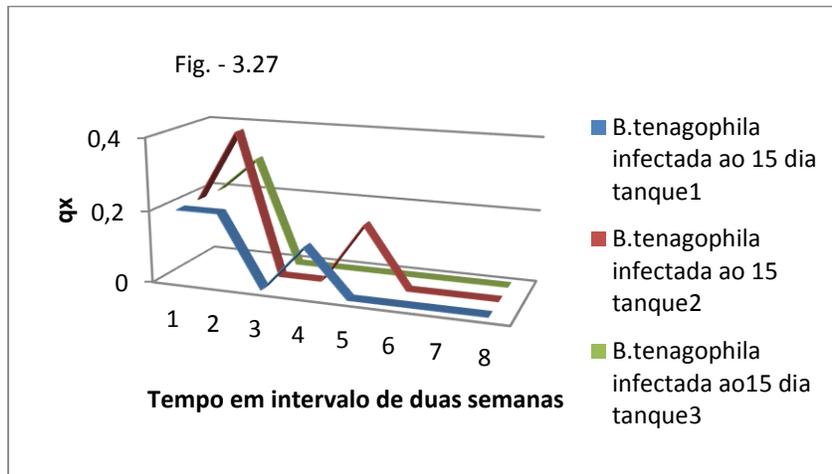
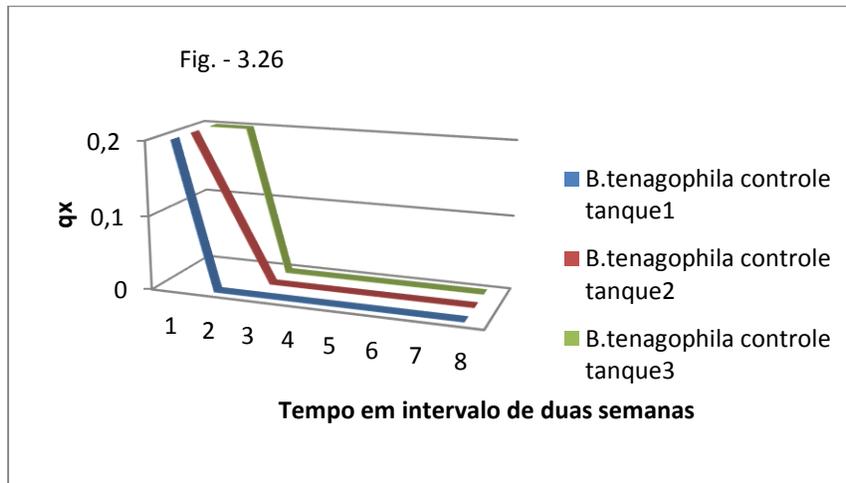


Fig. 3.26 a 3.28 - Valores de taxa de mortalidade “qx” em *B. tenagophila* – grupos de controle e infectados 15 e 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

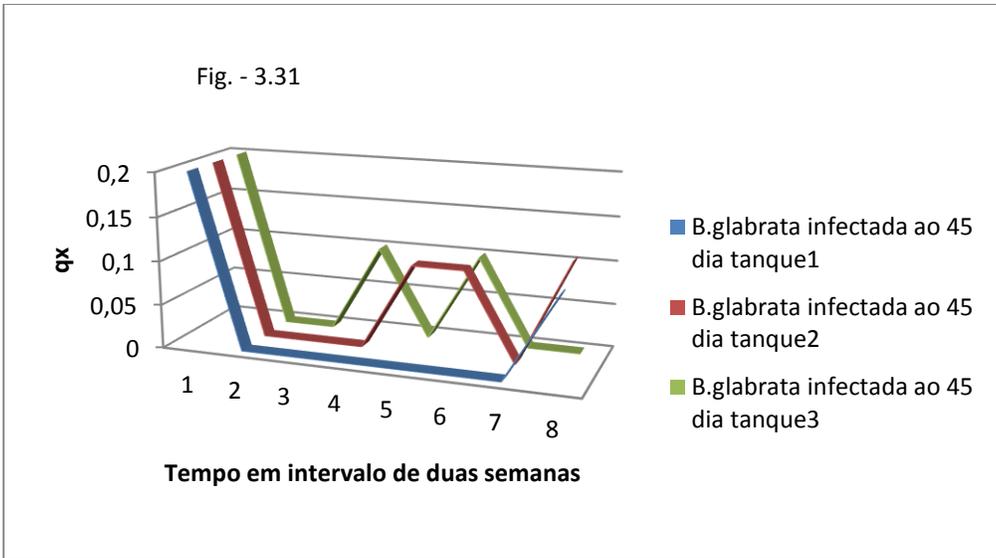
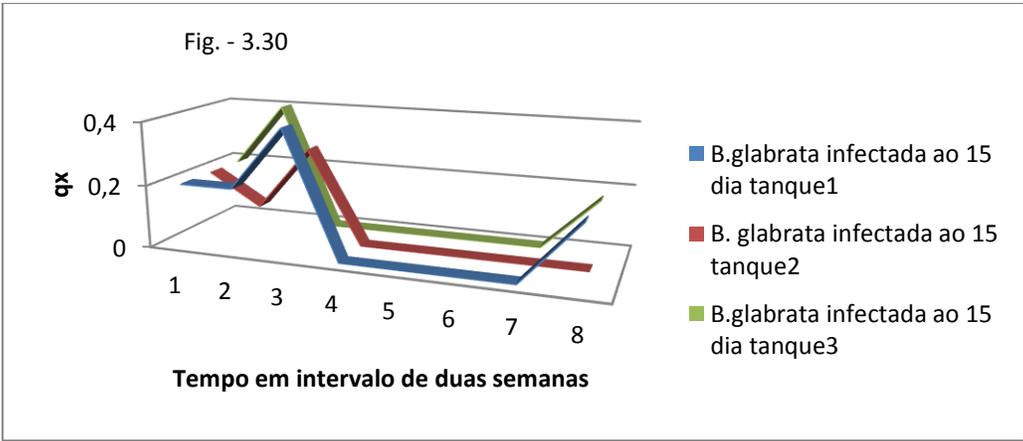
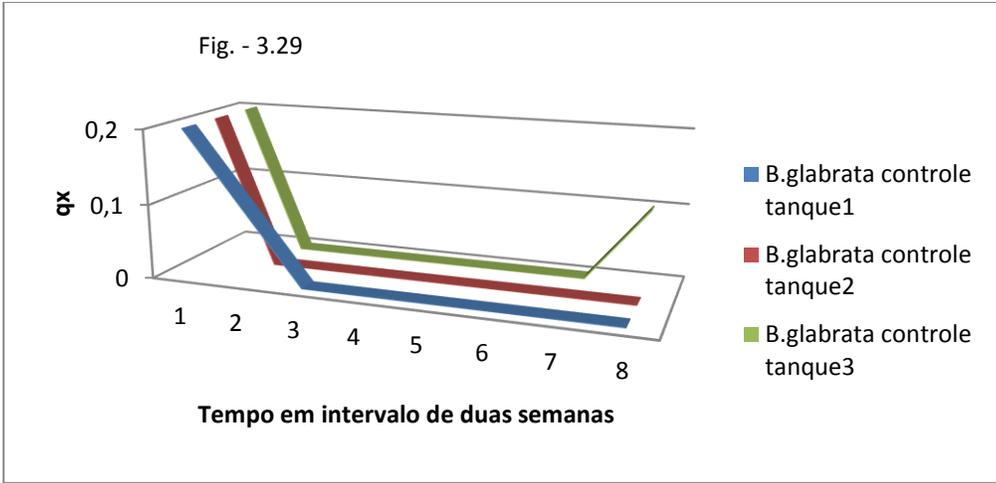


Fig. 3.29 a 3.31 - Valores de taxa de mortalidade “qx” em *B. glabrata* – grupos de controle e infectados 15 ou 45 dias após a eclosão (3 grupos réplicas para cada tratamento).

3.3 – Experimento III

Os números de caramujos infectados e sobreviventes expostos à infecção nos dias 15 e 45 podem ser visto nas Tabelas 3.5 e 3.6, nos quais se pode notar que a infecção resultou em mortalidade entre os caramujos de acordo com o tratamento, uma vez que a mortalidade só ocorreu no grupo de controle após o 6º período de duas semanas. Mais uma vez, em todos os grupos, caramujos infectados da cepa suscetível de *B. straminea* eliminaram cercárias apenas durante alguns dias. Durante os experimentos, nenhuma cepa resistente foi infectada.

Tabela 3.5 – A tabela mostra o número que sobreviventes e o número de caramujos infectados por miracídios de *S. mansoni* ao 15º dia após eclosão.

Idade dos moluscos em intervalo de duas semanas	BsR3 A		Bs sus A		Bt A		Bg A		Bs R3+ Bt		BsR3+ Bg		Bs sus+ Bt		Bs sus + Bg		Bt+ Bg		
	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	
1	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
2	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
3	10		10		10		8	1	5	5	5	4	5	5	5	5	5	5	5
	10		10		10	1	10		5	5	5	4	5	5	5	4	4	4	5
4	9		10	1	10	3	8	3	4	5	2	4	4	2	4	5	2	5	1
	8		10		10	2	10	4	4	5	1	5	3	4	5	2	5	4	3
5	8		9		10	3	8	3	4	5	2	4	4	2	4	5	2	5	4
	8		7		9	2	10	4	4	4	1	5	3	4	5	2	4	4	3
6	8		9		9	2	8	3	4	4	1	4	4	2	4	4	1	5	5
	8		7		9	2	10	4	4	4	1	5	3	4	4	1	4	4	3
7	8		9		9	1	8	3	4	4	1	4	4	2	4	4	1	5	4
	8		7		9	2	9	3	4	4	1	5	3	4	4	1	4	4	3
8	8		9		9	1	8	3	4	4	1	4	4	2	4	4	1	5	4
	7		7		9	2	9	3	4	4	1	5	3	4	4	1	4	4	3

S. Número de caramujos vivos.

I. Número de caramujos infectados

BsR3, *B. straminea* R3; Bs sus, *B. straminea* suscetível; Bt, *B. tenagophila*; Bg, *B. glabrata*.

A. Amostras mantidas individualmente

+ Amostras mantidas em combinação

Tabela 3.6 – A tabela mostra o número que sobreviventes e número de caramujos infectados por miracídeos de *S. mansoni* ao 45º dia após eclosão.

Idade dos moluscos em intervalo de duas semanas	BsR3 A		Bs sus A		Bt A		Bg A		Bs R3+ Bt		BsR3+ Bg		Bs sus+ Bt		Bs sus + Bg		Bt+ Bg								
	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I	S	I					
1	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
2	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
3	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
	10		10		10		10		5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5					
4	10		10		10		10		5	5	4	4	5	5	5	4	5	4	5	4					
	8		10		10		10		5	5	5	4	5	4	3	4	5	3	5	3					
5	9		10	I	10	2	9	4	4	5	2	4	4	2	5	1	5	2	5	4	2	5	1	4	2
	8		7		10	3	8	5	5	5	1	5	4	3	5	1	4	1	3	1	4	1	5	2	3
6	9		10	I	10	2	9	4	4	5	2	4	4	2	5	2	5	4	2	5	1	4	2	4	2
	8		7		9	2	8	5	4	5	1	5	4	3	5	4	1	3	4	2	5	1	3	2	2
7	9		10		9	1	9	4	4	5	2	4	4	2	4	5	2	5	4	2	4	4	4	2	2
	8		7		9	2	8	5	4	5	1	5	4	3	5	4	1	3	4	2	5	1	3	2	2
8	8		9		9	1	9	4	4	5	1	4	4	2	4	5	2	5	4	2	4	4	4	2	2
	7		7		9	2	8	5	4	4	4	4	4	3	5	4	1	2	4	2	5	1	2	2	2

S. Número de caramujos vivos.

I. Número de caramujos infectados

BsR3, *B. straminea* R3; Bs sus, *B. straminea* suscetível; Bt, *B. tenagophila*; Bg, *B. glabrata*.

A Amostras mantidas individualmente

+ Amostras mantidas em combinação

Tabelas de vida foram elaboradas para as quatro espécies/cepas levando-se em consideração os três tratamentos, ou seja, um grupo não exposto (controle), um grupo infectado em que os caramujos foram submetidos à infecção quando tinham 15 dias de idade e outro grupo infectado aos 45 dias de idade. Estimativas de sucesso reprodutivo calculadas a partir da tabela de vida estão resumidas na Tabela 3.7.

Tabela 3.7 – Resumo das estimativas de parâmetros reprodutivos for para cada espécie/cepa de *Biomphalaria* estudada no experimento III.

Moluscos	Parametros Reprodutivos								
	Ro	r	G	Ro	r	G	Ro	r	G
	Controle			Tratamento			Infectado ao 45 dia		
				Infectado ao 15 dia					
<i>B. straminea</i> R3	575.35	1.336	4.7	543.03	1.32	4.7	566.46	1.348	4.6
	520.99	1.302	4.8	547.56	1.301	4.8	569.51	1.316	4.8
<i>B. straminea</i> (sus)	557.06	1.29	4.8	522.58	1.265	4.9	558.43	1.295	4.8
	549.87	1.306	4.8	475.19	1.252	4.9	521.47	1.326	4.7
<i>B. tenagophila</i>	489.46	1.274	4.8	379.26	1.146	5.1	391.14	1.221	4.9
	475.15	1.262	4.8	370.74	1.199	4.9	386.71	1.156	5.1
<i>B. glabrata</i>	388.05	1.228	4.8	58.99	0.556	7.3	86.19	0.983	4.5
	420.42	1.241	4.8	46.65	0.517	7.4	80.31	0.988	4.4
<i>B. straminea</i> R3	578.05	1.313	4.8	510.1	1.285	4.8	607.67	1.344	4.7
+	616.03	1.328	4.8	568.82	1.268	5	574.56	1.33	4.7
<i>B. tenagophila</i>	436.12	1.213	5	315.22	1.013	5.6	321.74	1.17	4.9
	422.41	1.238	4.8	308.03	1.074	5.3	330.43	1.114	5.2
<i>B. straminea</i> R3	571.25	1.31	4.8	568.47	1.302	4.8	553.66	1.289	4.8
+	521.08	1.29	4.8	593.73	1.307	4.8	572.47	1.291	4.9
<i>B. glabrata</i>	386.59	1.185	5	32.63	0.501	6.9	72.37	1.005	4.2
	369.31	1.187	4.9	32.63	0.469	7.4	65.42	1.047	3.9
<i>B. straminea</i> (su)	604.1	1.305	4.9	572.14	1.294	4.9	567.01	1.277	4.9
+	552.82	1.308	4.8	535.56	1.24	5	565.47	1.306	4.8
<i>B. tenagophila</i>	394.15	1.205	4.9	333.61	1.106	5.2	325.42	1.156	5
	400	1.191	5	291.97	1.004	5.6	323.08	1.158	4.9
<i>B. straminea</i> (sus)	528.21	1.309	4.7	547.18	1.231	5.1	599.83	1.291	4.9
+	586.84	1.302	4.8	573.33	1.301	4.8	430.26	1.245	4.8
<i>B. glabrata</i>	169.01	0.988	5.1	26.01	0.44	7.4	55.73	1.012	3.9
	372.37	1.212	4.8	24.55	0.442	7.2	69.46	1.018	4.1
<i>B. tenagophila</i>	453.68	1.236	4.9	320.4	1.041	5.5	301.84	1.182	4.8
+	441.64	1.239	4.9	276.09	1.031	5.4	337.12	1.168	4.9
<i>B. glabrata</i>	357.07	1.193	4.9	32.75	0.473	7.6	83.84	1.07	4.1
	351.67	1.2031	4.8	33.38	0.455	7.6	51.51	1.018	3.8

Comparando-se os grupos dentro de cada espécie, as cepas resistente e suscetível de *B. straminea* apresentaram os valores mais altos de “ R_0 ” para o grupo de controle não exposto e para os grupos exposto a *S. mansoni* nos dias 15 e 45 após a eclosão. O mesmo pode ser observado quando os caramujos são mantidos isolados ou em combinações. Infecção reduziu os valores de “ R_0 ” em *B. tenagophila* em comparação como o grupo não infectado (controle). Não houve diferença significativa para os valores de “ R_0 ” nas populações de *B. tenagophila* exposto a infecção quando mantidas isoladas ou em combinações. A infecção diminuiu significativamente

os valores de “ R_0 ” em *B. glabrata*, ainda que não houvesse diferença na comparação entre as populações isoladas ou em combinações.

Usando-se a taxa intrínseca de crescimento populacional natural como medida de sucesso dá origem a conclusões bastante semelhantes. Os resultados obtidos sugerem que o parasita teve efeito negativo sobre as espécies *B. tenagophila* e *B. glabrata* quanto mantidas em populações isoladas ou em combinações.

Várias análises estatísticas foram efetuadas de acordo com o tratamento, ou seja, grupo não exposto, grupo infectado no dia 15 e no dia 45 após eclosão, para todas as populações, mantidas isoladas ou em combinações.

Houve diferença significativa entre os valores de “ R_0 ” ($F_{11,12df} = 185,51$; $P \leq 0,001$). A comparação das diferenças entre as médias de “ R_0 ” para todas as espécies/infecção, quando os caramujos são mantidos individualmente ($LSD = 46,48$; $P = 0,05$) podem ser vistos na Tabela 3.8. Pode ser visto que a infecção não teve efeito sobre *B. straminea* resistente, mas teve influência significativa sobre *B. straminea* suscetível infectado no dia 15 após eclosão. Os valores de “ R_0 ” em *B. tenagophila* foram deprimidos pela imposição da infecção nos dias 15 e 45 após a eclosão. O efeito da infecção fica bastante expressivo, no cálculo das estimativas de “ R_0 ” em *B. glabrata*.

Tabela 3.8 – Comparação entre os valores estimados para “Ro” de todas as populações, quando os caramujos são mantidos em grupos de uma mesma espécie (Valores significativos em itálico). (LSD = 46.48; P = 0.05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10	x1-x11	x1-x12
Cont.	-5.29	65.87	143.87	2.87	49.28	173.17	495.35	-19.81	8.22	159.25	464.93
x1=548.17											
B.s sus		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2-x10	x2-x11	x2-x12
Cont.		71.16	149.23	8.16	54.57	178.46	500.64	-14.52	13.51	164.54	470.22
x2=553.46											
B.t			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3-x10	x3-x11	x3-x12
Cont.			78.07	-63.00	-16.50	107.30	429.48	-85.68	-57.65	93.38	399.06
x3=482.30											
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4-x10	x4-x11	x4-x12
Cont.				-141.07	-94.66	29.23	351.41	-163.75	-135.72	15.31	320.99
x4=404.23											
B.s R3					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5-x10	x5-x11	x5-x12
Infec ao 15ºdia					46.41	170.30	492.48	-22.68	5.35	156.38	462.06
x5=545.30											
B.s sus						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6-x10	x6-x11	x6-x12
Infec ao 15ºdia						123.89	446.07	-69.09	-41.06	109.97	415.65
x6=498.89											
B.t							x7 - x8	x7 - x9	x7-x10	x7-x11	x7-x12
Infec ao 15ºdia							322.18	-192.98	-164.95	-13.92	291.76
x7=375.00											
B.g								x8 - x9	x8-x10	x8-x11	x8-x12
Infec ao 15ºdia								-515.16	-487.13	-336.10	-30.42
x8=52.82											
B.s R3									x9-x10	x9-x11	x9-x12
Infec ao 45ºdia									28.03	179.06	484.74
x9=576.98											
B.s sus										x10-x12	x10-x12
Infec ao 45ºdia										151.03	456.71
x10=539.95											
B.t											x11-x12
Infec ao 45ºdia											305.68
x11=384.44											
B.g											
Infec ao 45ºdia											
x12=68.47											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus, 3= B.t etc.).

Comparação entre valores de “R₀” de caramujos não expostos em mantidos em populações mistas, novamente as cepas resistente e susceptível de *B. straminea*, apresentaram os

mais altos valores de “R₀”. *B. tenagophila* apresentou estimativas um pouco melhores na taxa reprodutiva líquida que *B. glabrata*.

A Tabela 3.9, mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todas as espécies não expostas em cepas misturadas (F_{9,10} = 9,25; P = 0,001).

Tabela 3.9 – Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas populações em que os caramujos são mantidos em combinação – grupo de controle (Valores significativos em itálico) (LSD = 130,62; P = 0,05).

Populações	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3	x1 - x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 - x10
CC ¹	<i>167.77</i>	50.87	<i>219.09</i>	18.58	<i>199.96</i>	19.51	<i>326.95</i>	<i>149.38</i>	<i>242.67</i>
x1=597.04									
B.t		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2 - x10
CC ¹		<i>-116.90</i>	50.32	<i>-149.11</i>	32.19	<i>-148.26</i>	<i>158.59</i>	-18.39	74.90
x2=429.27									
B.s R3			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3 - x10
CC ²			<i>168.22</i>	<i>-32.29</i>	<i>149.11</i>	<i>-31.36</i>	<i>275.42</i>	98.51	<i>191.80</i>
x3=546.17									
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4 - x10
CC ²				<i>-200.13</i>	-19.13	<i>-199.58</i>	107.26	-69.71	23.58
x4=377.95									
B.s sus					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5 - x10
CC ¹					<i>181.38</i>	0.93	<i>307.77</i>	<i>130.80</i>	<i>224.09</i>
x5=578.46									
B.t						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6 - x10
CC ¹						<i>-180.45</i>	126.39	-50.58	-42.71
x6=397.08									
B.s sus							x7 - x8	x7 - x9	x7 - x10
CC ²							<i>306.84</i>	129.87	<i>223.16</i>
x7=577.53									
B.g								x8 - x9	x8 - x10
CC ²								<i>-206.97</i>	-83.68
x8=270.69									
B.t									x9 - x10
CC ³									93.29
x9=447.66									
B.g									
CC ³									
x10=354.37									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3 = B.s R3 etc.).

CC¹ controle combinado entre B.s R3 ou B.s sus com B.t; CC² controle combinado entre B.s R3 ou B.s sus com B.g; CC³ controle combinado entre B.t e B.g.

A Tabela 3.10 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todos os caramujos expostos a infecção ao 15º dia após eclosão em populações misturadas (F_{9,10} = 216,77; P = 0,001).

Mais uma vez, a comparação entre valores de “R₀” para caramujos expostos no 15º dia após a eclosão, nas populações mantidas em combinação, mostra que *B. straminea*, nas cepas resistente e suscetível, tiveram os valores mais altos de “R₀”. *B. tenagophila* teve melhores estimativas de taxa reprodutiva líquida que *B. glabrata*.

Tabela 3.10 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas populações em que os caramujos são mantidos em combinação – e infectados ao 15º dia (Valores significativos em itálico> (LSD = 56.83; P = 0.05).

Populações	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10
C ¹ 15	227.83	41.64	<i>506.83</i>	-41.64	226.67	-20.80	<i>514.18</i>	<i>241.22</i>	<i>459.93</i>
x1=539.46									
B.t		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2- x10
C ¹ 15		-269.47	<i>279.00</i>	-242.22	-1.16	-248.63	<i>286.35</i>	13.29	<i>278.56</i>
x2=311.63									
B.s R3			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3- x10
C ² 15			<i>548.47</i>	<i>27.25</i>	<i>268.31</i>	20.84	<i>555.82</i>	<i>282.86</i>	<i>548.03</i>
x3=581.10									
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4- x10
C ² 15				-521.18	-280.16	-527.63	7.35	-265.61	-0.44
x4=32.63									
B.s sus					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5- x10
C ¹ 15					<i>241.06</i>	-6.41	<i>528.57</i>	<i>255.61</i>	<i>520.78</i>
x5=553.85									
B.t						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6- x10
C ¹ 15						-247.47	<i>287.51</i>	14.55	<i>279.72</i>
x6=312.79									
B.s sus							x7 - x8	x7 - x9	x7- x10
C ² 15							<i>534.98</i>	<i>262.01</i>	<i>527.19</i>
x7=560.26									
B.g								x8 - x9	x8- x10
C ² 15								-272.96	-7.79
x8=25.28									
B.t									x9- x10
C ³ 15									<i>265.17</i>
x9=319.48									
B.g									
C ³ 15									
x10=33.07									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3= B.s R3 etc.).

C¹15 - infectado ao 15º dia em combinação entre B.s R3 ou B.s sus com B.t; C²15 - infectado ao 15º dia em combinação entre B.s R3 ou B.s sus com B.g; C³15 - infectado ao 15º dia em combinação entre B.t e B.g.

Estimativas de valores de “R₀” para os experimentos nos quais os caramujos foram infectados ao 45º dia após a eclosão demonstram quase exatamente os mesmos padrões observados quando os caramujos foram infectados no dia 15.

A Tabela 3.11 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todos os caramujos expostos a infecção ao 45º dia eclosão em populações mistas (F_{9,10} = 56,90; P = 0,001).

Tabela 3.11 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas amostras em que os caramujos são mantidos em combinação – e infectados ao 45º dia (Valores significativos em itálico) (LSD = 103,69; P = 0,05).

Populações	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10
C ¹ 45	<i>265.03</i>	28.05	<i>522.21</i>	24.87	<i>266.86</i>	76.06	<i>528.51</i>	<i>271.63</i>	<i>523.44</i>
x1=591.11									
B.t		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2- x10
C ¹ 45		<i>236.98</i>	<i>257.18</i>	<i>-240.16</i>	1.83	<i>-188.97</i>	<i>263.48</i>	6.6	<i>258.41</i>
x2=429.27									
B.s R3			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3- x10
C ² 45			<i>494.16</i>	-3.18	<i>238.81</i>	48.01	<i>500.46</i>	<i>243.58</i>	<i>495.39</i>
x3=563.06									
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4- x10
C ² 45				<i>-497.34</i>	<i>255.35</i>	<i>-446.15</i>	6.3	<i>-250.58</i>	1.23
x4=68.90									
B.s sus					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5- x10
C ¹ 45					<i>241.99</i>	51.19	<i>503.64</i>	<i>246.76</i>	<i>498.57</i>
x5=566.24									
B.t						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6- x10
C ¹ 45						<i>-190.80</i>	261.65	4.77	<i>256.58</i>
x6=324.25									
B.s sus							x7 - x8	x7 - x9	x7- x10
C ² 45							<i>452.45</i>	<i>195.57</i>	<i>447.38</i>
x7=515.05									
B.g								x8 -x9	x8- x10
C ² 45								<i>-256.88</i>	-5.07
x8=62.60									
B.t									x9- x10
C ³ 45									<i>251.81</i>
x9=319.48									
B.g									
C ³ 45									
x10=67.67									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3 = B.s R3 etc.).

C¹45 - infectado no dia 45 em combinação entre B.sR3 ou B.s sus com B.t; C²45 - infectado no dia 45 em combinação entre B.s R3 ou B.s sus com B.g; C³45 - infectado no dia 45 em combinação entre B.t e B.g.

Estimativas de valores de “R₀” para *B. straminea* resistente não apresentam diferenças estatísticas entre os valores médios.

A Tabela 3.12 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todas as populações de *B. straminea* resistente, de acordo com o tratamento e combinação (F_{8,9} = 1,32 ; P = 0,001).

Tabela 3.12 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas amostras de *B. straminea* R3 (Valores significativos em itálico) (LSD = 68,12; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*							
	2	3	4	5	6	7	8	9
B.s R3 CA	x1 -x2 -48.87	x1 - x3 2.00	x1 - x4 2.87	x1 - x5 8.71	x1 - x6 -32.93	x1 - x7 -19.81	x1 - x8 -42.94	x1 - x9 -14.89
x1=548.17 B.s R3 CC ¹		x2 - x3 50.87	x2 - x4 53.74	x2 - x5 57.58	x2 - x6 15.94	x2 - x7 29.06	x2 - x8 5.93	x2 - x9 33.98
x2=597.04 B.s R3 CC ²			x3 - x4 0.87	x3 - x5 6.71	x3 - x6 -34.93	x3 - x7 -21.81	x3 - x8 -44.94	x3 - x9 -16.89
x3=546.17 B.s R3 A Infec ao 15 ^o dia				x4 - x5 5.84	x4 - x6 -35.80	x4 - x7 -22.68	x4 - x8 -45.81	x4 - x9 -17.76
x4=545.30 B.s R3 C ¹ Infec ao 15 ^o dia					x5 - x6 -41.64	x5 - x7 -28.22	x5 - x8 -51.65	x5 - x9 -23.57
x5=539.46 B.s R3 C ² Infec ao 15 ^o dia						x6 - x7 13.12	x6 - x8 -10.01	x6 - x9 18.04
x6=581.10 B.s R3 A Infec ao 45 ^o dia							x7 - x8 -23.13	x7 - x9 4.92
x7=567.98 B.s R3 C ¹ Infec ao 45 ^o dia								x8 - x9 28.05
x8=591.11 B.s R3 C ² Infec ao 45 ^o dia								
x9=563.06								

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s R3 CC¹, 3 = B.s R3 CC² etc.). CA controle com uma única população; CC¹ controle combinado com B.t; CC² controle combinado com B.g; A uma única população

Estimativas de valores de “R₀” para *B. straminea* susceptível não apresentam diferenças estatísticas entre os valores médios.

A Tabela 3.13 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todas as cepas de *B. straminea* susceptível, de acordo com o tratamento e combinação (F_{8,9} = 0,57 ; P = 0,001).

Tabela 3.13 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas amostras de *B. straminea* susceptível (Valores significativos em itálico) (LSD = 127,76; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as medias *							
	2	3	4	5	6	7	8	9
B.s sus CA x1=553.46	x1 -x2 -25.00	x1 - x3 -4.07	x1 - x4 54.57	x1 - x5 -0.39	x1 - x6 -6.80	x1 - x7 13.51	x1 - x8 -12.78	x1 - x9 38.41
B.s sus CC ¹ x2=578.46		x2 - x3 20.93	x2 - x4 79.57	x2 - x5 24.61	x2 - x6 18.20	x2 - x7 38.51	x2 - x8 12.22	x2 - x9 63.41
B.s sus CC ² x3=546.17			x3 - x4 58.64	x3 - x5 3.68	x3 - x6 -2.73	x3 - x7 17.58	x3 - x8 -8.71	x3 - x9 42.48
B.s sus A infec no 15ºdia x4=498.89				x4 - x5 -54.96	x4 - x6 -61.37	x4 - x7 -41.06	x4 - x8 -67.35	x4 - x9 -16.16
B.s sus C ¹ infec no 15ºdia x5=553.85					x5 - x6 -6.41	x5 - x7 13.90	x5 - x8 -12.39	x5 - x9 38.80
B.s sus C ² Infec no 15ºdia x6=560.26						x6 -x7 20.31	x6 - x8 -5.98	x6 - x9 45.21
B.s sus A Infec no 45ºdia x7=539.95							x7 - x8 -26.29	x7 - x9 24.90
B.s sus C ¹ Infec no 45ºdia x8=566.24								x8 - x9 51.19
B.s sus C ² Infec no 45ºdia x9=515.05								

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus CC¹, 3= B.s sus CC² etc...). CA controle com uma única população; CC¹ controle combinado com B.t; CC² controle combinado com B.g; A uma única população.

As estimativas de valores de “R₀” para *B. tenagophila* apresentou diferença estatística entre os valores médios. O grupo não exposto mantido em uma única população teve os valores mais altos de “R₀”,contudo observa-se diferença significativa entre os grupos mantidos

isoladamente e os grupos mantidos em combinações com *B. straminea* cepas resistente e susceptível.

A Tabela 3.14 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para os conjuntos de *B. tenagophila*, de acordo com o tratamento e combinação (F_{11,12} = 31,64 ; P = 0,001).

Tabela 3.14 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas populações de *B. tenagophila* (Valores significativos em itálico) (LSD = 38,91; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.t CA x1=482.30	x1 - x2 <i>53.03</i>	x1 - x3 <i>85.03</i>	x1 - x4 34.64	x1 - x5 <i>107.32</i>	x1 - x6 <i>170.67</i>	x1 - x7 <i>169.51</i>	x1 - x8 <i>184.06</i>	x1 - x9 <i>93.38</i>	x1 - x10 <i>156.22</i>	x1 - x11 <i>158.05</i>	x1 - x12 <i>162.82</i>
B.t CC ¹ x2=429.27		x2 - x3 <i>32.19</i>	x2 - x4 <i>-18.39</i>	x2 - x5 <i>54.29</i>	x2 - x6 <i>117.64</i>	x2 - x7 <i>116.48</i>	x2 - x8 <i>131.03</i>	x2 - x9 <i>40.35</i>	x2 - x10 <i>103.19</i>	x2 - x11 <i>105.19</i>	x2 - x12 <i>109.79</i>
B.t CC ² x3=397.08			x3 - x4 <i>-50.58</i>	x3 - x5 22.10	x3 - x6 <i>85.45</i>	x3 - x7 <i>84.29</i>	x3 - x8 <i>98.84</i>	x3 - x9 8.16	x3 - x10 <i>71.00</i>	x3 - x11 <i>72.83</i>	x3 - x12 <i>77.60</i>
B.t CC ³ x4=447.66				x4 - x5 <i>72.68</i>	x4 - x6 <i>136.03</i>	x4 - x7 <i>134.87</i>	x4 - x8 <i>149.42</i>	x4 - x9 <i>58.74</i>	x4 - x10 <i>121.58</i>	x4 - x11 <i>123.41</i>	x4 - x12 <i>128.18</i>
B.t A Infec no 15º dia x5=374.98					x5 - x6 <i>63.35</i>	x5 - x7 <i>62.19</i>	x5 - x8 <i>76.74</i>	x5 - x9 <i>-13.94</i>	x5 - x10 <i>48.90</i>	x5 - x11 <i>50.73</i>	x5 - x12 <i>55.50</i>
B.t CC ¹ Infec no 15º dia x6=311.63						x6 - x7 <i>-1.16</i>	x6 - x8 13.02	x6 - x9 <i>-77.66</i>	x6 - x10 <i>-14.45</i>	x6 - x11 <i>-12.62</i>	x6 - x12 <i>-7.85</i>
B.t C ² Infec no 15º dia x7=312.79							x7 - x8 <i>14.55</i>	x7 - x9 <i>-76.13</i>	x7 - x10 <i>-13.29</i>	x7 - x11 <i>-11.46</i>	x7 - x12 <i>-6.69</i>
B.t C ³ Infec no 15º dia x8=298.24								x8 - x9 <i>-90.68</i>	x8 - x10 <i>-27.84</i>	x8 - x11 <i>-26.01</i>	x8 - x12 <i>-21.24</i>
B.t A Infect no 45º dia x9=388.92									x9 - x10 <i>62.84</i>	x9 - x11 <i>64.67</i>	x9 - x12 <i>69.44</i>
B.t C ¹ Infec no 45º dia x10=326.08										x10 - x12 <i>1.83</i>	x10 - x12 <i>6.6</i>
B.t C ² Infec no 45º dia x11=324.25											x11 - x12 <i>4.77</i>
B.t C ³ Infec no 45º dia x12=319.48											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t CC¹, 3 = B.t CC² etc...).
CA controle com uma única população; C controle; C¹ controle combinado com B.s R3 ou B.sus; C² combinado com B.g

As estimativas de valores de “R₀” para *B. glabrata* apresentou diferença estatística entre os valores médios. O grupo não exposto mantido em isolado teve os valores mais altos de “R₀”, por outro lado, não houve diferença significativa entre caramujos não expostos a infecção que foi mantida em combinações. Com relação aos caramujos expostos a infecção por miracídeos de *S. mansoni*, os resultados demonstram que a infecção teve importante efeito negativo sobre o sucesso reprodutivo de caramujos mantidos em populações isoladas e em combinações.

A Tabela 3.15 mostra a comparação das diferenças entre as médias de “R₀” para todos os conjuntos de *B. glabrata*, de acordo com o tratamento e combinação ($F_{11,12} = 24,75$; $P = 0,001$).

Tabela 3.15 - Comparação de todas as médias de valores “R₀” nas populações de *B. glabrata* (Valores significativos em *itálico*) (LSD = 108,03; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.g CA x1=404.23	x1 -x2 26.28	x1 - x3 <i>113.54</i>	x1 - x4 49.86	x1 - x5 <i>351.60</i>	x1 - x6 <i>371.60</i>	x1 - x7 <i>378.95</i>	x1 - x8 <i>371.16</i>	x1 - x9 320.98	x1 -x10 <i>335.63</i>	x1-x11 <i>341.63</i>	x1-x12 <i>336.56</i>
B.g CC ¹ x2=377.95		x2 - x3 107.26	x2 - x4 23.58	x2 - x5 <i>325.13</i>	x2 - x6 <i>345.32</i>	x2 - x7 <i>352.67</i>	x2 - x8 <i>344.88</i>	x2 - x9 <i>294.70</i>	x2-x10 <i>309.05</i>	x2-x11 <i>315.35</i>	x2-x12 <i>310.28</i>
B.g CC ² x3=270.69			x3 - x4 <i>-83.68</i>	x3 - x5 <i>271.87</i>	x3 - x6 <i>238.06</i>	x3 - x7 <i>245.41</i>	x3 - x8 <i>237.62</i>	x3 - x9 <i>187.44</i>	x3-x10 <i>201.79</i>	x3-x11 <i>208.09</i>	x3-x12 <i>203.02</i>
B.g CC ³ x4=354.37				x4 - x5 <i>301.55</i>	x4 - x6 <i>321.74</i>	x4 - x7 <i>329.09</i>	x4 - x8 <i>321.30</i>	x4 - x9 <i>271.12</i>	x4-x10 <i>285.47</i>	x4-x11 <i>291.77</i>	x4-x12 <i>286.70</i>
B.g A Infec no 15ºdia x5=52.82					x5 - x6 20.19	x5 - x7 27.35	x5 - x8 19.75	x5 - x9 -30.43	x5-x10 -16.08	x5-x11 -9.78	x5-x12 -14.85
B.g CC ¹ Infec no 15ºdia x6=32.63						x6 -x7 7.35	x6 - x8 -0.44	x6 - x9 -50.62	x6-x10 -36.27	x6-x11 -29.97	x6-x12 -14.85
B.g C ² Infec no 15ºdia x7=25.28							x7 - x8 -7.79	x7 - x9 -57.97	x7-x10 -43.62	x7-x11 -37.32	x7-x12 -42.39
B.g C ³ Infec no 15ºdia x8=33.07								x8 - x9 -50.18	x8-x10 -35.83	x8-x11 -29.53	x8-x12 -34.60
B.g A Infec no 45ºdia x9=83.25									x9-x10 <i>14.35</i>	x9-x11 <i>20.65</i>	x9-x12 <i>15.58</i>
B.g C ¹ Infec no 45ºdia x10=68.90										x10-x12 6.30	x10-x12 1.23
B.g C ² infected at day 45 x11=62.90											x11-x12 -4.77
B.g C ³ Infec no 45ºdia x12=67.67											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.g CC¹, 3= B.g CC² etc.).

CA controle em uma única população; C controle; C¹ controle combinado com B.s R3 ou B.sus; C² combinado com B.t

Usando-se a taxa intrínseca de crescimento populacional natural como medida de sucesso, neste experimento, é mais interessante do que as análises realizadas apenas com bases no crescimento populacional, uma vez que, as estimativas dos parâmetros de “r” refletem o efeito das condições ambientais, neste caso, representados pela exposição à infecção e o agrupamento das espécies estudadas ou os atributos individuais da capacidade de crescimento da população.

Os resultados observados para *B. straminea* resistente mantida individualmente ou em combinação apresentaram os mais altos valores de “r”. Infecção não reduziu os valores “r” de *B. straminea* susceptível. A presença do parasita reduziu as estimativas de “r” em *B. tenagophila* em populações exclusivas e em combinações. Infecção também teve efeito dramático na redução de valores de “r” em *B. glabrata*.

Não foi observada nenhuma consequência do agrupamento das espécies nos valores estimados para “r”, em *B. straminea* em ambas as cepas. *B. tenagophila*, apresentou diferença significativa no grupo em que a infecção ocorreu no 15º dia após a eclosão, quando comparado a população que recebeu o mesmo tratamento e foram mantidas em populações mistas. *B. glabrata*, não mostrou qualquer possível resultado significativo em decorrência da combinação com outras espécies.

As Tabelas 3.16 a 3.23 mostram as médias estimativas dos valores de “r” para todas as populações estudadas, segundo tempo de infecção, antes e após a maturidade sexual e combinações (mantidos individualmente e em populações mistas).

Tabela 3.16 - Comparação entre os valores estimados para “r” de todas as populações, quando os caramujos são mantidos em grupos de uma mesma espécie (Valores significativos em itálico). (LSD = 0,062; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10	x1-x11	x1-x12
Cont.	0.021	0.050	0.059	0.006	0.062	<i>0.186</i>	<i>0.783</i>	-0.013	0.009	<i>0.132</i>	<i>0.335</i>
x1=1.319											
B.s sus		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2-x10	x2-x11	x2-x12
Cont.		0.029	0.038	-0.014	0.039	<i>0.135</i>	<i>0.732</i>	-0.063	-0.041	<i>0.082</i>	<i>0.284</i>
x2=1.298											
B.t			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3-x10	x3-x11	x3-x12
Cont.			0.009	-0.044	0.009	<i>0.135</i>	<i>0.732</i>	-0.063	0.041	<i>0.082</i>	<i>0.284</i>
x3=1.269											
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4-x10	x4-x11	x4-x12
Cont.				-0.053	0.0005	<i>0.126</i>	<i>0.723</i>	-0.072	-0.050	<i>0.073</i>	<i>0.275</i>
x4=1.260											
B.s R3					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5-x10	x5-x11	x5-x12
Infec no 15º dia					0.053	<i>0.179</i>	<i>0.776</i>	-0.019	0.002	<i>0.126</i>	<i>0.328</i>
x5=1.313											
B.s sus						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6-x10	x6-x11	x6-x12
Infec no 15º dia						<i>0.126</i>	<i>0.723</i>	-0.073	-0.051	<i>0.072</i>	<i>0.0275</i>
x6=1.259											
B.t							x7 - x8	x7 - x9	x7-x10	x7-x11	x7-x12
Infec no 15º dia							<i>0.597</i>	-0.199	-0.177	-0.055	<i>0.148</i>
x7=1.135											
B.g								x8 - x9	x8-x10	x8-x11	x8-x12
Infec no 15º dia								-0.076	-0.774	-0.650	-0.448
x8=0.536											
B.s R3									x9-x10	x9-x11	x9-x12
Infec no 45º dia									0.022	<i>0.145</i>	<i>0.348</i>
x9=1.332											
B.s sus										x10-x12	x10-x12
Infec no 45º dia										<i>0.123</i>	<i>0.326</i>
x10=1.310											
B.t											x11-x12
Infec no 45º dia											<i>0.202</i>
x11=1.187											
B.g											
Infec no 45º dia											
x12=0.984											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus, 3 = B.t etc.).

Tabela 3.17 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são mantidos em combinação – grupo de controle (Valores significativos em itálico) ($F_{9,10} = 3,86$) (LSD = 0,130; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias ⁸								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3	x1 -x2	x1 - x3	x1 - x4	x1 - x5	x1 - x6	x1 - x7	x1 - x8	x1 - x9	x1 -x10
CC ¹	0.095	0.020	<i>0.136</i>	0.014	0.122	0.015	<i>0.220</i>	0.083	<i>0.122</i>
x1=1.320									
B.t		x2 - x3	x2 - x4	x2 - x5	x2 - x6	x2 - x7	x2 - x8	x2 - x9	x2- x10
CC ¹		0.075	0.039	0.081	0.027	0.08	<i>0.125</i>	-0.012	0.027
x2=1.225									
B.s R3			x3 - x4	x3 - x5	x3 - x6	x3 - x7	x3 - x8	x3 - x9	x3- x10
CC ²			0.114	-0.006	0.102	-0.005	<i>0.200</i>	0.063	0.102
x3=1.300									
B.g				x4 - x5	x4 - x6	x4 - x7	x4 - x8	x4 - x9	x4- x10
CC ²				-0.120	-0.012	-0.119	0.086	-0.089	-0.012
x4=1.186									
B.s sus					x5 - x6	x5 - x7	x5 - x8	x5 - x9	x5- x10
CC ¹					0.108	0.001	<i>0.206</i>	0.069	0.108
x5=1.306									
B.t						x6 - x7	x6 - x8	x6 - x9	x6- x10
CC ¹						0.107	0.098	-0.039	0.000
x6=1.198									
B.s sus							x7 - x8	x7 - x9	x7- x10
CC ²							<i>0.205</i>	0.068	0.107
x7=1.305									
B.g								x8 - x9	x8- x10
CC ²								<i>-0.137</i>	-0.098
x8=1.100									
B.t									x9- x10
CC ³									0.039
x9=1.237									
B.s sus									
CC ³									
x10=1.198									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3= B.s R3 etc.).

CC¹ controle em combinação entre B.sR3 ou B.s sus com B.t; CC² controle em combinação entre B.sR3 ou B.s sus com B.g; CC³ controle em combinação entre B.t e B.g.

Tabela 3.18 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são expostos à infecção no 15º dia após eclosão (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,088; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3 C ¹ x1=1.276	x1 -x2 <i>0.227</i>	x1 - x3 -0.028	x1 - x4 <i>0.791</i>	x1 - x5 0.009	x1 - x6 <i>0.221</i>	x1 - x7 0.010	x1 - x8 <i>0.835</i>	x1 - x9 <i>0.240</i>	x1 -x10 <i>0.812</i>
B.t C ¹ x2=1.043		x2 - x3 <i>-0.261</i>	x2 - x4 <i>0.558</i>	x2 - x5 <i>-0.224</i>	x2 - x6 -0.012	x2 - x7 <i>-0.223</i>	x2 - x8 <i>0.602</i>	x2 - x9 0.007	x2-x10 <i>0.579</i>
B.s R3 C ² x3=1.304			x3 - x4 <i>0.819</i>	x3 - x5 0.037	x3 - x6 <i>0.249</i>	x3 - x7 0.038	x3 - x8 <i>0.863</i>	x3 - x9 <i>0.268</i>	x3-x10 <i>0.840</i>
B.g C ² x4=0.485				x4 - x5 <i>-0.782</i>	x4 - x6 <i>-0.570</i>	x4 - x7 <i>-0.781</i>	x4 - x8 0.044	x4 - x9 <i>-0.551</i>	x4-x10 0.021
B.s sus C ¹ x5=0.267					x5 - x6 <i>0.212</i>	x5 - x7 0.001	x5 - x8 <i>0.826</i>	x5 - x9 <i>0.231</i>	x5-x10 <i>0.803</i>
B.t C ¹ x6=1.055						x6 -x7 <i>-0.211</i>	x6 - x8 <i>0.614</i>	x6 - x9 0.019	x6-x10 <i>0.591</i>
B.s sus C ² x7=1.266							x7 - x8 <i>0.825</i>	x7 - x9 <i>0.230</i>	x7-x10 <i>0.802</i>
B.g C ² x8=0.441								x8 - x9 <i>-0.595</i>	x8-x10 -0.023
B.t C ³ x9=1.036									x9-x10 <i>0.572</i>
B.g C ³ x10=0.464									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3= B.s R3 etc.).

C¹ 15- infectado no 15º em combinação entre B.s R3 ou B.s sus com B.t; C² 15 - infectado no 15º em combinação entre B.sR3 ou B.s sus com B.g; C³ 15 - infectado no 15º em combinação entre B.t e B.g.

Tabela 3.19 - comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r”, quando os caramujos são expostos à infecção no 45º dia após eclosão (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,060; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*								
	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B.s R3 C ¹ x1=1.337	x1 - x2 <i>0.195</i>	x1 - x3 0.047	x1 - x4 <i>0.311</i>	x1 - x5 0.046	x1 - x6 <i>0.180</i>	x1 - x7 <i>0.069</i>	x1 - x8 <i>0.322</i>	x1 - x9 <i>0.162</i>	x1 - x10 <i>0.293</i>
B.t C ¹ x2=1.142		x2 - x3 <i>-0.148</i>	x2 - x4 <i>0.116</i>	x2 - x5 <i>-0.149</i>	x2 - x6 -0.015	x2 - x7 <i>-0.226</i>	x2 - x8 <i>0.127</i>	x2 - x9 -0.033	x2-x10 <i>0.098</i>
B.s R3 C ² x3=1.290			x3 - x4 <i>0.264</i>	x3 - x5 -0.001	x3 - x6 <i>0.133</i>	x3 - x7 <i>0.022</i>	x3 - x8 <i>0.275</i>	x3 - x9 <i>0.115</i>	x3-x10 <i>0.246</i>
B.g C ² x4=1.026				x4 - x5 <i>-0.265</i>	x4 - x6 <i>-0.131</i>	x4 - x7 <i>-0.242</i>	x4 - x8 0.011	x4 - x9 <i>-0.149</i>	x4-x10 0.018
B.s sus C ¹ x5=1.291					x5 - x6 <i>0.134</i>	x5 - x7 <i>0.023</i>	x5 - x8 <i>0.276</i>	x5 - x9 <i>0.116</i>	x5-x10 <i>0.247</i>
B.t C ¹ x6=1.157						x6 - x7 <i>-0.111</i>	x6 - x8 <i>0.142</i>	x6 - x9 0.018	x6-x10 <i>0.113</i>
B.s sus C ² x7=1.268							x7 - x8 <i>0.253</i>	x7 - x9 <i>0.093</i>	x7-x10 <i>0.224</i>
B.g C ² x8=1.015								x8 - x9 <i>-0.160</i>	x8-x10 <i>-0.029</i>
B.t C ³ x9=1.175									x9-x10 <i>0.131</i>
B.g C ³ x10=1.044									

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t, 3= B.s R3 etc...).

C¹ 45- infectado no 45º dia em combinação entre B.s R3 ou B.s sus com B.t; C² 45 - infectado no 45º dia em combinação entre B.sR3 ou B.s sus com B.g; C³45 - infectado no 45º dia em combinação entre B.t e B.g.

Tabela 3.20 - comparação de todas as médias estimadas para valores de “r” de *B. straminea* resistente (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,038; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*							
	2	3	4	5	6	7	8	9
B.s R3 CA x1=1.3195	x1 - x2 -0.001	x1 - x3 0.018	x1 - x4 0.006	x1 - x5 <i>0.043</i>	x1 - x6 0.015	x1 - x7 -0.013	x1 - x8 -0.017	x1 - x9 0.029
B.s R3 CC ¹ x2=1.3205		x2 - x3 0.001	x2 - x4 0.007	x2 - x5 <i>0.044</i>	x2 - x6 0.016	x2 - x7 -0.012	x2 - x8 -0.016	x2 - x9 0.030
B.s R3 CC ² x3=1.301			x3 - x4 -0.012	x3 - x5 0.0245	x3 - x6 -0.0035	x3 - x7 -0.0315	x3 - x8 -0.036	x3 - x9 0.0105
B.s R3 A Infec no 15º dia x4=1.313				x4 - x5 0.036	x4 - x6 0.008	x4 - x7 -0.019	x4 - x8 -0.024	x4 - x9 -0.022
B.s R3 C ¹ Infec no 15º dia x5=1.2765					x5 - x6 -0.028	x5 - x7 <i>-0.056</i>	x5 - x8 <i>-0.060</i>	x5 - x9 -0.014
B.s R3 C ² Infec no 15º dia x6=1.3045						x6 - x7 -0.028	x6 - x8 -0.032	x6 - x9 -0.014
B.s R3 A Infec no 45º dia x7=1.3325							x7 - x8 -0.0045	x7 - x9 <i>0.042</i>
B.s R3 C ¹ Infec no 45º dia x8=1.3370								x8 - x9 <i>0.046</i>
B.s R3 C ² Infec no 45º dia x9=1.2905								

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s R3 CC¹, 3= B.s R3 CC² etc...).
CA controle com uma única população; CC¹ controle em combinação com B.t; CC² controle em combinação com B.g;

Tabela 3.21 - Comparação de todas as médias estimadas para de valores de “r” de *B. straminea* susceptível (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,067; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias ^a							
	2	3	4	5	6	7	8	9
B.s sus CA x1=1.298	x1 - x2 -0.008	x1 - x3 0.007	x1 - x4 0.04	x1 - x5 0.031	x1 - x6 0.032	x1 - x7 -0.012	x1 - x8 0.007	x1 - x9 0.030
B.s sus CC ¹ x2=1.306		x2 - x3 0.001	x2 - x4 0.048	x2 - x5 0.031	x2 - x6 0.032	x2 - x7 -0.004	x2 - x8 0.007	x2 - x9 0.03
B.s sus CC ² x3=1.305			x3 - x4 0.047	x3 - x5 0.038	x3 - x6 0.039	x3 - x7 -0.005	x3 - x8 0.014	x3 - x9 0.037
B.s sus A Infec no 15ºdia x4=1.258				x4 - x5 -0.009	x4 - x6 -0.008	x4 - x7 -0.052	x4 - x8 -0.033	x4 - x9 -0.010
B.s sus C ¹ Infec no 15ºdia x5=1.267					x5 - x6 0.001	x5 - x7 -0.043	x5 - x8 -0.024	x5 - x9 -0.001
B.s sus C ² Infec no 15ºdia x6=1.266						x6 - x7 -0.044	x6 - x8 -0.025	x6 - x9 -0.002
B.s sus A Infec no 45ºdia x7=1.310							x7 - x8 0.019	x7 - x9 0.042
B.s sus C ¹ Infec no 45ºdia x8=1.291								x8 - x9 0.023
B.s sus C ² Infec no 45ºdia x9=1.268								

^a Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus CC¹, 3= B.s sus CC² etc.). CA controle com uma única população; CC¹ controle em combinação com B.t; CC² controle em combinação com B.g;

Tabela 3.22 - comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r” de *B. tenagophila* (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,077; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.t CA x1=1,269	x1 - x2 0.0405	x1 - x3 0.070	x1 - x4 0.030	x1 - x5 <i>0.135</i>	x1 - x6 <i>0.224</i>	x1 - x7 <i>0.213</i>	x1 - x8 <i>0.232</i>	x1 - x9 <i>0.082</i>	x1 - x10 <i>0.126</i>	x1 - x11 <i>0.111</i>	x1 - x12 <i>0.093</i>
B.t CC ¹ x2=1.228		x2 - x3 0.030	x2 - x4 -0.010	x2 - x5 <i>0.095</i>	x2 - x6 <i>0.184</i>	x2 - x7 <i>0.173</i>	x2 - x8 <i>0.192</i>	x2 - x9 0.041	x2-x10 <i>0.086</i>	x2-x11 0.071	x2-x12 0.053
B.t CC ² x3=1.198			x3 - x4 -0.04	x3 - x5 <i>0.065</i>	x3 - x6 <i>0.154</i>	x3 - x7 <i>0.143</i>	x3 - x8 <i>0.162</i>	x3 - x9 0.011	x3-x10 <i>0.056</i>	x3-x11 0.041	x3-x12 0.023
B.t CC ³ x4=1.238				x4 - x5 <i>0.105</i>	x4 - x6 <i>0.194</i>	x4 - x7 <i>0.183</i>	x4 - x8 <i>0.202</i>	x4 - x9 0.051	x4-x10 <i>0.96</i>	x4-x11 <i>0.081</i>	x4-x12 0.063
B.t A Infec no 15ºdia x5=1.113					x5 - x6 <i>0.089</i>	x5 - x7 <i>0.078</i>	x5 - x8 <i>0.097</i>	x5 - x9 -0.053	x5-x10 -0.009	x5-x11 -0.024	x5-x12 -0.042
B.t C ¹ Infec no 15ºdia x6=1.044						x6 - x7 -0.011	x6 - x8 0.008	x6 - x9 -0.142	x6-x10 -0.098	x6-x11 -0.113	x6-x12 -0.131
B.t C ² Infec no 15ºdia x7=1.055							x7 - x8 0.019	x7 - x9 -0.131	x7-x10 -0.087	x7-x11 -0.102	x7-x12 -0.12
B.t C ³ infec 15ºdia x8=1.036								x8 - x9 -0.151	x8-x10 -0.106	x8-x11 -0.121	x8-x12 -0.136
B.t A Infec no 45ºdia x9=1.187									x9-x10 0.044	x9-x11 0.029	x9-x12 0.011
B.t C ¹ Infec no 45ºdia x10=1.142										x10-x12 -0.015	x10-x12 -0.033
B.t C ² Infec no 45ºdia x11=1.157											x11-x12 -0.018
B.t C ³ Infec no 45ºdia x12=1.175											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.t CC¹ sus, 3= B.t CC² etc.).
CA controle com uma única população; CC¹ controle em combinação com B.t; CC² controle em combinação com B.g

Tabela 3.23 - Comparação de todas as médias estimadas para os valores de “r” de *B. glabrata*.
(Valores significativos em itálico) (LSD = 0,123; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias *										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.g CA x1=1,234	x1 - x2 0.048	x1 - x3 <i>0.134</i>	x1 - x4 0.036	x1 - x5 <i>0.698</i>	x1 - x6 <i>0.749</i>	x1 - x7 <i>1.189</i>	x1 - x8 <i>0.770</i>	x1 - x9 <i>0.249</i>	x1 - x10 <i>0.249</i>	x1-x11 <i>0.219</i>	x1-x12 <i>0.190</i>
B.g CC ¹ x2=1.186		x2 - x3 0.086	x2 - x4 -0.012	x2 - x5 <i>0.650</i>	x2 - x6 <i>0.701</i>	x2 - x7 <i>0.745</i>	x2 - x8 <i>0.722</i>	x2 - x9 <i>0.202</i>	x2-x10 <i>0.160</i>	x2-x11 <i>0.171</i>	x2-x12 <i>0.142</i>
B.g CC ² x3=1.100			x3 - x4 -0.098	x3 - x5 <i>0.564</i>	x3 - x6 <i>0.615</i>	x3 - x7 <i>0.659</i>	x3 - x8 <i>0.636</i>	x3 - x9 0.115	x3-x10 0.074	x3-x11 0.085	x3-x12 0.056
B.g CC ³ x4=1.198				x4 - x5 <i>0.662</i>	x4 - x6 <i>0.713</i>	x4 - x7 <i>0.757</i>	x4 - x8 <i>0.734</i>	x4 - x9 <i>0.213</i>	x4-x10 <i>0.172</i>	x4-x11 <i>0.183</i>	x4-x12 <i>0.154</i>
B.g A Infec no 15ºdia x5=0.536					x5 - x6 0.051	x5 - x7 0.095	x5 - x8 0.072	x5 - x9 <i>-0.449</i>	x5-x10 <i>-0.490</i>	x5-x11 <i>-0.479</i>	x5-x12 <i>-0.508</i>
B.g C ¹ Infec no 15ºdia x6=0.485						x6 - x7 0.044	x6 - x8 0.021	x6 - x9 <i>-0.500</i>	x6-x10 <i>-0.541</i>	x6-x11 <i>-0.530</i>	x6-x12 <i>-0.559</i>
B.g C ² Infec no 15ºdia x7=0.441							x7 - x8 <i>-0.023</i>	x7 - x9 <i>-0.544</i>	x7-x10 <i>-0.585</i>	x7-x11 <i>-0.574</i>	x7-x12 <i>-0.603</i>
B.g C ³ Infec no 15ºdia x8=0.464								x8 - x9 <i>-0.521</i>	x8-x10 <i>-0.562</i>	x8-x11 <i>-0.551</i>	x8-x12 <i>-0.580</i>
B.g A Infec no 45ºdia x9=0.985									x9-x10 0.041	x9-x11 -0.030	x9-x12 -0.059
B.g C ¹ Infec no 45ºdia x10=1.026										x10-x12 0.11	x10-x12 -0.018
B.g C ² Infec no 45ºdia x11=1.1575											x11-x12 -0.019
B.g C ³ Infec no 45ºdia x12=1.044											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.g CC¹, 3= B.g CC² etc.).
CA controle com uma única população; CC¹ controle em combinação com B.s R3 ou B.s sus; CC² controle em combinação com B.t

3.4 – Experimento IV

Para observar-se o efeito da infecção sobre as taxas de mortalidade e sobrevivência da população-alvo de caramujos e como isto poderia afetar o índice reprodutivo, os caramujos foram expostos a números diferentes de miracídios; um método menos refinado de infecção foi utilizado, infecção em massa .

Um resumo dos parâmetros reprodutivos estimados a partir das tabelas de vida é apresentado na Tabela 3.24.

Tabela 3.24 – Resumo das estimativas dos parâmetros reprodutivos para cada espécie/cepa de *Biomphalaria* estudadas no experimento IV.

Populações		Parâmetros Reprodutivos		
		R_0	r	G
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	535.470	1.3318	4.7
R3	Tanque 2	536.251	1.3327	4.6
controle	Tanque 3	531.757	1.3257	4.7
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	598.271	1.3472	4.7
Sus	Tanque 2	525.874	1.3175	4.7
controle	Tanque 3	479.046	1.298	4.8
<i>B. tenagophila</i>	Tanque 1	424.670	1.2751	4.7
controle	Tanque 2	477.606	1.2842	4.8
	Tanque 3	402.533	1.2016	4.8
<i>B. glabrata</i>	Tanque 1	310.133	1.2521	4.4
controle	Tanque 2	313.502	1.2624	4.3
	Tanque 3	270.574	1.2098	4.4
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	543.699	1.3418	4.7
R3	Tanque 2	426.190	1.2741	4.7
infec. 10	Tanque 3	510.284	1.3174	4.7
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	473.147	1.2802	4.4
Sus	Tanque 2	498.200	1.3124	4.7
infec. 10	Tanque 3	452.400	1.2754	4.6
<i>B. tenagophila</i>	Tanque 1	367.280	1.2071	4.6
infec. 10	Tanque 2	398.741	1.2217	4.6
	Tanque 3	387.290	1.2195	4.7
<i>B. glabrata</i>	Tanque 1	65.432	1.0359	4.9
infec. 10	Tanque 2	71.417	1.0815	4.6
	Tanque 3	68.570	1.0735	4.8
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	524.189	1.3281	4.7
R3	Tanque 2	548.210	1.3359	4.7
infec. 20	Tanque 3	533.175	1.3321	4.6
<i>B. straminea</i>	Tanque 1	428.210	1.2489	4.7
Sus	Tanque 2	445.378	1.2731	4.7
infec. 20	Tanque 3	480.713	1.3015	4.7
<i>B. tenagophila</i>	Tanque 1	328.756	1.1894	4.9
infec. 20	Tanque 2	314.680	1.1322	5.0
	Tanque 3	351.741	1.1974	4.9
<i>B. glabrata</i>	Tanque 1	50.327	0.7248	5.1
infec. 20	Tanque 2	48.210	0.6832	5.3
	Tanque 3	37.406	0.6159	5.4

Infec 10 = infecção com 10 miracídios; infec. 20 = infecção com 20 miracídios

Comparando os grupos dentro de cada espécie, as cepas resistente e susceptível de *B. straminea* tiveram os mais altos valores para “Ro”, tanto para o grupo controle como para os grupos que foram submetidos à infecção por 10 e 20 miracídios de *S. mansoni* no 15º dia após eclosão, ou seja antes que os moluscos tivessem atingido a maturidade sexual. A infecção reduziu os valores de “Ro” em *B. tenagophila*, quando comparado ao seu grupo controle. Novamente a infecção reduziu de modo muito importante os valores de “Ro” em *B. glabrata* quando se compara os grupos controle com os grupos que foram expostos a infecção.

Observa-se diferença significativa entre os valores de “Ro” ($F_{11,24df} = 91,90$; $P < 0,001$). A comparação das diferenças entre as médias de “Ro” para todas as combinações de espécies/infecção podem ser vistos na Tabela 3.25. É possível observar que a infecção reduziu a taxa reprodutiva líquida de *B. straminea* susceptível, sem contudo ter efeito significativo sobre a cepa resistente. Os valores de “Ro” para *B. tenagophila* foram reduzidos pela infecção em ambos os tratamentos, quando comparados ao grupo controle, em relação à comparação entre os grupos expostos a infecção, não houve diferença significativa. Mais uma vez, a infecção reduziu significativamente os valores de “Ro” de *B. glabrata*, quando comparados com o grupo controle.

Tabela 3.25 - Comparação de todas as médias para os valores de “R₀” (Valores significativos em itálico) (LSD = 74,54; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3 Cont. x1=534.49	x1 - x2 0.09	x1 - x3 99.55	x1 - x4 236.42	x1 - x5 -0.7	x1 - x6 83.06	x1 - x7 202.76	x1 - x8 489.18	x1 - x9 41.10	x1 - x10 59.91	x1-x11 150.05	x1-x12 466.02
B.s sus Cont. x2=534.40		x2 - x3 99.465	x2 - x4 236.33	x2 - x5 -0.79	x2 - x6 82.97	x2 - x7 202.67	x2 - x8 489.09	x2 - x9 41.01	x2-x10 59.82	x2-x11 149.96	x2-x12 465.93
B.t Cont.1 x3=434.94			x3 - x4 136.87	x3 - x5 100.25	x3 - x6 -16.49	x3 - x7 103.21	x3 - x8 389.63	x3 - x9 58.45	x3-x10 39.64	x3-x11 103.21	x3-x12 428.47
B.g Cont. x4=298.07				x4 - x5 -237.12	x4 - x6 -153.36	x4 - x7 -33.66	x4 - x8 252.76	x4 - x9 -195.32	x4-x10 -176.51	x4-x11 -86.37	x4-x12 229.60
B.s R3 Infec. 10 x5=493.39					x5 - x6 18.81	x5 - x7 108.95	x5 - x8 424.92	x5 - x9 -41.80	x5-x10 34.99	x5-x11 161.66	x5-x12 448.08
B.s sus Infec. 10 x6=474.58						x6 - x7 90.14	x6 - x8 406.11	x6 - x9 -60.61	x6-x10 23.15	x6-x11 142.85	x6-x12 429.27
B.t Infec. 10 x7=384.44							x7 - x8 315.97	x7 - x9 -150.75	x7-x10 -66.99	x7-x11 52.71	x7-x12 339.13
B.g Infec. 10 x8=68.47								x8 - x9 -446.72	x8-x10 -382.96	x8-x11 -263.26	x8-x12 23.16
B.s R3 Infec. 20 x9=535.19									x9-x10 83.76	x9-x11 199.46	x9-x12 499.02
B.s sus Infec. 20 x10=451.43										x10-x12 199.90	x10-x12 406.12
B.t Infec. 20 x11=331.73											x11-x12 286.42
B.g Infec. 20 x12=45.31											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus, 3= B.t etc...).
 infec. 10 = infectados com 10 miracídios; infec. 20 = infectados com 20 miracídios

A análise das estimativas da taxa intrínseca de crescimento populacional indica que houve diferença significativa entre os valores estimados para “r” das populações estudadas e são apresentados na Tabela 3.26. Os dados são consistentes com aqueles observados para os valores de “R₀” para *B. tenagophila* e *B. glabrata*. A infecção, entretanto, não afetou significativamente os valores observados para ambas as cepas de *B. straminea*.

Tabela 3.26 - Comparação das estimativas dos valores de “r” (Valores significativos em itálico)
(LSD = 0,072; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*										
	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
B.s R3 Cont. x1=1.329	x1 - x2 0.008	x1 - x3 <i>0.076</i>	x1 - x4 <i>0.088</i>	x1 - x5 0.019	x1 - x6 0.04	x1 - x7 <i>0.114</i>	x1 - x8 <i>0.266</i>	x1 - x9 -0.002	x1 - x10 0.053	x1 - x11 <i>0.157</i>	x1 - x12 <i>0.655</i>
B.s sus Cont. x2=1.320		x2 - x3 <i>0.067</i>	x2 - x4 <i>0.079</i>	x2 - x5 0.01	x2 - x6 0.031	x2 - x7 <i>0.105</i>	x2 - x8 <i>0.257</i>	x2 - x9 -0.011	x2 - x10 0.045	x2 - x11 <i>0.148</i>	x2 - x12 <i>0.646</i>
B.t Cont. x3=1.253			x3 - x4 <i>0.012</i>	x3 - x5 <i>-0.057</i>	x3 - x6 <i>-0.036</i>	x3 - x7 <i>0.038</i>	x3 - x8 <i>0.190</i>	x3 - x9 <i>-0.078</i>	x3 - x10 <i>-0.022</i>	x3 - x11 <i>0.081</i>	x3 - x12 <i>0.579</i>
B.g Cont. x4=1.241				x4 - x5 <i>-0.069</i>	x4 - x6 <i>-0.048</i>	x4 - x7 <i>0.026</i>	x4 - x8 <i>0.178</i>	x4 - x9 <i>-0.090</i>	x4 - x10 <i>-0.034</i>	x4 - x11 <i>0.069</i>	x4 - x12 <i>0.567</i>
B.s R3 Infec. 10 x5=1.310					x5 - x6 <i>0.021</i>	x5 - x7 <i>0.095</i>	x5 - x8 <i>0.247</i>	x5 - x9 <i>-0.021</i>	x5 - x10 <i>0.035</i>	x5 - x11 <i>0.138</i>	x5 - x12 <i>0.636</i>
B.s sus Infec. 10 x6=1.289						x6 - x7 <i>0.074</i>	x6 - x8 <i>0.226</i>	x6 - x9 <i>-0.042</i>	x6 - x10 <i>0.014</i>	x6 - x11 <i>0.117</i>	x6 - x12 <i>0.615</i>
B.t Infec. 10 x7=1.215							x7 - x8 <i>0.152</i>	x7 - x9 <i>-0.116</i>	x7 - x10 <i>-0.060</i>	x7 - x11 <i>0.043</i>	x7 - x12 <i>0.541</i>
B.g Infec. 10 x8=1.063								x8 - x9 <i>-0.268</i>	x8 - x10 <i>-0.212</i>	x8 - x11 <i>-0.109</i>	x8 - x12 <i>0.389</i>
B.s R3 Infec. 20 x9=0.657									x9 - x10 <i>0.056</i>	x9 - x11 <i>0.159</i>	x9 - x12 <i>0.657</i>
B.s sus Infec. 20 x10=1.275										x10 - x12 <i>0.103</i>	x10 - x12 <i>0.601</i>
B.t Infec. 20 x11=1.172											x11 - x12 <i>0.498</i>
B.g Infec. 20 x12=0.674											

* Números na linha 2 correspondem à espécie/cepa na coluna 1 (ou seja, 2 = B.s sus, 3 = B.t etc.).
infec. 10 = infectados com 10 miracídios; infec. 20 = infectados com 20 miracídios

A mortalidade, ilustrada pelas Figuras 3.32 a 61, inicialmente seguiu padrão semelhante ao do primeiro experimento, mas taxas de sobrevivência foram melhores nos grupos de controle grupos conforme o experimento progrediu. Neste experimento, a taxa de infecção de observada para *B. straminea* variou entre 7% e 12%, *B. tenagophila* entre 20% a 30% e para *B. glabrata* entre 70% a 80%.

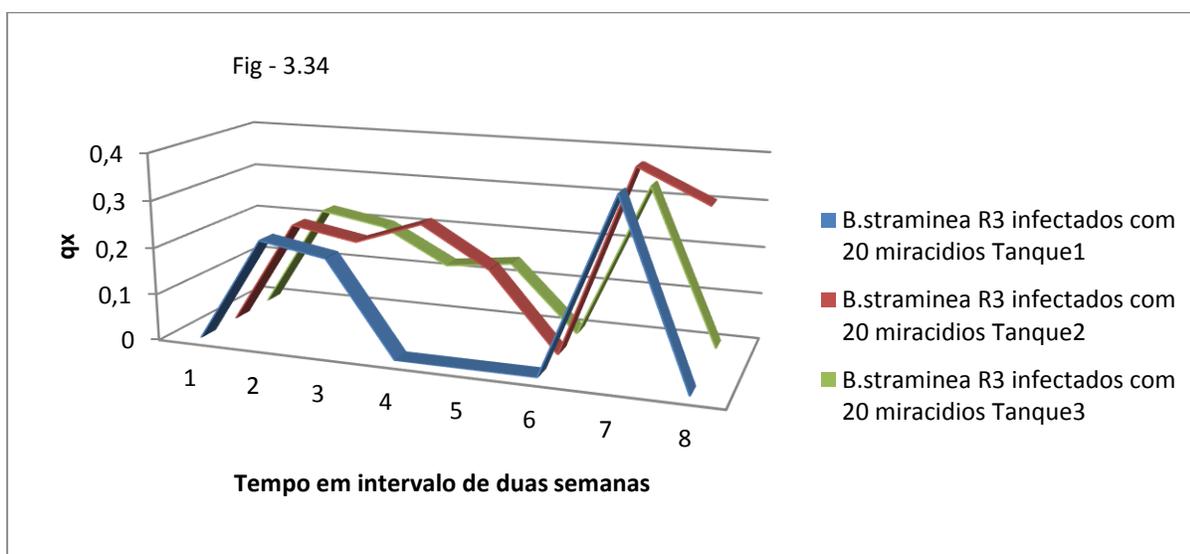
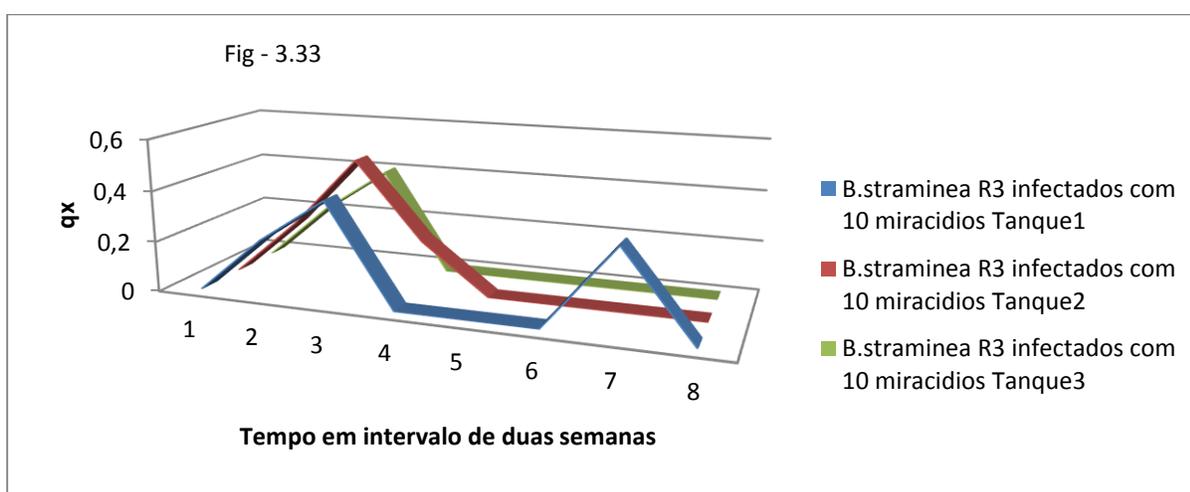
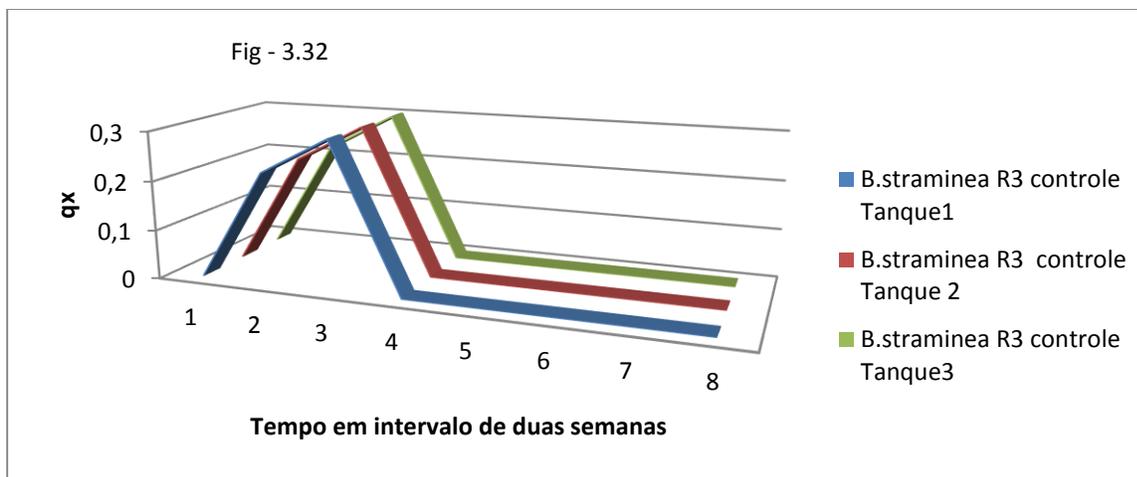


Fig. 3.32 a 3.34 - Valores de taxa de mortalidade “ q_x ” para *B. straminea* resistente – grupos de controle e infectados com 10 e 20 miracídios de *S. mansoni* (3 grupos réplicas para cada tratamento).

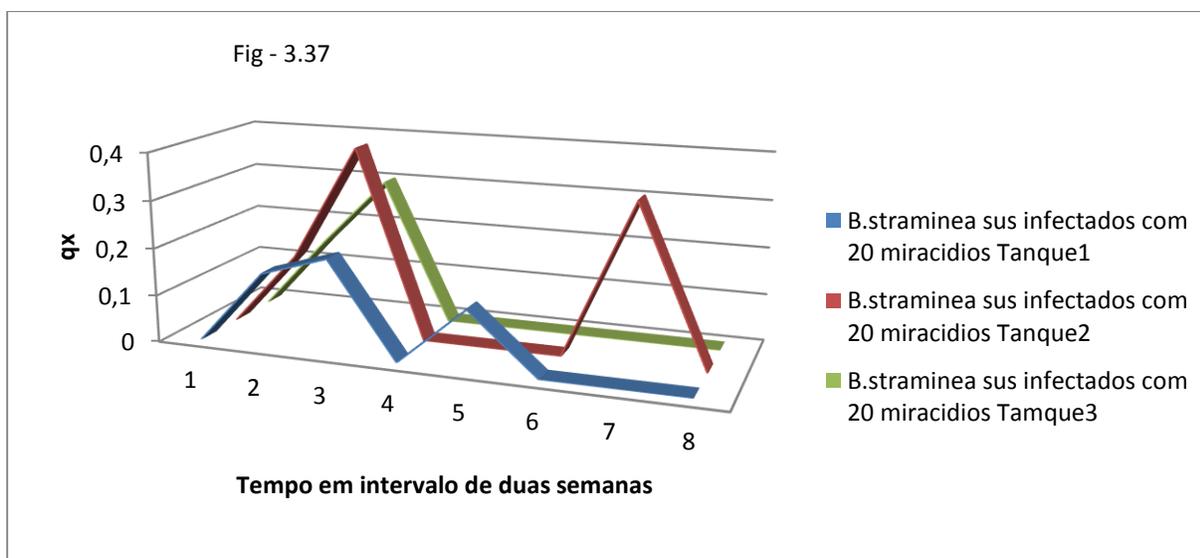
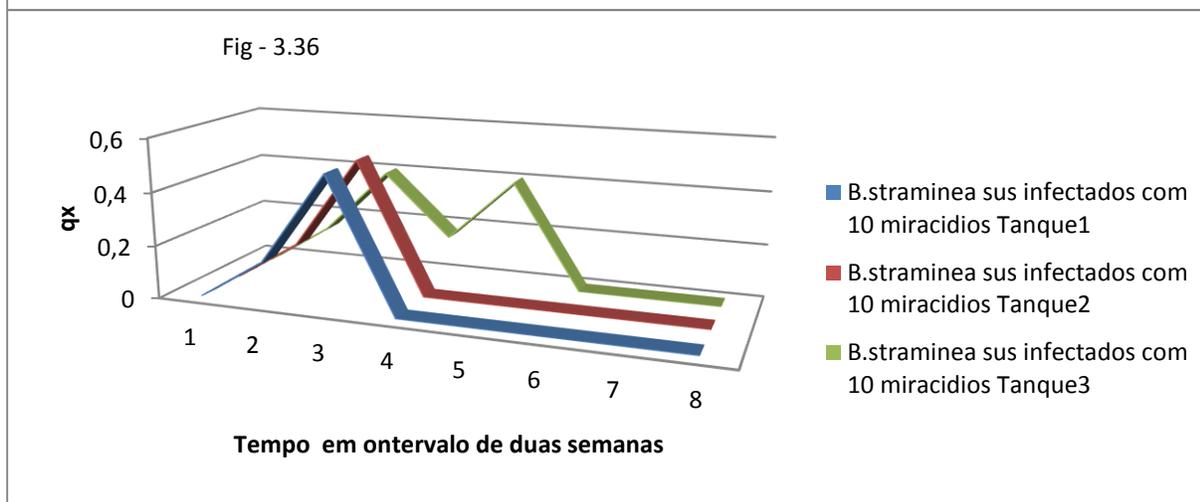
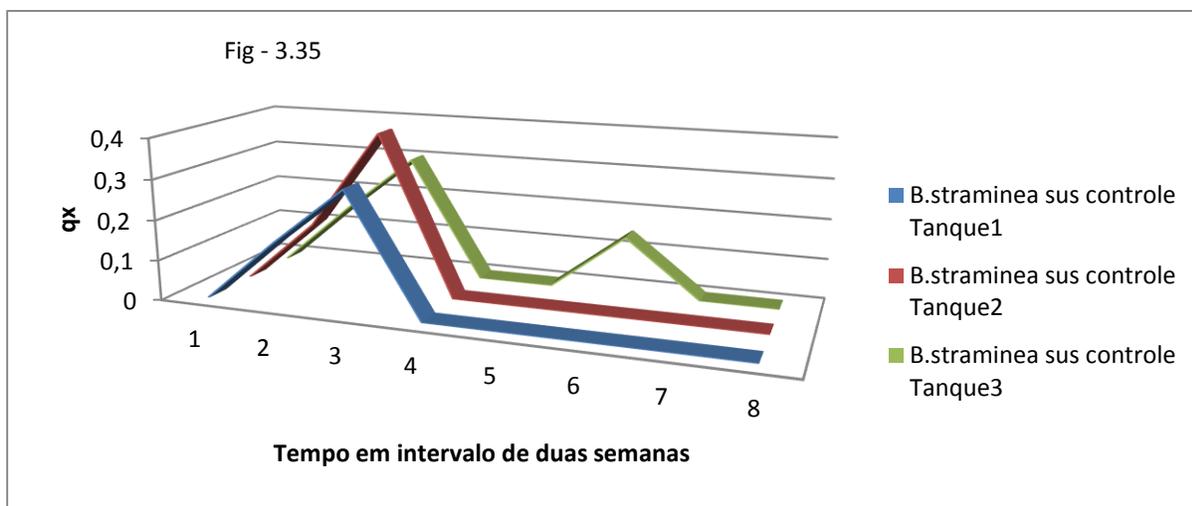


Fig. 3.35 a 3.37 - Valores de taxa de mortalidade “qx” para *B. straminea* susceptível – grupos de controle e infectados com 10 e 20 miracídios de *S. mansoni* (3 grupos réplicas para cada tratamento).

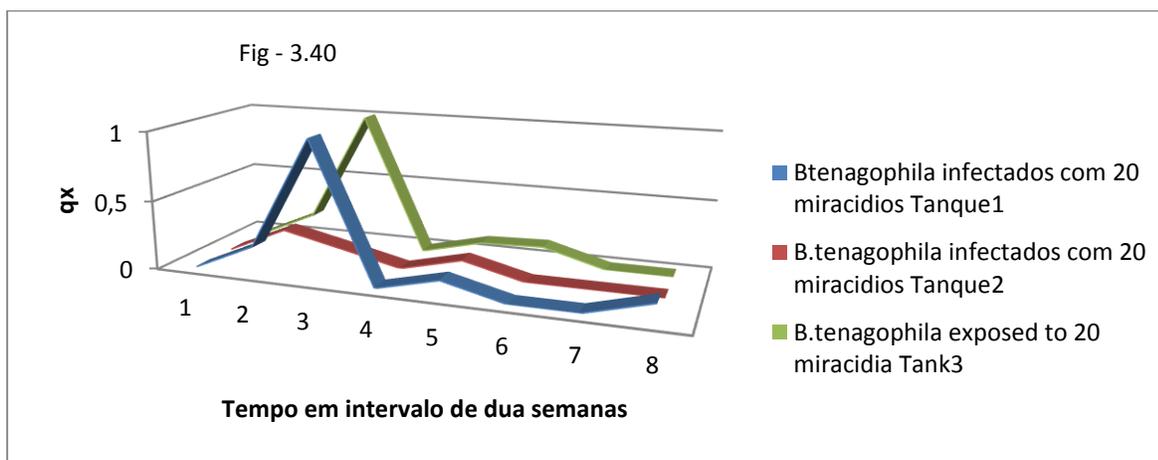
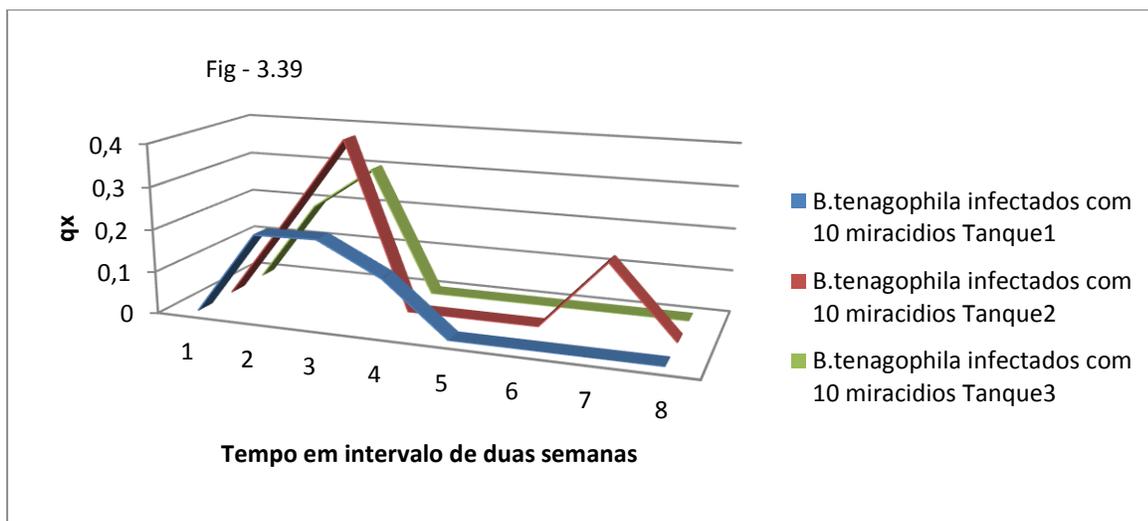
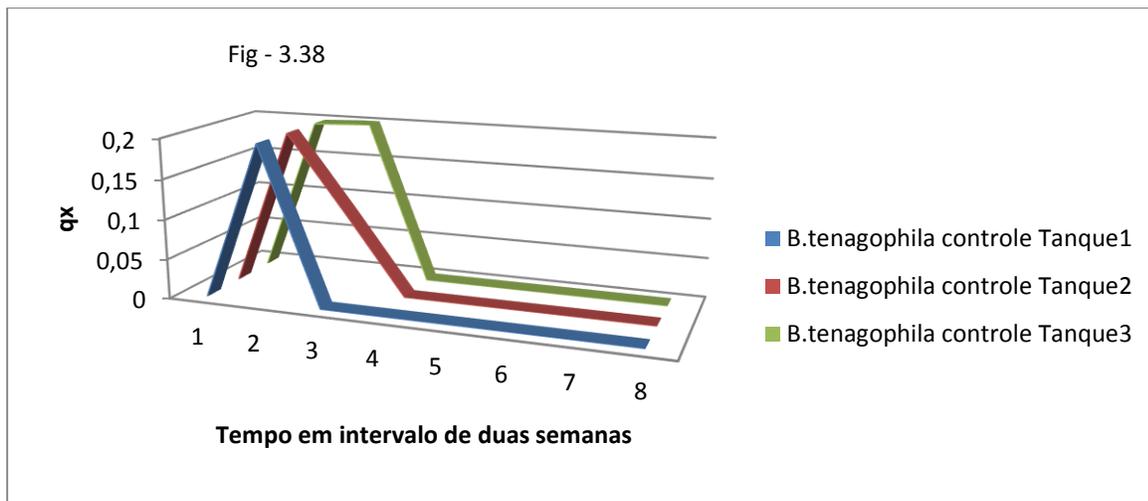


Fig. 3.38 a 3.40 - Valores de taxa de mortalidade “qx” para *B. tenagophila* – grupos de controle e infectados com 10 e 20 miracídios de *S. mansoni* (3 grupos réplicas para cada tratamento).

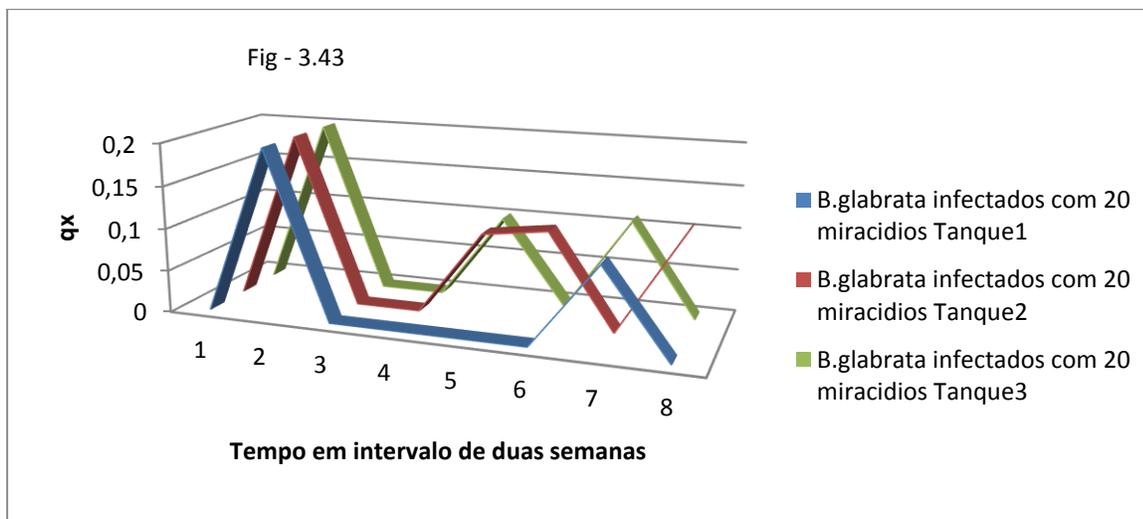
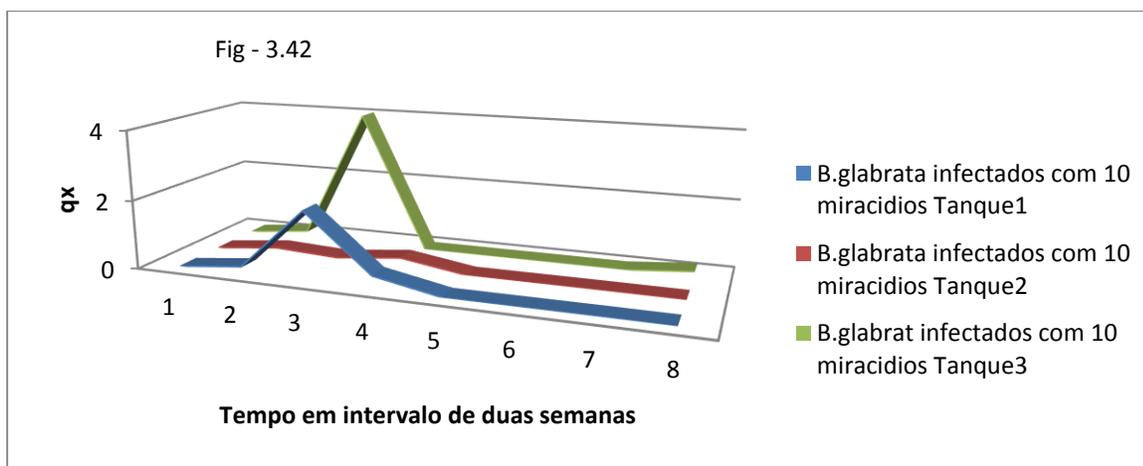
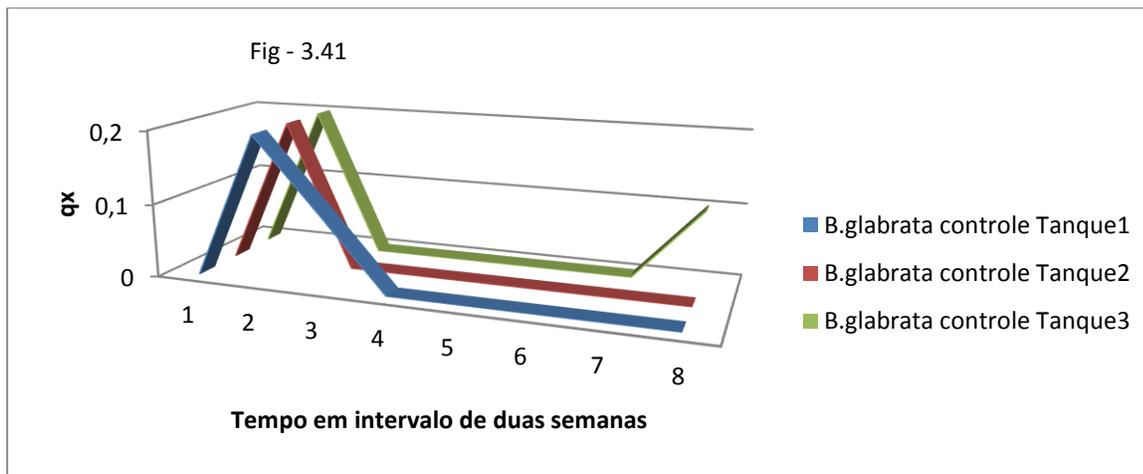


Fig. 3.41 a 3.43 - Valores de taxa de mortalidade “qx” para *B. glabrata* – grupos de controle e infectados com 10 e 20 miracidios de *S. mansoni* (3 grupos réplicas para cada tratamento).

4 - RESULTADOS DOS ESTUDOS DE CAMPO

Foram estudadas oito áreas, durante 16 períodos de duas semanas (8 meses), para obter estimativas relativas do sucesso reprodutivo em *B. tenagophila*, *B. straminea* e *B. glabrata*. Para entender e descrever as mudanças da dinâmica populacional na natureza é necessário estimar as taxas de mortalidade ou a sua correspondente, taxa de sobrevivência, e as taxas de reprodução. Contudo, não é possível observar diretamente na natureza a estrutura etária da população objeto do estudo, as taxas de fertilidade e mortalidade ou sobrevivência. Por outro lado, é possível estimar essas taxas em ambientes naturais, a partir de observações realizadas em laboratório.

O cálculo da taxa de fecundidade específica por faixa etária foi mostrado na seção II, onde a construção da tabela de fertilidade e a metodologia usada são apresentadas. Três das 128 tabelas são apresentadas (Tabelas 4.1 a 4.3) com a intenção de ilustrar como a reprodução observada em campo (caramujos jovens) é distribuída por faixa etária específica entre os moluscos sexualmente maduro encontrados nos ambientes naturais pesquisados.

Tabela 4.1 – Distribuição da produção de descendentes de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de *B. tenagophila* na Área II.

A	b	c	d	e	f	g	h	I
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
		$a/\Sigma b$		$c/\Sigma c$	$c \times e$	$f \times 4.219$		$g \times h$
6 – 7	1060	0.18	38	0.32	0.057	0.227	14	1.86
8 - 9	2050	0.36	38	0.31	0.112	0.112	14	10.04
10 – 11	1534	0.27	19	0.16	0.043	0.043	14	6.16
> 11	1102	0.19	25	0.21	0.038	0.039	14	1.94
Σ	5746	1.00	118	1.00	0.251			14
					constante = $e/\Sigma f$			
					$1/0.251 = 3.984$			

Tabela 4.2 – Distribuição da produção de descendente de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de *B. straminea* na Área IV.

A	b	c	d	e	f	g	h	I
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
		a/Σb		c/Σc	c x e	f x 4.219		g x h
6 – 7	1150	0.16	43	0.45	0.072	0.276	42	11.61
8 - 9	2525	0.35	37	0.38	0.133	0.509	42	21.40
10 – 11	2376	0.33	17	0.17	0.056	0.214	42	8.99
> 11	1145	0.16	0	0	0	0	0	0
Σ	7196	1.00	97	1.00	0.261			42

constante = e/Σf
1/0.261= 3.831

Tabela 4.3 – Distribuição de produção de descendentes de acordo com o grupo etário de caramujos sexualmente maduros da população de *B. glabrata* na Área VIII.

A	b	c	d	e	f	g	h	I
(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)
		a/Σb		c/Σc	c x e	f x 4.219		g x h
6 – 7	639	0.17	27	0.32	0.054	0.209	13	27.20
8 - 9	1237	0.33	33	0.39	0.128	0.496	13	6.455
10 – 11	1229	0.32	15	0.180	0.057	0.221	13	2.876
> 11	704	0.18	10	0.11	0.19	0.073	13	0.0949
Σ	3809	1.00	85	1.00	0.258			13

constante = e/Σf
1/0.258= 3.871

A combinação das taxas de reprodução e sobrevivência foi calculada para compor as tabelas de vida de cada população de caramujo estudada, e a partir dos parâmetros reprodutivos estimados nos ambientes naturais, foi possível tentar descrever e explicar a

distribuição e a abundância dos organismos, os processos que modificam o tamanho populacional – natalidade, mortalidade e os movimentos de dispersão (emigração e imigração) - e os modos pelos quais estes processos demográficos são influenciados pelos fatores ambientais na análise de diferentes fatores bióticos e/ou intrínsecos que talvez pudessem refletir a estabilidade natural da população.

Após a fecundidade específica por grupo etário ter sido distribuída, e a taxa de sobrevivência ter sido estimada, as oito tabelas de vida ecológicas foram elaboradas. As médias dos parâmetros reprodutivos para cada área de estudo são apresentadas na Tabela 4.4.

Tabela 4.4 – Resumo dos valores médios estimados dos parâmetros reprodutivos para cada área de estudo de campo.

Localidades/Caramujos	Parâmetros reprodutivos		
	R_0	r	G
Área I <i>B. tenagophila</i>	0.1046	-0.1248	
Área II <i>B. tenagophila</i>	0.3128	0.2135	8.7
Área III <i>B. tenagophila</i>	0.4382	0.2384	8.5
Área IV <i>B. straminea</i>	0.6274	0.4227	7.4
Área V <i>B. straminea</i>	0.5889	0.3825	7.6
Área VI <i>B. glabrata</i>	0.0636	-0.1383	
Área VII <i>B. glabrata</i>	0.2146	0.038	8.8
Área VIII <i>B. glabrata</i>	0.2785	0.0457	9.4

Biomphalaria straminea apresentou as mais altas taxas reprodutivas líquidas “ R_0 ” em ambas as áreas de estudo quando comparadas com os valores estimados para *B. tenagophila* e *B. glabrata*. Por outro lado, *B. tenagophila* os valores estimados de “ R_0 ” foram superiores aos estimados para *B. glabrata*.

Durante os oito meses de amostragem, nenhum espécime de *B. straminea* foi observado eliminado cercárias de *S. mansoni*. A taxa de infecção para *B. tenagophila* e *B. glabrata* foi de

0,3% e 2,1% respectivamente. Desta forma, a presença do parasito poderia ter causado efeito negativo sobre as taxas reprodutivas líquidas em ambas as espécies. A distribuição dos caramujos infectados em relação ao diâmetro da concha mostra que quase setenta por cento dos moluscos infectados faziam parte do grupo de maior diâmetro da concha, em *B. tenagophila* entre 6 e 12 mm, e em *B. glabrata* entre 7 e 17 mm. Nenhum caramujo do grupo de moluscos com diâmetro da concha ≤ 5 mm foi observado albergando cercárias de *S. mansoni*. Essas observações em relação à predominância da infecção nos exemplares de maior diâmetro de concha, por tanto em caramujos que já alcançaram a maturidade sexual, grupos que têm maior contribuição para o sucesso reprodutivo, estão em acordo com os estudos de laboratório apresentados neste trabalho.

Outros fatores que poderiam provocar alterações na abundancia das populações estudadas são os fatores climáticos, especialmente em áreas tropicais que podem ser fortemente influenciadas por intenso períodos chuvosos ou épocas de secas prolongadas. Durante os oito meses de estudo, as alterações sazonais foram mínimas, não interferindo nas coleções hídricas investigadas.

Os valores registrados para temperatura da água e ambiente, bem como os registros referentes à condutividade da água, apresentados na seção 2, estão dentro dos limites de tolerância de populações de caramujos.

O uso da taxa intrínseca de crescimento de população como mensuração de sucesso leva a conclusão semelhante. *B. straminea* apresentou as maiores estimativas para os valores “r” em comparação com as outras duas espécies. *B. tenagophila* apresentou estimativas para os valores “r” um pouco melhores que *B. glabrata*. As estimativas de “r” para *B. tenagophila* na área I e *B. glabrata* na área VI apresentaram valores negativos, a explicação para essas estimativas foram as ações antrópicas que interferiram nas coleções hídricas de ambas as áreas, relatadas na seção 2.

Tabelas 4.5 e 4.6, mostrando a comparação das diferenças entre as médias de valores de “R₀” e “r” em todas as áreas de estudo de campo ($F_{2,5} = 6,82$; $P = 0,05$) e ($F_{2,5} = 5,14$; $P = 0,05$).

Tabela 4.5 - Comparação entre as médias de valores “R₀” das populações de moluscos (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,365; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as médias*	
	2	3
Bt	$x_1 - x_2$	$x_1 - x_3$
	-0.323	0.0996
x1=0.2852		
B.s		$x_2 - x_3$
		0.4226
x2=0.6082		
B.g		
x3=0.1856		

* Números na linha 2 correspondem às espécies da coluna 1 (ou seja, 2 = B.s, 3 = B.g).

Tabela 4.6 - Comparação entre as médias de valores “r” das populações de moluscos (Valores significativos em itálico) (LSD = 0,4138; P = 0,05).

Populações	Diferença entre as medias*	
	2	3
Bt	$x_1 - x_2$	$x_1 - x_3$
	-0.2126	0.1272.
x1=0.1090		
B.s		$x_2 - x_3$
		0.4208
x2=0.4026		
B.g		
x3= - 0.0182		

* Números na linha 2 correspondem às espécies da coluna 1 (ou seja, 2 = B.s, 3 = B.g).

4 – DISCUSSÃO

A despeito do fato de que os parâmetros reprodutivos são controlados arbitrariamente e dependentes das condições nas quais os experimentos foram conduzidos no laboratório, a importância das observações realizadas em ambientes controlados permitem a construção de modelos mais realistas, capazes de auxiliar no cálculo dos parâmetros reprodutivos de populações naturais.

Considerando-se os valores da taxa de mortalidade (q_x), nos experimentos I, II, III e IV, os padrões iniciais são muito semelhantes, com a mais alta taxa de mortalidade entre caramujos jovens. Não há efeito óbvio da infecção por miracídios de *S. mansoni*, sobre a taxa de mortalidade entre os caramujos recém-eclodidos, uma vez que, o padrão observado para todas as espécies/cepas estudadas foi semelhante ao observado para o grupo controle. Entretanto, em todos os grupos, a partir da quarta semana de vida após a eclosão e expostos ao parasito, a variabilidade dos valores de “ q_x ” foi mais pronunciada do que nos controles não expostos ao parasito, especialmente em *B. glabrata*, na qual a taxa de mortalidade cresceu logo após a exposição. O efeito da infecção sobre populações de caramujos já foi bem documentado, esses estudos descrevem aumento na taxa de mortalidade algumas semanas imediatamente após a exposição (Barbosa e Olivier, 1958; Barbosa, 1963; Sturrock, 1966; Woolhouse, 1898; Sorensen e Minchella, 2001) e as alterações observadas nos valores de “ q_x ” podem ser atribuídas a este fator.

Analisando apenas a taxa de mortalidade e o crescimento populacional, sabe-se que existe muito pouco ganho em potencial para uma população que cresce em tamanho muitas vezes em cada geração (Hairston, 1973; Pointier *et.al.*, 1991; Krebs, 2009), já que o crescimento envolve custo energético para reprodução repetida. A reprodução repetida é considerada como uma resposta evolucionária às condições em que a chance de sobrevivência de zigoto até a idade adulta varia de forma imprevisível entre os extremos de boa e fraca. O organismo, dessa forma, melhora suas chances de perpetuação reproduzindo-se várias vezes, com frequência.

O sucesso reprodutivo está relacionado à combinação das taxas de mortalidade e fertilidade. A análise geral dos parâmetros reprodutivos nos experimentos I e II mostra claramente que a cepa resistente de *B. straminea* teve sucesso reprodutivo significativamente maior que as cepas susceptíveis de *B. straminea* e *B. tenagophila*. A infecção reduziu drasticamente os parâmetros reprodutivos de *B. glabrata*, observa-se que, se esta for adquirida cedo o bastante, ou seja, antes da maturidade sexual, causa um retardo significativo na produção de prole, reduzindo a contribuição sobre o total na produção de descendentes, que teria ocorrido caso a reprodução tivesse se iniciado mais cedo.

Discussão sobre o efeito de pressão da infecção em relação ao sucesso reprodutivo de moluscos hospedeiros intermediários da esquistossomose que apresentavam o caráter de resistência foi realizada primeiramente por Wright (1971). Ele sugeriu que caramujos resistentes não são as populações predominantes na natureza porque apresentam uma desvantagem seletiva. Posteriormente, estudo de laboratório envolvendo populações de *B. glabrata* susceptíveis e resistentes levaram Minchella e Loverde (1983), à mesma conclusão e a sugerir algum caráter desvantajoso ou defeito fisiológico, na população resistente a infecção, ocasionando neste grupo desvantagem no processo de seleção natural. Na mesma linha, outros estudos apontam correlação positiva entre a susceptibilidade e a produção de ovos em *B. glabrata*, e atribuem esse fenômeno a uma estratégia do processo de seleção natural para manutenção da espécie (Thornhill *et al.*, 1986; Cooper *et al.*, 1994; Tunholi *et al.* 2011). Por outro lado, outros autores observaram efeito negativo da infecção em relação às taxas de reprodução de moluscos do gênero *Biomphalaria*, relacionando-o direcionamento do gasto energético para o combate à infecção em detrimento ao sucesso reprodutivo ou alterações provocadas pelas larvas do trematódeo no tecido gonadal (Etges & Gresso, 1965; Meuleman, 1972; Sturrock & Sturrock, 1973; Loker & Etges, 1979; Crews & Yoshino, 1989; Mangal *et al.*, 2010).

Outro aspecto que deve ser considerado com relação à interação parasito-hospedeiro intermediário é a capacidade intrínseca de o parasito causar prejuízo, virulência, afetando especialmente as taxas de sobrevivência e reprodução. De acordo com Davis *et al.* (2001) e Gower e Webster (2005), as cepas menos virulentas de *Schistosoma mansoni* seriam mais adaptadas, do ponto de vista evolutivo, uma vez que os autores observaram haver uma

associação positiva entre a cepa menos virulenta e a capacidade de replicação do parasito no hospedeiro intermediário.

Sabe-se que as castrações parcial ou completa de moluscos parasitados envolvem múltiplos aspectos, assim como as estratégias de sobrevivência do parasito. Um dos mecanismos mais estudados é a ação fagocitária dos hematócitos nos esporocistos, observada mais intensamente em caramujos resistentes ao trematódeo (Bayne, 2001; Coelho *et al.*, 2004; Negrão-Correa *et al.* 2008). Em caramujos suscetíveis, substâncias secretadas pelas glândulas do parasito no hospedeiro intermediário suprimem a atividade dos hematócitos, afetando profundamente o nível de gasto energético do hospedeiro, tendo como consequência inibição da capacidade de reprodução (Jong-Brink *et al.* 2001).

No presente estudo, os resultados de ambos os experimentos não dão apoio às observações de que a resistência seja uma desvantagem, uma vez que, os valores obtidos para parâmetros reprodutivos de *B. straminea* resistente mostraram diferença significativa do sucesso reprodutivo desta cepa em comparação com as outras espécies/cepas estudadas. Além do mais, a infecção só pode ter papel importante no processo de seleção natural se ocorrer continuamente em habitat natural. Esta não terá efeito significativo quando a transmissão cair a níveis baixos ou cessar por completo.

No experimento III, foi introduzida a combinação das espécies envolvidas como fator adicional além da infecção. No estudo conduzido por Minchella e Loverde (1982), os autores descrevem que a associação de fatores como pressão da infecção e a combinação das cepas susceptíveis e resistentes de *B. glabrata* amplificaram ainda mais os efeitos negativos no sucesso reprodutivo da cepa resistente. Neste caso, seria possível esperar que, se o caráter da resistência fosse de fato desvantajoso no processo de seleção natural ou um defeito fisiológico, os resultados obtidos nesse estudo apontariam vantagens das espécies/cepas mais susceptíveis.

Porém, neste experimento, observamos novamente que todas as combinações realizadas envolvendo *B. straminea* resistente, apresentaram valores referentes ao sucesso reprodutivo significativamente maior, quando comparados aos observados para as taxas reprodutivas líquidas e para as taxas intrínsecas de crescimento populacional natural das demais espécies/cepas estudadas.

Com relação às espécies susceptíveis, observou-se que a espécie menos compatível com a infecção por *S. mansoni*, *B. straminea*, apresentou valores referentes aos parâmetros reprodutivos significativamente superior aos das outras duas espécies susceptíveis. É conhecido que o sucesso do parasito em infectar o hospedeiro intermediário está relacionado à sua capacidade de interferir com o sistema interno de defesa do molusco (Fryer & Bayne 1990; Fernandez & Pieri). Coelho *et al.*, (2004), observaram a interação entre *B. tenagophila* e *S. mansoni* e postularam que haja uma capacidade inata do mecanismo de defesa interna dos moluscos resistentes e que esse mecanismo em *B. tenagophila* atue de modo diferente do observado em *B. glabrata*. Em trabalho recente, Mattos *et al.*, (2011), estudaram a interação entre esporocistos primário e secundário de *S. mansoni* no sistema de defesa interno de *B. tenagophila* em cepas resistentes e susceptíveis, e observaram que essa espécie apresenta sistema de defesa interno mais eficiente e complexo que *B. glabrata*. Com base nessas observações e nos resultados obtidos no presente estudo, é possível especular que o mesmo ocorre com o sistema de defesa de *B. straminea*, e certamente com maior eficiência, já que a espécie é menos susceptível que *B. tenagophila*. Por outro lado, se ambas as espécies são mais eficientes na destruição dos esporocistos primários, o custo energético dos moluscos menos susceptíveis poderia ser menor, uma vez que, ambas tiveram sucesso reprodutivo superior ao observado para *B. glabrata*. Isto foi observado principalmente quando a infecção foi imposta a moluscos sexualmente imaturos, onde a presença do parasito teve impacto bastante negativo sobre o sucesso reprodutivo desta última espécie.

De acordo com os resultados observados para *B. tenagophila* e *B. glabrata*, a infecção em indivíduos jovens afetas ambas as espécies, contudo ela é menos pronunciada em *B. tenagophila*, especialmente quando imposta após a maturidade sexual. Talvez esse aspecto esteja relacionado à maior capacidade de resposta do sistema de defesa interno dos moluscos (Richards and Shade, 1987).

A combinação entre as espécies estudadas não ocasionou nenhum efeito negativo adicional ao sucesso reprodutivo dos moluscos.

Comparações precisas entre estudos realizados em diferentes condições de laboratório são muito difíceis. Contudo, os resultados obtidos neste experimento são compatíveis com os aqueles descritos por Pontier *et.al.* (1991), em relação à comparação do sucesso reprodutivo entre *B. straminea* e *B. glabrata*.

O experimento IV foi conduzido considerando que muitos aspectos podem determinar a dinâmica da transmissão em hospedeiros intermediários. Atração química e/ou alguns fatores físicos, podem desempenhar papel importante em relação à habilidade dos miracídios localizarem e penetrarem nos moluscos hospedeiros. Contudo, a ocorrência do miracídio nadando na proximidade dos moluscos, associada ao maior *input* dos miracídios nos períodos de estiagem, parece ser o principal fator para o sucesso da transmissão (Barbosa, 1965; Woolhouse & Chandiwana, 1990; Barbosa *et al.*, 2000; Giovanelli *et al.*, 2001).

A infecção por *S. mansoni* é frequentemente descrita como um dos principais fatores para o aumento da taxa de mortalidade das populações de moluscos hospedeiros intermediários. Comumente, esta taxa, é relacionada ao número de miracídios utilizados, e com a maior capacidade de penetração e de estabelecimento da infecção. Neste sentido, seria possível esperar que, nesse experimento, fosse observada uma taxa maior de mortalidade de caramujos infectados, já que os números de miracídios utilizados foram de duas a quatro vezes maiores do que nos experimentos anteriores. Contudo, não foi observada nenhuma diferença significativa em relação às taxas de infecção, assim como os padrões verificados para as taxas de mortalidade comparadas aos experimentos anteriores. Possivelmente, o número de miracídios empregados, ainda que aumentado em até quatro vezes, não foi expressivo para amplificar o impacto já observado nos outros experimentos.

Novamente, os resultados obtidos tanto para os valores de 'r' e 'Ro' foram similares aos encontrados nos experimentos anteriores. A eficiência da capacidade reprodutiva das cepas resistente e susceptível de *B. straminea*, foi significativamente superior que das coortes susceptíveis *B. tenagophila* e *B. glabrata*. A expectativa em relação ao sucesso reprodutivo das populações susceptíveis era que, expondo-as a um número maior de miracídios, houvesse impacto negativo, uma vez que, em populações de gerações sobrepostas ou com reprodução continua o sucesso reprodutivo depende da estabilidade dos padrões de sobrevivência e fecundidade. Como as taxas de mortalidade se mantiveram nos padrões observados nos experimentos I, II e III, os parâmetros reprodutivos também foram semelhantes.

Os estudos de campo referentes à ecologia dos hospedeiros intermediários da esquistossomose ainda são relativamente poucos. Alguns trabalhos importantes foram realizados nas décadas de 60, 70 e 80 (Webbe, 1962; Shiff, 1964; Dazo *et al.* 1966, Jobin, 1970; Sturrock^a,

1973; Sturrock^b, 1973; O’Keeffe^a, 1985; O’Keeffe^b, 1985). Alguns desses estudos tratam da relação parasito-hospedeiro, outros têm como objetivo a análise do desenho de programas de controle. Os quatro últimos tratam de fatores ambientais que interferem na dinâmica populacional dos hospedeiros intermediários da esquistossomose. Giovanelli *et. al.*(2003), realizaram estudo de campo relativo à competição entre *Melanoides tuberculata* e *B. glabrata* e o impacto causado na dinâmica populacional da última espécie.

Esse trabalho foi realizado em áreas onde ocorre a transmissão da esquistossomose. As áreas localizadas no município de Barra Mansa (Áreas I a V) correspondem a localidades onde a transmissão é de baixa prevalência. As áreas VI a VIII estão localizadas no município de Sumidouro, onde a prevalência da doença é de baixa a média. Nenhum caramujo da espécie *B. straminea* foi encontrado infectado. Em relação a *B. tenagophila* a taxa de infecção observada foi em torno de 0,3%, já *B. glabrata* apresentou taxa de infecção de 2,1%. Embora sejam relativamente baixas as taxas de infecção observadas, Webbe (1962) e Sturrock (1966), demonstraram o efeito negativo da infecção por *S. mansoni* em população jovem de *Biomphalaria pfeifferi*, causando alta taxa de mortalidade em moluscos jovens e afetando a taxa de fecundidade. Fernandez & Pieri (1991), em estudo de laboratório envolvendo *B. straminea* e *B. glabrata*, também observaram a ocorrência de taxa de mortalidade maior entre indivíduos jovens.

Outro aspecto importante a ser considerado são as variações climáticas, que podem afetar de modo significativo as populações naturais de moluscos hospedeiros intermediários (Sturrock & Sturrock, 1972; O’Keeffe^b, 1985; Baptista & Jurberg, 1993; Belot *et.al.*, 1993). Neste experimento, nenhum fator climático importante ocorreu ao longo dos oito meses de observação. A temperatura da água variou entre 22°C e 26°C.

As observações relativas aos parâmetros reprodutivos, ‘Ro’ e ‘r’ indicam que *B. straminea* teve maiores taxas, quando comparado com as outras duas espécies. Esses achados estão em acordo com o que já foi amplamente descrito para essa espécie, sua maior capacidade de adaptação às variações do ambiente, bem como uma maior capacidade de sustentação do número máximo de caramujos que um particular ambiente suporta (Andrewartha & Birch, 1954).

A grande variabilidade apresentada em relação aos parâmetros reprodutivos por *B. tenagophila*, em especial na área I, pode ser explicada em parte, pela interferência humana, uma vez que a área de estudo está localizada dentro de uma fazenda e próxima ao estábulo. Possivelmente o manuseio do gado pode provocar ação mecânica ocasionando, eventualmente, a morte de alguns caramujos quando do movimento de animais próximo às margens do ambiente aquático. Nesta área, a importância da infecção na dinâmica populacional é desprezível, uma vez que não foi encontrado nenhum caramujo eliminando cercárias. Nas áreas II e III, onde foram encontrados caramujos infectados, também ocorre uma diminuição dos valores estimados para os parâmetros reprodutivos. Apesar de a taxa de infecção para a área II ser bastante baixa e um pouco maior na área III, como já discutido anteriormente o impacto da infecção na população jovem de caramujos pode afetar de modo significativo na taxa de fecundidade. Isso foi observado, principalmente, nas últimas oito semanas de coleta, quando não foi coletado nenhum caramujo com menos de 6 mm de diâmetro.

Em relação a *B. glabrata*, como já mencionado na seção que descreve material e métodos, um par de gansos foi introduzido quando o experimento já estava em andamento e reduziu drasticamente a população de moluscos da área de estudo VI. As outras duas áreas, VII e VIII, apresentaram diminuição, ao longo das observações, em relação aos valores de 'Ro' e 'r'. Este estudo sugere que a infecção por *S. mansoni* foi o principal fator para a diminuição dos valores dos parâmetros reprodutivos. Sabe-se que a transmissão, na natureza, não é contínua apresentando característica sazonal, sendo mais intensa nos meses mais quentes. Nas duas áreas foi possível observar significativa diminuição no número de caramujos coletados durante o período correspondente aos meses de temperaturas mais elevadas, assim como, na proporção de indivíduos com menos de 6 mm de diâmetro. Neste caso, de acordo com a metodologia empregada, as estimativas indicam que a geração de prole por caramujos sexualmente maduros foi muito pouco significativa quando da construção das tabelas de vida.

A partir dos resultados deste estudo é possível concluir que a infecção por *Schistosoma mansoni* impactou negativamente a capacidade reprodutiva das espécies mais susceptíveis, *Biomphalaria glabrata* e *B. tenagophila*. A pressão da infecção, quando imposta em moluscos que não alcançaram a maturidade sexual amplifica significativamente o impacto por ela

provocado nas espécies mais susceptíveis. Por outro lado, a infecção não teve impacto negativo nos parâmetros reprodutivos das cepas resistente e susceptível de *B. straminea*.

Embora sejam bastante conhecidas as dificuldades de se avaliar os parâmetros reprodutivos com base nas observações de campo, os resultados observados nesse estudo são bastante consistentes com os obtidos em laboratório. As observações relativas à *B. straminea* podem contribuir para compreensão da distribuição geográfica dessa espécie e apontam para sua importância na epidemiologia e na transmissão da esquistossomose no nosso país e em particular na região semiárida do nordeste brasileiro.

5- REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ALMEIDA MACHADO. *O Programa Brasileiro de Controle da Esquistossomose. Am. J. Trop. Med. Hyg.* v.31.p.76-86, 1982.

AMARAL R.S, TAUIL P.L, LIMA D.D, ENGELS D. An analysis of the impact of the Schistosomiasis Control Programme in Brazil, *Mem.Inst.Oswaldo Cruz.*v.101, 2006.

ANDREWARTH.A, G.BIRCH, L.C. *The innate capacity for increase in numbers.In the distribution and abundance of animals.* Chicago: University of Chicago press.p.31-54, 1954.

ANDREWS, D. G., J. R. HOLTON, AND C. B. LEOVY: *Middle Atmospheric Dynamics.* Academic Press, 489 pp, 1987.

BAPTISTA, D. F; JURBERG, P. Factors conditioning the habitat and the density of *Biomphalaria tenagophila* (Orbigny, 1835) in an isolated Schistosomiasis focus in Rio de Janeiro city. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* Rio de Janeiro, v. 3, n. 88, p. 457 - 464, 1993.

BARBOSA, C. S.; BARBOSA, F .S. & ARRUDA, F. Long-term controlled field experiment in the competition between two species of *Biomphalaria* (Mollusca, Basommatophara), the snail vectors of *Schistosoma mansoni* in Northeastern Brazil. *Cad Saúde Pública*, v.9.p.170-176, 1993.

BARBOSA, C.S, PIERI, O.S, SILVA, C.B, BARBOSA, F.S. Eco epidemiologia da esquistossomose urbana na ilha de Itamaracá, Estado de Pernambuco. *Rev. Saúde Pública.*v. 34, p- 337-341, 2000.

BARBOSA, F. S. & COSTA, D. P. P. A Long-term Schistosomiasis control Project with molluscicide in a rural area of Brazil. *Ann. Trop Med Parasitol*, 75(1).p. 41-52, 1981.

BARBOSA, F. S. & OLIVIER, L. Studies on the snail vectors of bilharziasis mansoni in Northeastern Brazil. *Bull. Worl. Hth. Organization*, v.18,p.895-908. 1958.

BARBOSA, F. S; PEREIRA DA COSTA, D. P; ARRUDA, F. Competitive interactions between species of freshwater snails.L. laboratory studies: 1b. Comparative studies of the dispersal and the vagility capability of *Biomphalaria glabrata* and *Biomphalaria straminea*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v. 79, p.163 – 167, 1984.

BARBOSA, F. S; PEREIRA DA COSTA, D.P; ARRUDA, F. Competitive interactions between species of freshwater snail.L. Laboratory: 1a. General methodology. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v. 78, p. 335 – 341, 1983.

BARBOSA, F.S. Competitive displacement of *Biomphalaria glabrata* by *Biomphalaria straminea*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* v.80, supl. IV, p.139-141, 1987.

BARBOSA, F.S. Ecology of the larval parasitic stages of *Schistosoma mansoni*. *Rev.Inst.Med.Trop*, v.7, p- 112-120, 1965.

BARBOSA, F.S. Possible competitive displacement and evidence of hybridization between two species of planorbid snails. *Malacol.*v.14, p.401-408, 1973.

BARBOSA, F.S. Survival in the field of *Australorbis glabratus* infected with *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol.*v. 49. p. 149, 1963.

BARBOSA, F.S.; SANCHES, O., BARBOSA, C. S.; ARRUDA, F. Dynamics of populations of *Biomphalaria glabrata* and *Biomphalaria straminea* under semi- natural conditions. *Cad. Saúde. Pública* , 1992

BARBOSA, F.S; PEREIRA DA COSTA, D. P; ARRUDA, F. Competitive interactions between species of freshwater snails: L. laboratory studies: 1c. Comparative survival of *Biomphalaria glabrata* and *Biomphalaria straminea*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v. 80, p.155 – 157, 1985.

- BARBOSA, N.D.C.; PIMENTEL-SOUZA, F.C.; SAMPAIO, I.B.M. The effect of seasonal, temperature and experimental illumination on reproductive rate in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Brazilian Journal Med Biol Res* v.20 p.685-696, 1987.
- BAYNE, C. J.; HAHN, U. & BRENDER, R. C. Mechanisms of molluscan host resistant and of parasite strategies for survival. *Parasitol.* 123. p. 159-167, 2001.
- BAYNE, C. J.; HAHN, U. & BRENDER, R. C. Mechanisms of molluscan host resistant and of parasite strategies for survival. *Parasitol.* 123. p. 159-167, 2001.
- BELOT J, GEERTS S, DIOUF M. Observations on the population dynamics of snail hosts for Schistosomes in the Delta of the Senegal River Basin. *J Molluscan Stud.* v.59.p.7-13. 1993.
- CANTANHEDE, S.P. D, MARQUES, A.M, SOUZA, N.S, VALVERDE, A.L. Atividade moluscicida de Plantas: uma alternativa Profilatica. *Rev Bras.Farmacogn.*v.20, n.2, 2010.
- CHERNIN, E.; MICHELSON, E. H; AUGUSTINE, D. L., Studies on the biological control of schistosome- bearing snails. I. the Control of *Australorbis glabratus* populations by the snail *Marisa cornuarietis*, under laboratory conditions. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, v.5.p.297-307, 1956.
- CLARKE, J.I. Population geography.*Prog Hum Geogr.* v;3(2). p.261-266, 1979.
- CLESSIN, S., Die Familia der- limnaidenenthaltend die Genera Planorbis, limnaeus, Phisa und Amphipeplea. In: Martini & Chemnitz, *Sistematische Conhylien- Cabinet*, Bauer & Pasp, Nurnberg, p.429-430, 1883-1886.
- COELHO, M. V. Ação das formas larvárias de *Schistosoma mansoni* sobre a reprodução de *Australorbis glabratus*. *Publ. Av. Aggeu Magalhães*, v. 3.p.39-54, 1954.

COELHO, P. M.; CARVALHO, O. S.; ANDRADE, Z. A.; MARTINS-SOUSA, R. L.; ROSA, F. M.; BARBOSA, L.; PEREIRA, C. A.; CALDEIRA, R. L.; JANNOTTI-PASSOS, L. K.; GODARD, A. L.; MOREIRA, L. A.; OLIVEIRA, G. C.; FRANCO, G. R.; TELES, H.M. & NEGRAO-CORREA, D. *Biomphalaria tenagophila/Schistosoma mansoni* interaction: premises for a new approach to biological control of Schistosomiasis. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.*, v. 99. p.109-11, 2004.

CONSELHO DO DESENVOLVIMENTO SOCIAL (CDS). Programa especial de controle da esquistossomose no Brasil.S.I.v. 41. 1976.

CONSELHO DO DESENVOLVIMENTO SOCIAL (CDS). Programa especial de controle da esquistossomose no Brasil.S.I. 1979.

COOPER, L.A, RICHARDS, C.S, LEWIS, F.A, MINCHELLA. *Schistosoma mansoni*: relation ship between low fecundity and reduced susceptibility to parasite infection in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Exp Parasitol*.v. 79. p. 21-28. 1994.

COOPER, L.A, RICHARDS, C.S, LEWIS, F.A, MINCHELLA. *Schistosoma mansoni*: relation ship between low fecundity and reduced susaptibility to parasite infection in the snail *Biomphalaria glabrata*. *Exp Parasitol*.v. 79. p. 21-28.1994.

CORREA, L.C. & PARAENSE, W.L. Susceptibility of *Biomphalaria amazonica* to infection with two strains of *Schistosoma mansoni*. *Rev. Inst. Med. Trop.* v.13.p. 387-390, 1971.

COSTA, M.J.F.S, GRAULT, C.E & Confalonieri, U.E.C, Comparative study of the fecundity and fertility of *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) and *Biomphalaria straminea* (Dunker, 1848) in a laboratory throught self-fertilization and cross-fertilization. *Rev. Inst. Med. Trop. SP.* v.46 (3).p.157-163, 2004.

CREWS, A.E & YOSHIO, T.P. *Schistosoma mansoni*: effect of infection on reproductyion and gonodal growth in *Biomphalaria glabrata*. *Exp Parasitol*, v.68, p.326-334, 1989.

DAI, J.R; WANG, W; LIANG, YS; LI, H.J; XIAO-HONG G., YIN-CHANG Z. A novel molluscicidal formulation of niclosamide. *Parasitol Res.* 103. p.405-412, 2008.

DAVIES C.M., WEBSTER J.P. and WOOLHOUSE M.E.J. Trade-offs in the evolution of virulence in an indirectly transmitted macroparasite. *The Royal Society*, 2001.

DAVIS, N. C. The microscopical examination of 29.593 human livens from Central and Northern Brazil, with special reference to the occurrence of Malaria and Schistosomiasis. *Am. J. Hyg.*, v.19, p.567-600, 1934.

DAZO, B.C, HAIRSTON, N.G, DAWOOD, I.K. The ecology of *Bulinus truncatus* and *Biomphalaria alexandrina* and its implications for the control of Bilharziasis in the Egypt- 49 Project Area. *Bull. Org. mond.Santé Bull. World Health Organ.* v.35.p.339-356, 1966.

DIAS, L.C. S & RIBEIRO, O.B. *Schistosoma mansoni*: eggs with two miracidia. *Trans of the Royal Society Trop Med and Hyg.* v.74, p. 826, 1980.

DOMINGUES, A.L.C., Medeiros, T., Lopes, E.P.A. Ultrasound versus biological markers in the evaluation of periportal fibrosis in human *Schistosoma mansoni*. *Mem.Inst. Oswaldo Cruz.* v.106(7), p. 802-807, 2011.

EL SAWY, M.F; BASSIONY, H.K; MAGDOUB, A.I. Combate biológico da Esquistossomose: *Ambrosia maritima* (damsissa) para controle de caracol. *J. Soc. Egyp. Parasitol*, v.11.p.99-117, 1981.

ENGELS. D; CHITSULO. L.; MONTRESOR, A.; SAVIOLI, L. The global epidemiological situation of Schistosomiasis and new approaches to control and research. *Acta Tropica* v.82, n.2, p.139-146, 2002.

ETGES, F.J & GRESSO, W. Effetct of *Schistosoma mansoni* infection upon fecundity in *Australorbis glabratus*, *J.Parasitol.*v.51.p.757-760, 1965.

FIGUEIREDO, C. C. S. B. Dispersão de *Biomphalaria straminea* no Estado de Sergipe: um estudo comparativo com dezenove anos de intervalo. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.84.p. 383-387, 1989.

FREITAS, J.R, BEDE, L.C, DE MARCO, JR. P, ROCHA, L.A, SANTOS, M.B.L. Population Dynamics of Aquatic Snails in Pampulha Reservoir. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* v.82.p. 299-305, 1987.

FREITAS, J.R.; SANTOS, M.B.L. Current advances on the study of snail-snail interactions, with special emphasis on competition process. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.90 (2). p. 261-269, 1995.

FRYER, S.E; BAYNE, C.J. *Schistosoma mansoni* modulation of phagocytosis in *Biomphalaria glabrata*. *J Parasitol.* v.76 (1).p.45-52, 1990.

FRYER, S.E; BAYNE, C.J. *Schistosoma mansoni* modulation of phagocytosis in *Biomphalaria glabrata*. *J Parasitol.* v.76 (1).p.45-52, 1990.

GIOVANELLI, A, SOARES M. S, D'ANDRÉA, P. S, LESSA, M.M. G E REY L. Abundancia e infecção do molusco *Biomphalaria glabrata* pelo *Schistosoma mansoni* no Estado do Rio de Janeiro. *Rev. Saúde Pública.* v.35, n.6.p- 532-530, 2001.

GIOVANELLI, A., VIEIRA, M.V. & COELHO DA SILVA, C.L.P.A. Apparent competition through facilitation between *Melanoides tuberculata* and *Biomphalaria glabrata* and the control of schistosomiasis. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 98.p.429-431. 2003.

GOMEZ PEREZ, J.; VARGAS, M. & MALEK, E.A. Displacement of *Biomphalaria glabrata* by *Thiara granifera* under natural conditions in the Dominican Republic. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 86(7).p.341-348. 1991.

GOWER, C.R and WEBSTER, J.P. Intraspecific competition and the evolution of virulence in a parasitic trematode. *Evolution*, 59(3).p.544-553, 2005.

GUYARD, A., POINTIER, J. P.; THERON, A.; GILLES, A. Mollusques hôtes intermédiaires de la schistosome intestinale dans les petites Antilles : hypothèses sur le rôle de *Biomphalaria glabrata* et *Biomphalaria straminea* en Martinique. *Malacol.* v. 22, p.103-107, 1982.

GUYARD, A.; POINTIER, J. P. Faune malacologique dulciaquicole et vecteurs de la schistosomose intestinale en Martinique. *Ann. Parasitol.*, v. 54, p.193-205, 1979.

HAIRSTON, N.G. *Ecology, selection, and systematics*. Breviora. 414p. p.1-21, 1973.

HAIRSTON, N.G. on the mathematical Analysis of schistosome populations. *Bull. World Health Org.* 33. p.45-62. 1965.

HAIRSTON, N.G. The dynamics of transmission. In: N. Ansari, *Epidemiology and control of Schistosomiasis* (Bilharziasis). S. Karger AG, Basel. p. 250-333, 1973.

HAIRSTON, N.G., D.W. TINKLE, & H.M. Wilbur. Natural selection and the parameters of population growth. *J. Wildl. Mgmt.* v.34, p.681-690, 1970.

HOUSTON, D.C. The adaptations of scavengers. In: Sinclair A. R. E. and Norton-Griffiths, M. (eds.). *Dynamics of an ecosystem*. Chicago Press, Chicago. 263-286.?

JOBIN, W. R.; BROWN, R. A.; FERGUSON, F.F. Biological control of *Biomphalaria glabrata* in major reservoirs in Puerto Rico. *Am. J. Trop. Med. Hyg.*, v.26, p.1018-1024, 1977.

JOBIN, W. R.; LARACUENTE, A.; NEGRON, H. Inexpensive biological control of schistosome transmission in Montebello, Puerto Rico. *Boletín de la Asociación Médica de Puerto Rico*, v.76, p. 157-160, 1984.

JOBIN, W. R.; BERRIOS-DURAN, L. Cost of harvesting and spreading *Marisa cornuarietis* for biological control of *Biomphalaria glabrata* in Aibonito, Puerto Rico. *Bull. Wld. Hlth. Org.*, v.42, p.177-179, 1970.

JOBIN, W.R & MICHELSON, E.H. Mathematical Simulation of an Aquatic Snail Population. *Bull.Org.mond.Santé, Bull.Wld Hlth Org.v.37.p.657-664*, 1967.

JOBIN, W.R.; FERGUSON, F. F.; PALMER, L. K. Control of Schistosomiasis in Guayoma and Arroyo, Puerto Rico. *Bull. Wold. Hlth. Org.v. 42. p.151-156*, 1970.

JONG-BRINK, M., TER MAAT, A., TENSEN, and C.P. NPY in invertebrates: Molecular answers to altered functions during evolution. *Peptides.v. 22, p.309–315*, 2001.

JONG-BRINK, M., TER MAAT, A., TENSEN, and C.P. NPY in invertebrates: Molecular answers to altered functions during evolution. *Peptides.v. 22.p.309–315*, 2001.

JURBERG, P.CABRAL, NETO.J.B, SCHALL, V.T. Molluscide activity of the Aveloz”Plant (Euphorbia Tirucalli, L) on *Biomphalaria glabrata* the mollusk vector of Schistosomiasis. *Mem.Inst.Oswaldo Cruz.v.80.p.423-427*, 1985.

KATZ, N.; ALMEIDA, K. Esquistossomose, xistosa, Barriga d’água. *Cienc. Cult. v. 55, n. 1, p. 38-41*, 2003.

KAWAZOE, U, MAGALHÃES, L.A, HOTTA, L.K, TAKAKU, L. Competição biológica entre *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) e *Biomphalaria tenagophila* (d’Orbigny, 1835) em criadouros naturais no município de Ourinhos, SP (Brasil). *Rev. Saúde Pública 14 n1.p.65-87*. 1980.

KLOETZEL, K. Schistosomiasis in Brazil: does social development suffice?. *Parasitol. Today, v.5.p. 383-391*, 1989.

KREBS, C.J. *Ecological methodology*, 2nd ed. NY, USA. 620, 1999.

KREBS, C.J. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*, 6edn. Haper& Row Publishers, New York, 655.p. 2009.

KREBS, CHARLES J. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. 6 th. San Francisco: Pearson Benjamin Cummings, 655.p. 2009

LOOKER, D.L & ETGES, F.J. Effect of *Schistosoma mansoni* infection on fecundity and perivitelline fluid composition in *Biomphalaria glabrata*. *J.Parasitology*.v.65, n.6.p.880-885, 1979.

LUTZ, A., PENNA, O. Estudos sobre os efeitos da schistosomose no norte do Brasil, por uma comissão de do Instituto Oswaldo Cruz. Relatório e Notas de Viagem apresentadas. *Mem Inst. Oswaldo Cruz* v.10, p. 83-94, 1918.

MACARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. The theory of Island. Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.1967.

MACDONALD, G. *Trans.R.S.Trop.Med. Hyg*.59.p.489-506. 1965.

MACHADO, P. A. The Brazilian program for Schistosomiasis control, 1975 – 1979. *Ann. J. Trop. Med.Hyg*. v. 31, p. 76-86, 1982.

MACIEL, H. Índice endêmico de Schistosomose intestinal no Brasil. *Cienc. Med*. v. 35.p. 149-152, 1925.

MACIEL, H. *Contribuição para o Estudo da Schistosomose intestinal*, Imprensa Naval, Rio de Janeiro, 147. pp, 1925.

MADSEN, H. Biological methods for the control of freshwater snails. *Parasitol*. v. 6, p.237 – 241, 1990.

MADSEN, H. Ecological studies on the intermediate host snails and the relevance to schistosomiasis control. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. v.87.p.249-253.1992

MADSEN, H. Métodos biológicos para o controle de caramujos de água doce. *Parasitol. Today*, v.6.p.237-241.1990.

MALEK, E.A., ROUQUAYROL, M.Z., Experimental infection with *Schistosoma mansoni* of *Biomphalaria straminea* from different parts of the Northeast of Brazil. *Rev. Inst. Med Trop.* v.28 (3), p. 160-165, 1986.

MALEK, E.A & MALEK, R.R, Potential biological control of schistosomiasis intermediate host by helisome snail. *Nautilus*, v.92.p.15-18, 1978.

MANGAL TD, PATERSON S, FENTON A. Effects of Snail Density on Growth, Reproduction and Survival of *Biomphalaria alexandrina* Exposed to *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol. Res.*v.1.p.1-6, 2010.

MARSTON, A. & HOSTETTMANN, K. - Review article number 6: *plant molluscicides*. *Phytochemistry*, v.24. p. 639-652, 1985.

MATTOS, A.C.A, MARTINS-SOUZA, R.L, KUSEL, J.R, COELHO, P.M.Z. Interaction between primary and secondary sporocysts of *Schistosoma mansoni* and the internal defence system of *Biomphalaria* resistant and susceptible to the parasite. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*. In, press 2011.

MELLO, D. A.& BARBOSA, F.S., Estudos sobre os planorbídeos transmissores da esquistossomose mansônica no estado de Sergipe. *Gaz. Med. Bahia* v.69.p.123-126, 1969.

MELLO-SILVA, C.C, VASCONCELLOS, M.C, PINHEIRO, J, RODRIGUES, M.L de A. Physiological changes in *Biomphalaria glabrata* Say, 1818 (Pulmonata: Planorbidae) caused by sub-lethal concentrations of the latex of *Euphorbia splendens* var. *hislopii* N.E.B (Euphorbiaceae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 101: p.3-8. 2006

MEULEMAN, E.A. Host-parasite interrelationships between the freshwater pulmonate *Biomphalaria pfeifferi* and the trematode *Schistosoma mansoni*. *Netherlands J. Zool.*, v. 22.p.355–427, 1972.

MICHELSON, E. H, DUBOIS, L .Competitive interaction between two snails hosts of *Schistosoma mansoni*: laboratory studies on *Biomphalaria glabrata* and *Biomphalaria straminea* .*Rev .Inst .Med .Trop. São Paulo*, v. 21, p.246-253, 1979.

MINCHELLA, D.J, LOVERDE, P.T. Laboratory comparison of the relative success of *Biomphalaria glabrata* stocks which are susceptible and insusceptible to infection with *Schistosoma mansoni*. *Parasitol.* v. 86 (Pt 2).p. 335-44, 1982.

MINCHELLA, D. J.; LOVERDE, P. T. Laboratory compararisons of relative sucesssof *Biomphalaria glabrata* stocks wich are susceptible and insusceptible to infection with *Schistosoma mansoni*. *Parasitol.* v.86, p. 335-344. 1983.

NEGRÃO-CORRÊA, D, ANDRADE, Z.A, BORGES, C, MARTINS-SOUZA, R.L, PEREIRA, C.A. J, COELHO, P.M.Z - Interação *Biomphalaria* e *Schistosoma mansoni*: papel do sistema interno de defesa do molusco na susceptibilidade ao parasito. In: CARVALHO, O.S, COELHO, P.M. Z, LENZI H. *Schistosoma mansoni* & Esquistossomose: uma visão multidisciplinar. Rio de Janeiro: Fiocruz. p. 485-516, 2008.

O'KEEFE, J.H. Population biology of the freshwater snail *Bulinus globosus* on the kenya coast.I. Population Fluctuations in relation to climate. *Journal of Applied Ecology*.v.22.p.73-84, 1985.

OLIVER-GONZALES, J, BAUMAN, P. M, BENENSON, A. S. Effect of the snail *Marisa cornuarietis* on *Australorbis glabratus* in natural bodies of water in Puerto Rico. *Am. J Trop .med .Hyg.* , v.5, p. 290-260, 1956.

ORBIGNY, A. Synopsis terrestrium et fluviatilium mollucorum, in suo per Americam meridional emitinere collectorum. *Magasin de Zoologie*, classe 5(61-62). p. 41- 44, 1835.

PARAENSE, W. L. “Fauna Planorbídica do Brasil”. In: C. S. LACAZ; R. G. BARUZZI & J. W. SIQUEIRA, *Introdução a geografia medica do Brasil*, Edgard Bucher, Editora São Paulo, p.213-239, 1972.

PARAENSE, W. L. The distribution of the molluscan vectors of Schistosomiasis in the Americas. *Brasilia Médica*, v.11.p.11-14, 1975.

PARAENSE, W. L. The schistosome vectors in the Americas. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 96, supl.p.7-16, 2001.

PARAENSE, W. L.; Corrêa, L.R. A potential vector of *Schistosoma mansoni* in Uruguay. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.84, p. 281-288, 1989.

PARAENSE, W.L & CORRÊA, L.R, Further experiments on susceptibility of *Biomphalaria amazonica* to *Schistosoma mansoni*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v.80. p. 259-262, 1985.

PARAENSE, W.L & CORRÊA, L.R. Susceptibility of *Biomphalaria peregrina* of *Schistosoma mansoni*. *Rev. Inst. Med. Trop.* v.15.p. 127-130, 1973.

PARAENSE, W.L .*Biomphalaria amazonica* and *B. cousini*, two new species of Neotropical planorbid molluscs. *Rev. Brasil. Biol* 26: 115-126, 1966.

PARAENSE, W.L .Control of Schistosomiasis mansoni: an Outlook from current expectation. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, 82, Suppl. IV. p.1-12, 1987.

PARAENSE, W.L “Planorbideos hospedeiros intermediários do *Schistosoma mansoni*”, p. 13-30. In: Cunha, A S. Esquistossomose mansoni, Editora Universidade de São Paulo, São Paulo, 1970.

PARAENSE, W.L, DESLANDES, N. Observações sobre a morfologia do *Australorbis glabratus*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 53. p. 87-103. 1955.

PARAENSE, W.L, DESLANDES, N. Observações sobre *Australorbis janseni* (Clessin, 1884). *Rev. Brasil. Biol.* 16. p. 81-102, 1956.

PARAENSE, W.L. & DESLANDES, N., *Australorbis intermedius* SP. N. from Brazil (pulmonata, planorbidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 12(4). p.343-350, 1962.

PARAENSE, W.L. Distribuição dos caramujos no Brasil. In: REIS, F.A.; FARIA, I. & KATZ, N. (Eds). *Modernos Conhecimentos sobre Esquistossomose Mansônica*. Belo Horizonte: *Academia Mineira de Medicina*, 1986.v.14(Suplemento dos Anais 1983/84).

PARAENSE, W.L; CORRÊA, L.R. Susceptibility of *Australorbis tenagophilus* to infection with *Schistosoma mansoni*. *Rev .Inst .Med .Trop. São Paulo*, v.5, p. 23-29, 1963.

PASSOS, A. & AMARAL, R. Esquistossomose mansônica: aspectos epidemiológicos e de controle. *Rev. Soc. Bras. Med. Trop.*, 31(II). p.61-64,1998.

PECE (Programa Especial de Controle da Esquistossomose no Brasil), Brasília: Conselho de Desenvolvimento Social. 1976.

PELLON, A.B, TEIXEIRA, I. *Distribuição geográfica da esquistossomose mansônica no Brasil*. Ministério da Educação e Saúde, Departamento Nacional de Saúde, Divisão de Organização Sanitária. In: VIII Congresso Brasileiro de Higiene. Rio de Janeiro, 1950.

PELLON, A.B, TEIXEIRA, I. *Distribuição geográfica da esquistossomose mansônica no Brasil*. Publicação da “Divisão Sanitária do Ministério da Saúde”, Rio de Janeiro, 1950.

PELLON, A.B, TEIXEIRA, I. *O Inquérito Helmintológico Escolar em cinco estados das regiões Leste, Sul e Centro-Oeste*. Ministério da Educação e Saúde, Departamento Nacional de Saúde, Divisão de Organização Sanitária. In: XI Congresso Brasileiro de Higiene. Curitiba, 1953.

PIANKA, E.R. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* 100.p.33-46. 1966.

PIANKA, E.R. Niche overlap and diffuse competition. *Proc.Nat.Acad.*p.2141-2145, 1974.

PIANKA, E.R. *Zoogeography and speciation of Australian desert lizards: An ecological perspective*.p.127-145, 1972.

PIANKA, E.R.AND H.D.PIANKA. *The Ecology of Moloch horridus* (Lacertilia: Agamidae) in Western Australia .p.90-103, 1970.

PIRAJÁ DA SILVA, M. A. Cercarie Brasileira (Cercaria blanchardi) à queue bifurqué. *Archives de Parasitologie* 15:398, 1912.

PIRES, F.D. A. Esquistossomose mansônica: Dinâmica da Transmissão. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*; v.82 Suppl 4.p.135-137, 1987.

POINTIER, J.P, MCCULLOUGH, F.O controle biológico dos caramujos hospedeiros do *Schistosoma mansoni* na região do Caribe, utilizando *Thiara* spp. *Acta Trop* 46.p. 147-155. 1989.

POINTIER, J.P, TOFFART ,J.L, LEFÈVRE, M. Life tables of freshwater snails of the genus *Biomphalaria* (*B. glabrata*, *B. Alexandrina*, *B. straminea*) and of one of its competitors *Melanoides tuberculata* under laboratory conditions. *Malacol.*,v.33.p. 43-54. 1991.

REY, L. Contribuição para o conhecimento da morfologia, biologia e ecologia dos Planorbídeos brasileiros transmissores da esquistossomose, sua importância em epidemiologia. Rio de Janeiro, *Serviço Nacional de Educação Sanitária*. 217 p., 1956.

RICHARDS, C.S & SHADE, P.C. The genetic variation of compatibility in *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol*, v.73.p.1146-1151. 1987.

RICHARDS, C.S & SHADE, P.C. The genetic variation of compatibility in *Biomphalaria glabrata* and *Schistosoma mansoni*. *J. Parasitol*, v.73: p.1146-1151. 1987.

ROUQUAYROL, M.Z, FONTELES, M.C, ALENCAR, J.E, MATOS, F.J.A, Craveiro A.A. Atividade moluscicida de Óleos essenciais de Plantas do Nordeste brasileiro. *Rev Bras Pesq Méd Biol*.v.13. p.135-143. 1980

ROUQUAYROL, M.Z, SOUZA, M.P, MATOS, F.J.A. ATIVIDADE moluscicida de *Pithecelobium multiflorum*. *Rev Soc Bras Med Trop* v.7. p.11-19. 1973.

SCHALL, V.T, VASCONCELLOS, M.C, ROCHA, R.S, SOUZA, C.P, MENDE, N.M. The control of the schistosome-transmitting snail *Biomphalaria glabrata* by the plant *Molluscicide Euphorbiasplendens* var. *hislopii* (syn *milli*Des. Moul): a longitudinal field study in an endemic area in Brasil. *Acta Trop* 79,p.165-170. 2001

SCHLEGEL, L, POINTIER, J.P, PETITJEAN-ROGET, V, NADEAU, Y, BLATEAU, A, MANSUY, J.M. LE. Contrôle de la schistosomose intestinale de l'île de la Martinique. *Parasite* v.4.p.217-225. 1997.

SHIFF, C. Studies on *Bulinus* (Physopsis) *globosus* in Rhodesia. I – The influence of temperature on the intrinsic rate of increase. *Ann.Trop.Med.Parasit.* v.58. p.94-105, 1964^a.

SHIFF, C. Studies on *Bulinus* (Physopsis) *globosus* in Rhodesia. II – Factors influencing the relationship between age and growth. *Ann.Trop.Med.Parasit.* v.58.p.106 - 115, 1964^b.

SHIFF, C. Studies on *Bulinus* (Physopsis) *globosus* in Rhodesia. III – Binomics of a natural population existing in a temporary habitat. *Ann.Trop.Med.Parasit.* v.58. p.240-255, 1964^b.

SHIFF, C.J. Studies on *Bulinus* (Physopsis) *globosus* in Rhodesia. I: The influence of temperature on the intrinsic rate of natural increase. *Ann. Trop. Med. Parasitol* .p.58-94, 1964^c.

SILVEIRA, A.C. Controle da esquistossomose no Brasil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz*, v. 84, Suppl. I. p. 91-104, 1989.

SMITHERS, S.R. & TERRY, R.J. - The infection of laboratory hosts with cercariae of *Schistosoma mansoni* and the recovery of the adult worms. *Parasitology*.v.55.p.695-700, 1965.

SORENSEN, R.E AND MINCHELLA, D.J. Snail-trematode life history interactions: past trends and future directions. *Parasitology* 123, p.3-18. 2001.

STEINMAN, P. Schistosomiasis and water resources development: systematic review, meta-analysis, and estimates of people at risk. *The Lancet Infectious Diseases United States*, v. 6, n. 7, p. 411-425, 2006.

STURROCK, R .F. Field studies on the population dynamics of *Biomphalaria glabrata* intermediate host of *Schistosoma mansoni* on St. Lucia, West Indies. *Internat. J. Parasitol.* , v.3, p.165-174, 1973.

STURROCK, R. F.; STURROCK, B. M. The influence of temperature on the biology of *Biomphalaria glabrata* (Say), intermediate host of *Schistosoma mansoni* on St. Lucia, West Indies. *Ann. Trop. Med. Parasitol.*v. 66. p. 385-390, 1972.

STURROCK, R.F. &WEBBE, G. The application of catalytic models to Schistosomiasis in snails. *J. Helminthol.*v. 45. p.189-200. 1971.

STURROCK, R.F. Ecological notes on habitats of the freshwater snail *Biomphalaria glabrata*, intermediate host of *Schistosoma mansoni* on St. Lucia, West Indies. *Carb. J. Sci* .v.14,p. 149-162, 1974.

STURROCK, R.F.; STURROCK, B. M. Observations on some factors affecting the growth rate and fecundity of *Biomphalaria glabrata* (Say). *Ann. Trop. Med. Parasitol.* , v.64, p. 349-355, 1970.

THORNHILL, J. A., JONES, J. T. & KUSEL, J. R. Increased oviposition and growth in immature *Biomphalaria glabrata* after exposure to *Schistosoma mansoni*. *Parasitol.*v. 93.p. 443-450.1986.

THORNHILL, J. A., JONES, J. T. & KUSEL, J. R. Increased oviposition and growth in immature *Biomphalaria glabrata* after exposure to *Schistosoma mansoni*. *Parasitol.*v. 93, p.443-450. 1986.

TUNHOLI, V. M, LUSTRINO, D.TUNHOLI, A, VINÍCIUS, M, MELLO-SILVA, C. C; MALDONADO, A., PINHEIRO, J, RODRIGUES, M.L.A. Lipid levels in *Biomphalaria glabrata* infected with different doses of *Echinostoma paraensei* miracidia. *Exp. Parasitol.* 128 (3). p. 212-216, 2011.

UPTHAM, E. S. Exposure of caged *Biomphalaria glabrata* (Say) to investigate dispersion of miracidia of *Schistosoma mansoni* sambon in outdoor habitats in St. Lucia. *J. helminthol.*v. 46. p.297-306.1972.

VITORINO, R.R, SOUZA, F.P. C, COSTA, A.P, JUNIOR, F.C., SANTANA, L.A., GOMES, A.P. Esquistossomose mansônica: diagnóstico, tratamento, epidemiologia, profilaxia e controle. *Rev. Bras. Clin. Med.*v.10 (1). p.39-45, 2012.

WEBB, G. Molluscicides in the control of Schistomiasis in England Kingdom. *UNDP/World Sank/WHO.* v. 01, p. 21-26, 1987.

WEBB.C. Bull. The transmission of *Schistosoma haematobium* in na área of lake Province Tanganyika. *Bulletin of the World health Organization.* v.27.p.59-85, 1962.

WEBBE, G. & JORDAN, P. Control. In: JORDAN, P. WEBBE, G. & STURROCK, R. *Human Schistosomiasis.* Cambridge: Cambridge University Press, 1993.

WHO, Schistosomiasis. Disponível em:

<http://www.who.int/Schistosomiasis/em/index.html>, acesso em:05/01/2013.

WOOLHOUSE, M.E. On the application of mathematical models of schistosome transmission dynamics. *Acta. Trop* v. 50, n.3, p.189-204, 1992.

WOOLHOUSE, M.E.J & CHANDIWANA, S.K. Population biology of the freshwater snail *Bulinus globosus* in the Zimbabwe. *Journal of Applied Ecology.*v.27.p.41-59, 1990a.

WOOLHOUSE, M.E.J & CHANDIWANA, S.K. Population dynamics model for *Bulinus globosus*, intermediate host for *Schistosoma haematobium*, in river habitats. *Acta tropica*, v.47.p. 151-160, 1990b.

WOOLHOUSE, M.E.J, CHANDIWANA, S.K. The epidemiology of Schistosome infections of snails: taking the theory in to the field. *Parasit. Today*.v.6, n.3.p. 65-70, 1990.

WOOLHOUSE, M.E.J. & CHANDIWANA, S.K. Spatial and temporal heterogeneity in the population dynamics of *Bulinus globosus* and *Biomphalaria pfeifferi* and the epidemiology of their infection with schistosomes. *Parasitol.*, v.98.p.21-34, 1989

WRIGHT, C. A. *Flukes and snails*. London, George Allen and Unwin, (Science of Biology Series, 4).1971.

WRIGHT, W.R. *Geographical Distribution of Schistosomes and their Intermediate hosts*.in: *Epidemiology and Control of Schistosomiasis (Bilharziasis)*, Ed. N. Ansari, World Health Organization, p. 32-249 1973.