

UNIVERSITA' DEGLI STUDI DI MILANO

Facoltà di Medicina Veterinaria

Corso di Laurea in Medicina Veterinaria

Dipartimento di Patologia Animale, Igiene e Sanità Pubblica Veterinaria

Sezione di Patologia Generale e Parassitologia Veterinaria



**PARASSITI ABOMASALI: DETERMINAZIONE DEI
SOGGETTI MAGGIORMENTE INFESTATI ED INFESTANTI
ATTRAVERSO SESSO ED ETA' DELL'OSPITE**

Relatore: Prof. Paolo LANFRANCHI

Correlatore: Dott. Nicola FERRARI

Tesi di Laurea di:

Roberta PEDROTTI

Matricola N. 676636

Anno Accademico 2009-2010

Ai miei genitori ed alle mie sorelle

INDICE

Introduzione	1
Scopo della tesi	7
Materiali e metodi	7
Analisi dell'elmintofauna abomasale	8
Indagine copromicroscopica	9
Analisi statistiche	11
Risultati	14
Analisi dell'elmintofauna abomasale	14
Indagine copromicroscopica	16
Effetto dell'età sul parassitismo nei maschi	18
Effetto dell'età sul parassitismo nelle femmine	23
Discussione	26
Conclusioni	31
Bibliografia	33
Ringraziamenti	39

INTRODUZIONE

I macroparassiti gastrointestinali sono un'importante causa di patologia e nella realtà zootecnica possono determinare ingenti perdite economiche dovute a cali delle produzioni, ai costi dei trattamenti profilattici e terapeutici ed alle eventuali morti degli animali (Barger, 1982; Donald & Waller, 1982). Nelle specie selvatiche, invece, ai parassiti è stata riconosciuta in particolare la capacità di influenzare la dinamica di popolazione (Anderson & May, 1978, Gulland, 1995; Grenfell & Gulland 1995; Moller, 1997).

Poiché l'effetto patogeno dei parassiti dipende dall'intensità di infestazione (Mehlhorn & Armstrong, 2001), risulta importante comprendere i meccanismi che la influenzano al fine di identificare quali siano gli individui maggiormente infestati (Shaw & Dobson, 1995). Questi, oltre ad essere i soggetti maggiormente colpiti dall'effetto patogeno dei parassiti stessi, possono essere anche i responsabili dell'emissione del maggior numero di forme di eliminazione, giocando un ruolo principale nella trasmissione e nel mantenimento dell'infestazione parassitaria (Shaw & Dobson, 1995). Conoscere come i parassiti si distribuiscono all'interno della popolazione risulta quindi importante per capire l'interazione ospite-parassita e le relative conseguenze. Inoltre, a livello applicativo, la comprensione dei meccanismi che regolano l'infestazione permetterà una pianificazione più mirata degli interventi di controllo antiparassitario attraverso un trattamento mirato su di un gruppo ristretto di individui (Woolhouse *et al.*, 1997).

Diversi studi (Anderson & Gordon, 1982; Shaw & Dobson, 1995) hanno osservato che i macroparassiti sono aggregati all'interno della loro popolazione ospite ovvero la maggior parte degli individui ospite possiede un ridotto numero di parassiti, mentre una piccola percentuale degli ospiti presenta un'elevata carica parassitaria.

Questa eterogeneità nella carica parassitaria all'interno della popolazione ospite è dovuta a fattori intrinseci ed estrinseci all'ospite che possono determinare differenze nella sensibilità e nell'esposizione all'infestazione parassitaria (Wilson *et al.*, 2002). Tra i fattori intrinseci si possono annoverare specie, età, sesso, condizione corporea, genetica e comportamento dell'ospite, mentre tra i fattori estrinseci possono essere considerati la

genetica dei parassiti, la distribuzione spaziale delle larve dei parassiti e la stagionalità degli stessi (Wilson *et al.*, 2002).

Ogni fattore, in ragione diversa, è in grado di predisporre un soggetto all'infestazione parassitaria e, quindi, comprendere il ruolo giocato dai diversi fattori nel determinare l'intensità dell'infestazione parassitaria risulta di fondamentale importanza per conoscere gli individui maggiormente infestati.

Focalizzando l'attenzione sull'effetto dei fattori intrinseci all'ospite, sesso ed età giocano un ruolo fondamentale nel determinare l'intensità di infestazione.

Per quanto concerne il sesso, diversi studi hanno riconosciuto che nei mammiferi i maschi tendono ad essere maggiormente infestati rispetto alle femmine (Poulin, 1996; Schalk & Forbes, 1997). I maschi, inoltre, si sono rivelati essere gli individui più importanti nella trasmissione e nel mantenimento dell'infestazione parassitaria all'interno della popolazione ospite (Perkins *et al.*, 2003; Ferrari *et al.*, 2004; Skorping & Jensen, 2004).

Le cause di questa predisposizione sono state ricondotte a meccanismi ecologici e fisiologici differenti nei due sessi (Folstad & Karter, 1992; Zuk & McKean, 1996; Moore & Wilson, 2002; Stoehr & Kokko, 2006). Tra i fattori ecologici possono essere inclusi differenze nel comportamento, nella composizione della dieta e nella dimensione corporea tra maschi e femmine, mentre le cause fisiologiche comprendono differenze ormonali e del metabolismo energetico tra i due sessi (Wilson *et al.*, 2002).

In particolare, in buona parte dei mammiferi risultano particolarmente evidenti la differenza nella dimensione corporea e l'azione degli ormoni sessuali nei due sessi. I maschi tendono, infatti, ad avere dimensioni maggiori rispetto alle femmine, il che determina una maggiore richiesta energetica e quindi l'assunzione di una quantità superiore di cibo, aumentando in questo modo l'esposizione a larve infestanti di parassiti gastrointestinali (Hutchings *et al.*, 2000; Moore & Wilson, 2002).

Le maggiori dimensioni dei maschi sono dovute anche all'effetto anabolico del testosterone, il quale, oltre a determinare lo sviluppo morfologico e funzionale completo dei caratteri sessuali secondari maschili (Rindi & Manni, 1980), influenza il comportamento riproduttivo in termini di aggressività e competitività determinando i combattimenti per l'accesso alla riproduzione come è stato riscontrato in diverse

popolazioni di ungulati (Lincoln, 1998; Hoby *et al.*, 2006; Malo *et al.*, 2009). Il testosterone è un ormone in grado di deprimere sia la risposta cellulo-mediata sia quella umorale determinando una maggiore predisposizione alle malattie in generale e, più in particolare, una maggiore suscettibilità alle infestazioni parassitarie (Grossman, 1985). Anche il rilascio di corticosteroidi in situazioni di stress, come durante i combattimenti riproduttivi oppure in corso di infezioni/infestazioni, determina un'ulteriore diminuzione della capacità immunitaria dell'ospite (Poiani *et al.*, 2000).

Gli effetti degli ormoni sessuali risultano importanti anche nelle femmine: nelle pecore e nelle capre, infatti, è possibile osservare un aumento dell'emissione di uova di parassiti gastrointestinali durante la tarda gravidanza ed all'inizio della lattazione (Chartier *et al.*, 1998; Beasley *et al.*, 2010), fenomeno definito periparturient rise. Peraltro, negli animali a vita libera, la maggiore capacità infestante presente in questo periodo è stata documentata anche nelle femmine di bighorn (*Ovis canadensis*) (Festa-Bianchet, 1989; Pelletier *et al.*, 2005).

L'età dell'ospite è un altro fattore di fondamentale importanza per l'infestazione parassitaria in quanto riflette indirettamente il tempo in cui l'ospite risulta esposto alle infestazioni parassitarie. Hudson e Dobson (1995) hanno osservato tre tipi di relazione tra l'età dell'ospite e l'intensità dell'infestazione parassitaria: nel I tipo i parassiti sono costantemente acquisiti dall'ambiente nel corso della vita e, quindi, la carica parassitaria aumenta con l'età dell'ospite in maniera costante e lineare; nel II tipo, dopo un iniziale incremento, si assiste ad un equilibrio tra il tasso di acquisizione e perdita dei parassiti (ad es. dovuto alla mortalità dei parassiti stessi) con asintoto del numero medio di parassiti per ospite. Infine, nel III tipo, la curva età dell'ospite - intensità dell'infestazione parassitaria è convessa, ossia la carica parassitaria diminuisce dopo un iniziale aumento (Figura 1).

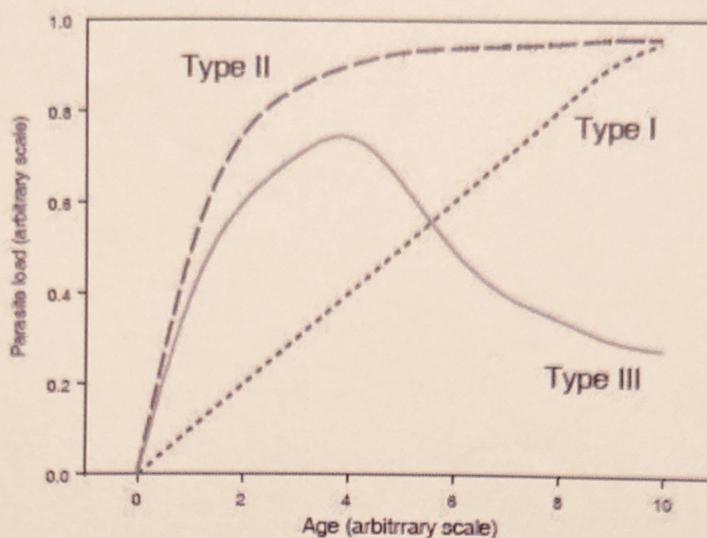


Figura 1. Ipotetiche curve età dell'ospite - intensità dell'infestazione parassitaria (Hudson & Dobson, 1995).

Quest'ultimo pattern è il risultato dell'influenza di diversi meccanismi quali la mortalità dell'ospite indotta dal parassita, l'immunità acquisita dell'ospite, i cambiamenti legati all'età dell'individuo nella suscettibilità ed esposizione all'infestazione parassitaria e la capacità da parte dell'operatore di determinare con accuratezza la carica parassitaria negli individui di età diversa (Wilson *et al.*, 2002). Tra tutti questi meccanismi, nelle infestazioni da macroparassiti nell'uomo, in ruminanti domestici ed in animali da laboratorio, l'immunità acquisita riveste un ruolo chiave nel determinare la convessità nella curva età-intensità (Anderson & May, 1985; Crombie & Anderson, 1985; Dobson *et al.*, 1990), in quanto è in grado di regolare la capacità di impianto, sopravvivenza, maturazione e riproduzione dei parassiti all'interno dell'ospite.

Tendenzialmente, all'aumentare dell'età dell'ospite si avrà un incremento della carica parassitaria, in seguito al quale, in base all'interazione ospite-parassita, si potrà osservare o meno una diminuzione della carica parassitaria stessa (Wilson *et al.*, 2002).

Alla luce di quanto sopra, è possibile comprendere come i vari fattori, in particolare il sesso e l'età, risultino essere di grande interesse in quanto possono causare e modificare l'eterogeneità nella carica parassitaria influenzando la dinamica di mantenimento e di trasmissione dell'infestazione parassitaria tra gli individui della

popolazione ospite. In questo senso, i soggetti maggiormente infestati dovrebbero essere i maschi adulti in quanto più predisposti all'infestazione parassitaria a causa delle dimensioni, dell'assetto ormonale, del comportamento e del maggior tempo di esposizione all'infestazione parassitaria. Inoltre, in quanto più infestati, i maschi adulti potrebbero eliminare un maggior numero di uova e quindi avere una maggiore capacità di infestazione rispetto alle altre classi di individui.

Per testare questa ipotesi abbiamo utilizzato lo stambecco alpino (*Capra ibex*) come specie ospite modello. Esso risulta particolarmente idoneo a studiare l'effetto del sesso e dell'età nella dinamica dell'infestazione parassitaria in quanto presenta uno spiccato dimorfismo sessuale sia per quanto riguarda l'aspetto morfologico sia per il marcato effetto dell'età sulla sopravvivenza (Toïgo *et al.*, 2007). Inoltre lo stambecco risulta essere filogeneticamente molto prossimo alle capre domestiche con le quali può ibridarsi (Couturier, 1962) e, pertanto, le analisi effettuate su di esso possono avere una valenza comparativa in ambito di animali da reddito.

I maschi di stambecco possiedono maggiori dimensioni delle corna ed un peso doppio rispetto alle femmine (Michallet *et al.*, 1994). Le dimensioni del corpo e delle corna dei maschi dipendono dal livello di testosterone (Decristophoris *et al.*, 2007) e sono importanti per stabilire il rango sociale in base al quale l'animale potrà accedere o meno alla stagione riproduttiva (Mustoni *et al.*, 2002).

Per quanto concerne l'effetto dell'età, le differenti strategie di sopravvivenza tra i sessi comportano che gli stambecchi maschi siano caratterizzati da una elevata sopravvivenza nei primi anni di vita associata ad una lenta crescita corporea (Toïgo *et al.*, 2007). Successivamente, una volta raggiunto il peso da adulto, verso gli 8-9 anni (Giacometti *et al.*, 1997), si assiste ad un rapido declino della loro sopravvivenza in quanto le limitate risorse trofiche vengono maggiormente allocate nella riproduzione a discapito della sopravvivenza (Toïgo *et al.*, 2007). Al contrario, gli individui di sesso femminile presentano un tasso di sopravvivenza più o meno costante con l'età e, negli anni sfavorevoli, allocano le risorse maggiormente nella sopravvivenza a discapito della riproduzione (Figura 2) (Toïgo & Gaillard, 2003; Gaillard & Yoccoz, 2003; Toïgo *et al.*, 2007). Le differenze nella sopravvivenza tra i due sessi sono state attribuite alla particolare modalità riproduttiva degli stambecchi maschi, i quali investono maggiori risorse nella crescita per raggiungere una posizione sociale dominante che gli consentirà

di avere un maggiore successo riproduttivo (Toigo *et al.*, 2007). Tuttavia, a causa delle elevate richieste energetiche imposte dalla continua crescita, i maschi risultano essere più suscettibili alla restrizione alimentare soprattutto in condizioni ambientali sfavorevoli (Toigo *et al.*, 2007). Nelle pecore Soay (*Ovis aries*) è stato osservato che la restrizione alimentare è in grado di determinare una diminuzione della capacità immunitaria, predisponendo ad infezioni/infestazioni, le quali a loro volta possono aggravare lo stato di malnutrizione dovuto alla limitazione del cibo creando così un circolo vizioso che può portare anche alla morte dell'animale (Gulland, 1992).

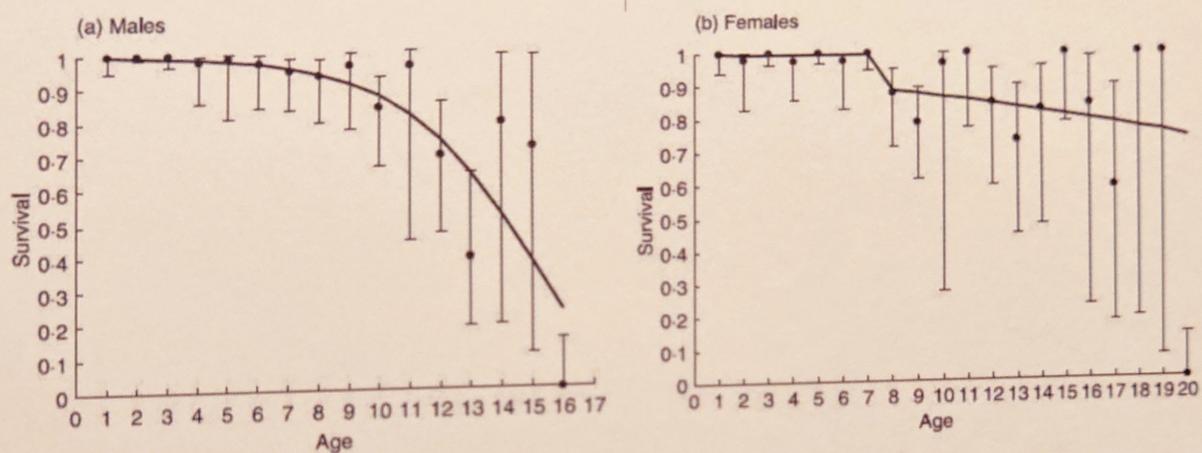


Figura 2. Variazione della sopravvivenza in relazione all'età in stambecchi maschi (a) e femmine (b) (Toigo *et al.*, 2007).

Gli stambecchi, infine, sono caratterizzati anche da differenze comportamentali nell'utilizzo dell'habitat e, al di fuori della stagione riproduttiva, maschi e femmine vivono in ambienti separati (Villaret & Bon, 1995; Villaret *et al.*, 1997; Grignolio *et al.*, 2007). Questo comportamento è stato dimostrato avere implicazioni nella trasmissione dell'infestazione (Ferrari *et al.*, 2010).

Per le caratteristiche sopra esposte, lo stambecco risulta quindi essere un modello ideale per lo studio dell'effetto del sesso e dell'età nella dinamica di mantenimento e trasmissione dell'infestazione parassitaria.

SCOPO DELLA TESI

Lo scopo di questa ricerca consiste nel verificare, utilizzando lo stambecco alpino come modello di studio, se è possibile identificare attraverso sesso ed età dell'ospite i soggetti maggiormente infestati ed infestanti. Inoltre, è stato testato se questi individui possono essere riconosciuti nei maschi adulti.

MATERIALI E METODI

L'attività di ricerca si è basata sia su indagini copromicroscopiche effettuate direttamente su campioni raccolti nel Parco Nazionale del Gran Paradiso sia sull'elaborazione di dati scaturiti da precedenti indagini relative all'elmintofauna abomasale di stambecchi abbattuti nel Canton Grigioni (CH).

Poiché l'indagine copromicroscopica è stata condotta sulla base anche di quanto acquisito nelle suddette precedenti indagini, i dati provenienti dagli esami abomasali vengono riportati per primi. Inoltre, gli accertamenti per valutare l'effetto del sesso e dell'età sull'intensità di infestazione e di emissione sono stati focalizzati su *Teladorsagia circumcincta* e *Marshallagia marshalli* in rapporto ai dati disponibili in letteratura. In effetti, nell'ambito di una comunità elmintica abomasale composta da 12 specie appartenenti alla famiglia dei *Trichostrongilidae* ed evidenziata in diverse popolazioni di stambecchi sulle Alpi, *T. circumcincta* e *M. marshalli* risultano le più abbondanti (Balbo, 1973; Balbo *et al.*, 1973; Balbo *et al.*, 1978, Lanfranchi *et al.*, 1995; Zaffaroni *et al.*, 2000), rappresentando rispettivamente il 52% ed il 32% di tutti i parassiti (Zaffaroni *et al.*, 2000).

ANALISI DELL'ELMINTOFAUNA ABOMASALE

Sono stati utilizzati dati disponibili presso la sezione di Parassitologia scaturiti dall'esame parassitologico di abomasi provenienti da stambecchi abbattuti nel Canton Grigioni (CH) nel corso delle stagioni venatorie (ottobre – inizio dicembre) dei trienni 1989-1991 e 2007-2009. Il database è relativo all'analisi di 94 abomasi provenienti da 48 stambecchi maschi e 46 femmine (Tabella 1).

Tabella 1. Numero abomasi analizzati nei trienni 1989-1991 e 2007-2009.

	1989	1990	1991	2007	2008	2009	Totale
Maschi	0	8	0	18	19	3	48
Femmine	2	13	5	12	13	1	46

Gli abomasi erano stati processati secondo le usuali tecniche per il riscontro degli elminti (MAFF, 1986) ed i parassiti maschi rinvenuti erano stati classificati utilizzando le chiavi di identificazione di Biocca *et al.* (1982), Drozd (1965) e Skryabin (1991), seguendo la nomenclatura proposta da Durette-Desset (1989).

In questa indagine, i seguenti morfotipi sono stati considerati appartenere alle singole specie:

- *Teladorsagia circumcincta*, *T. trifurcata*, *T. davtiani* (*T. pinnata*) formanti il *T. circumcincta* complex (Grillo *et al.*, 2007);
- *Marshallagia marshalli*, *M. occidentalis* formanti il *M. marshalli* complex (Dallas *et al.*, 2001);
- *Ostertagia leptospicularis* e *O. kolchida* considerati *O. leptospicularis* (Manfredi *et al.*, 2007);
- *Ostertagia lyrata* e *O. ostertagi* considerati *O. ostertagi* (Zarlenga *et al.*, 1998).

INDAGINE COPROMICROSCOPICA

L'indagine è stata condotta nell'area di studio di Levionaz, Valsavarenche (AO), situata tra i 2300 e i 3820 metri s.l.m. all'interno del Parco Nazionale del Gran Paradiso, dove, a partire dal 1999, sono stati marcati individui sia di sesso maschile che femminile tramite radiocollari e/o targhe auricolari (5x6 cm circa) al fine di riconoscere individualmente i soggetti. Relativamente al periodo di studio, nel 2008 e nel 2009 i maschi marcati erano, rispettivamente, 42 e 31 mentre le femmine marcate erano 10 e 4, rispettivamente.

Raccolta dei campioni fecali

La raccolta delle feci è stata effettuata da giugno a settembre per gli animali di entrambi i sessi nel 2008, mentre nel 2009 da giugno a settembre per i maschi e da luglio a settembre per le femmine.

I campioni fecali sono stati ottenuti durante la prima settimana di ogni mese da stambecchi marcati. Le feci sono state raccolte, immediatamente dopo la defecazione, in sacchetti di plastica su cui sono stati annotati i dati relativi all'identità dell'individuo e al momento della raccolta (data, ora e località) e sono state conservate ad una temperatura di 4°C prima delle analisi al fine di inibire lo sviluppo delle uova.

Sono stati raccolti un totale di 319 campioni nel biennio di indagine in cui non è stato sempre possibile ottenere per ciascun individuo tutti i campionamenti mensili (Tabella 2).

Tabella 2. Individui marcati e numero di campioni fecali raccolti nel biennio 2008-2009.

	Maschi marcati	N° campioni da individui di sesso maschile	Femmine marcate	N° campioni da individui di sesso femminile	Totale campioni raccolti
Anno 2008	42	179	10	35	214
Anno 2009	31	95	4	10	105

Analisi dei campioni fecali

Le analisi copromicroscopiche sono state eseguite nel laboratorio presso il Centro Studi Fauna Alpina del Parco Nazionale del Gran Paradiso in località Degioz, Valsavarenche (AO).

Per determinare il numero delle uova per grammo di feci (UPG) è stata utilizzata la tecnica McMaster modificata: per ogni campione si è proceduto stemperando in un mortaio $5 \pm 0,05$ g di feci, prelevati da punti diversi del campione, in 30 ml di soluzione sovrasatura di NaCl. La soluzione veniva mantenuta, attraverso un termostato, alla temperatura costante di 21°C e prima dell'inizio delle analisi veniva verificato attraverso un densimetro ad immersione che la densità fosse \geq a 1200 g/l. Il composto omogeneizzato veniva filtrato attraverso un colino e la sospensione ottenuta, accuratamente mescolata al fine di rendere omogenea la sospensione di uova nella soluzione, veniva posta nelle due celle di una camera McMaster attraverso doppia pipettatura. Dopo circa 5 minuti, all'ingrandimento 10x, venivano osservate, identificate e contate al microscopio le uova presenti all'interno dei reticoli, escludendo dal conteggio le uova sovrapposte alle linee dei reticoli. Il numero di uova contate nelle due camere è stato sommato e, quindi, moltiplicato per 20 per ottenere il valore UPG.

La procedura è stata ripetuta due volte per ogni campione fecale e per i campioni i cui valori di UPG differivano in misura maggiore del 30% nelle due prove è stata effettuata una terza analisi in seguito alla quale venivano considerati validi i due valori che presentavano minore scarto, al fine di minimizzare possibili errori di misurazione. Per quattro campioni non è stato possibile effettuare la terza prova a causa dell'esiguità dei medesimi.

Durante ciascuna analisi, oltre al numero totale di uova, sono state registrate anche le uova appartenenti ai generi *Marshallagia* spp. e *Nematodirus* spp.. Relativamente alle altre specie di *Trichostrongilidae*, considerando che l'identificazione attraverso il riconoscimento morfologico delle uova risulta non sempre possibile e che il 75% dei parassiti rinvenuti nell'abomaso, escludendo *M. marshalli*, sono riconducibili a *T. circumcincta* (Zaffaroni *et al.*, 2000), l'UPG dopo la sottrazione delle UPG di *Marshallagia* spp. e *Nematodirus* spp. è stato considerato come un indice dell'eliminazione di *T. circumcincta*.

Poiché *T. circumcincta* e *M. marshalli* si localizzano a livello abomasale, mentre *Nematodirus spp.* si localizza a livello di intestino tenue (Urquhart *et al.*, 1998; Taylor *et al.*, 2010), in questo studio verranno prese in considerazione solamente le prime due specie.

ANALISI STATISTICHE

I dati abomasali e copromicroscopici sono stati inizialmente analizzati attraverso Modelli Generalizzati Lineari (GLM) per verificare differenze dirette tra i sessi e differenze indirette del sesso sull'effetto dell'età sull'intensità d'infestazione e di emissione di *T. circumcincta* e *M. marshalli*. È stato inoltre valutato se l'effetto temporale, ossia anno e mese di campionamento, influenzassero le variabili risposta e, quando significativi, sono stati inseriti quali covariate nelle ulteriori analisi.

Successivamente, al fine di valutare la natura dell'effetto dell'età sull'infestazione ed emissione parassitaria, sono stati calcolati diversi modelli generalizzati lineari e ad effetti misti (GLMMs) che rispecchiassero diversi meccanismi di azione. In particolare, il tempo è un "fenomeno" continuo, ma può essere espresso anche in maniere discreta. L'età può essere quindi considerata o come variabile continua oppure attraverso classi di età discrete (es. giovani, sub-adulti, adulti). Queste ultime, in particolare, possono essere definite attraverso diverse caratteristiche biologiche.

Sono stati quindi analizzati i seguenti modelli includenti diversi effetti dell'età:

➤ Effetto discreto per classi di età

- $\Phi_{\text{sopravvivenza}}$ -> carica parassitaria in funzione di 4 classi di età definite da Gaillard *et al.* (2004) in base alla sopravvivenza (1 anno yearling, 2-8 anni prime age, 9-13 anni old adult, >13 anni senescent);
- $\Phi_{\text{accoppiamento}}$ -> carica parassitaria in funzione di 3 classi di età definite da Brivio *et al.* (2010) in base alle modalità di accoppiamento dei maschi (<9 anni adult coursing, 9-11 anni adult tending, >11 anni old);
- Φ_{habitat} -> carica parassitaria in funzione di 3 classi di età definite da Grignolio *et al.* (2007) in base all'uso dell'habitat da parte dei maschi (2-5 anni young, 6-11 anni prime age, >11 anni senescent);
- Φ_{discreta} -> carica parassitaria in funzione di ciascun anno di età.

➤ Effetto continuo dell'età

- Φ_{continua} -> carica parassitaria in funzione dell'età quale variabile continua. Questo modello esprime un effetto dell'età lineare sulla carica parassitaria (Figura 3 - Type I);
- $\Phi^{\wedge}2$ -> carica parassitaria in funzione dell'età quale variabile continua considerando un effetto polinomiale alla 2^a potenza. Questo modello permette di evidenziare un effetto dell'età convesso sulla carica parassitaria (Figura 3 - Type II);
- $\Phi^{\wedge}3$ -> carica parassitaria in funzione dell'età quale variabile continua considerando un effetto polinomiale alla 3^a potenza. Questo modello permette di evidenziare flessi nell'effetto dell'età sulla carica parassitaria (Figura 3 - Type III).

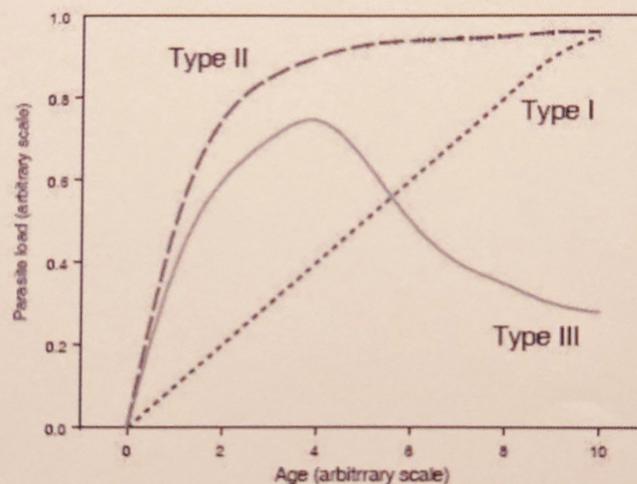


Figura 3. Ipotetiche curve età dell'ospite - intensità dell'infestazione parassitaria (Hudson & Dobson, 1995).

Questi modelli sono stati tra loro comparati secondo la teoria dell'informazione attraverso l'Akaike Information Criterion (AIC) per identificare il modello che meglio descrivesse i dati (Bunham & Anderson, 2002). Inoltre è stata calcolata la differenza tra i valori di AIC del modello migliore e gli altri modelli candidati (Δ_i AIC) in quanto è possibile identificare modelli che offrono un sostanziale supporto ($0 < \Delta_i$ AIC < 2), modelli che forniscono un considerevole minor supporto ($2 < \Delta_i$ AIC < 7) e modelli che non offrono alcun supporto (Δ_i AIC > 10) all'interpretazione dei dati.

È stato, inoltre, calcolato il rapporto di evidenza (ER), che esprime quanto il migliore modello sia relativamente più verosimile rispetto agli altri modelli candidati proposti ed il peso di Akaike (w_i) che può essere considerato una misura della probabilità che il modello in questione sia il migliore modello tra quelli candidati (Symonds & Moussalli, 2010; Bunham & Anderson, 2002).

Al fine di rendere l'AIC dei modelli confrontabile tra di loro, le variabili risposta, ossia il numero di elminti e di UPG, sono state preventivamente trasformate tramite \log_{e+1} .

Inoltre, nel caso dei conteggi di uova, dal momento che i dati rappresentano misure ripetute dello stesso individuo, per non violare l'assunto di indipendenza dei dati, il codice dell'individuo ospite è stato inserito quale variabile random nei modelli ad effetti misti sviluppati (GLMMs).

RISULTATI

Analisi dell'elmintofauna abomasale

L'indagine si è sviluppata a partire dal database messo a disposizione da cui è emersa la presenza di 9 specie di elminti. In particolare, *Teladorsagia circumcincta* complex e *Marshallagia marshalli* complex rappresentano, rispettivamente, il 53% e il 38% del totale dei parassiti riscontrati (Tabella 3).

Tabella 3. Parassiti abomasali ed indici epidemiologici di prevalenza ed abbondanza media.

Specie elmintica	Prevalenza (%) ± S.E.	Abbondanza media ± S.E.
<i>Teladorsagia circumcincta</i> complex	92,6% ± 5,3%	440 ± 47
• <i>T. circumcincta</i>	89,4% ± 6,2%	422 ± 46
• <i>T. pinnata</i>	29,8% ± 9,2%	9 ± 2
• <i>T. trifurcata</i>	17% ± 7,6%	4 ± 1
<i>Marshallagia marshalli</i> complex	97,9% ± 2,9%	317 ± 32
• <i>M. marshalli</i>	86,2% ± 7%	236 ± 29
• <i>M. occidentalis</i>	79,8% ± 8,1%	81 ± 10
<i>Trichostrongylus axei</i>	30,9% ± 9,3%	41 ± 21
<i>Ostertagia ostertagi</i>	26% ± 9%	9 ± 2
<i>Trichostrongylus vitrinus</i>	16% ± 7,4%	11 ± 4
<i>Ostertagia leptospicularis</i>	16% ± 7,4%	4 ± 1
<i>Trichostrongylus capricola</i>	10% ± 6%	5 ± 2
<i>Haemonchus contortus</i>	2,1% ± 3%	0,3 ± 0,2
<i>Trichostrongylus colubriformis</i>	1% ± 2%	0,1 ± 0,1

Tutti gli animali sono risultati infestati da almeno una specie parassita con un'abbondanza media di 1891 ± 125 (± S.E.) elminti per individuo.

T. circumcincta è risultata presente nel 92,6% ± 5,3% (± S.E.) dei soggetti esaminati con un'abbondanza media di 440 ± 47 (± S.E.) elminti/individuo. Quest'ultima è risultata essere influenzata dal sesso con valori pari a 633 ± 77 (± S.E.) e 239 ± 33 (± S.E.) elminti/individuo nei maschi e nelle femmine, rispettivamente. Non è stato riscontrato un effetto significativo dell'età presa singolarmente, mentre

l'interazione tra il sesso e l'età è risultata significativa (Tabella 4). Infine l'anno di campionamento è risultato influenzare l'abbondanza di *T. circumcincta*.

Tabella 4. Influenza del sesso, dell'età e dell'anno di campionamento sull'abbondanza di *T. circumcincta*.

Fattore	Devianza	g. l.	P
Sesso	8,453	1	0,003
Età	1,561	1	0,211
Sesso*Età	4,156	1	0,041
Anno	19,391	5	0,001

M. marshalli è stata riscontrata nel $97,9\% \pm 2,9\%$ (\pm S.E.) dei soggetti esaminati con un'abbondanza media di 317 ± 32 (\pm S.E.) elminti/individuo. Quest'ultima è risultata essere differente tra i sessi: i maschi presentano 370 ± 51 (\pm S.E.) elminti/individuo e le femmine 261 ± 35 (\pm S.E.) elminti/individuo. Anche in questo caso l'effetto del fattore età da solo non è risultato significativo, mentre l'interazione tra l'età e il sesso è risultata di poco superiore ai limiti di significatività (Tabella 5).

Tabella 5. Influenza del sesso, dell'età e dell'anno di campionamento sull'abbondanza di *M. marshalli*.

Fattore	Devianza	g. l.	P
Sesso	4,390	1	0,036
Età	2,822	1	0,092
Sesso*Età	3,710	1	0,052
Anno	4,124	5	0,531

Indagine copromicroscopica

Le analisi copromicroscopiche hanno evidenziato una emissione media di 350 ± 17 (\pm S.E.) UPG totali per individuo. Rispetto all'emissione di uova, il 99,6% ed il 34,2% dei maschi risulta positivo, rispettivamente, a *T. circumcincta* e *M. marshalli*, mentre gli individui di sesso femminile positivi all'emissione di uova di *T. circumcincta* e *M. marshalli* risultano essere, rispettivamente, il 97,8% ed il 73,3%.

L'emissione di uova considerate riferibili a *T. circumcincta* complex ha registrato una media complessiva di 329 ± 17 (\pm S.E.) UPG/individuo. Tale emissione è risultata differente tra i sessi, in particolare i maschi rappresentano gli individui con maggiore emissione di uova (Figura 4). Inoltre l'effetto dell'età è risultato differente tra i sessi. Il mese di campionamento non ha evidenziato alcun effetto significativo né diretto né indiretto (Tabella 6).

Tabella 6. Influenza del sesso, dell'età e del mese di campionamento sull'emissione media di uova di *T. circumcincta*.

Fattore	Wald	g.l.	P
Sesso	7,39	1	0,008
Età	6,51	1	0,094
Mese	6,83	3	0,082
Sesso * Età	6,9	1	0,009
Età * Mese	2,27	3	0,520

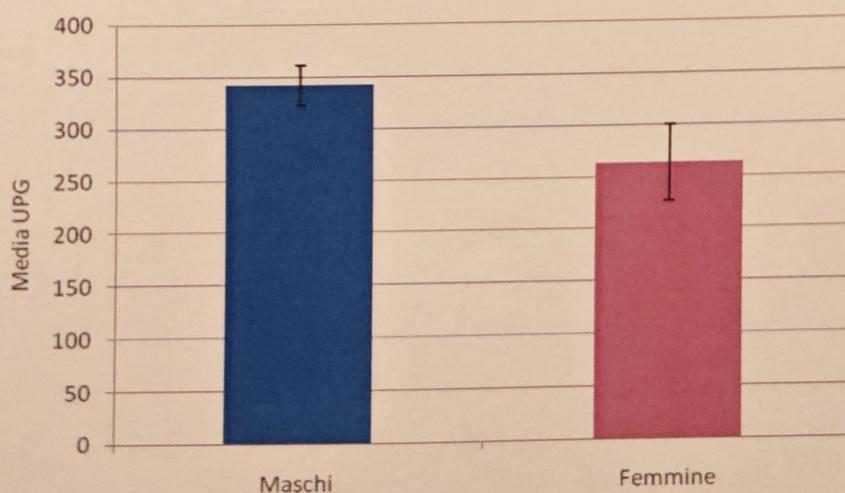


Figura 4. Emissione media (\pm S.E.) di uova di *T. circumcincta* nei due sessi.

L'emissione di uova riferibili a *M. marshalli* complex ha registrato una media complessiva di 9 ± 1 (\pm S.E.) UPG/individuo con una differenza significativa a favore delle femmine (Figura 5). Il mese di campionamento è risultato significativo con il valore minimo riscontrato ad agosto e, per contro, valori più elevati a giugno e settembre. L'età non è risultata significativa, mentre l'interazione tra l'età ed il sesso è risultata significata (Tabella 7).

Tabella 7. Influenza del sesso, dell'età e del mese di campionamento sull'emissione media di uova di *M. marshalli*.

Fattore	Wald	g.l.	P
Sesso	22,88	1	<0,001
Età	0,74	1	0,391
Mese	66,10	3	<0,001
Sesso * Età	5,55	1	0,018
Età * Mese	2,68	3	0,443

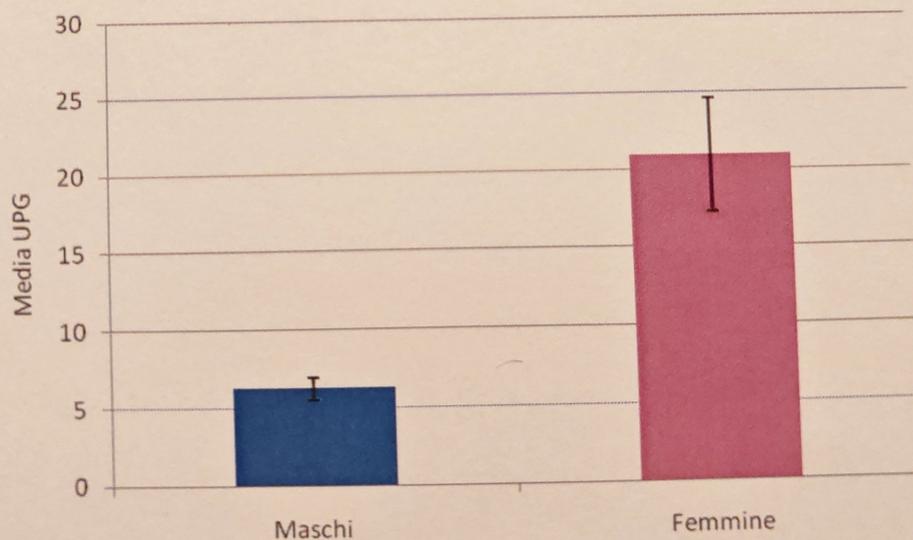


Figura 5. Emissione media di uova (\pm S.E.) di *M. marshalli* nei due sessi.

Effetto dell'età sul parassitismo nei maschi

L'effetto dell'età sull'infestazione abomasale di *T. circumcincta* nei soggetti maschi è risultato essere descritto meglio dal modello che considera l'età quale variabile continua ed include l'effetto polinomiale alla terza potenza ($\Phi^{\wedge 3}$). La descrizione fornita dagli altri modelli è risultata, invece, povera o inadeguata (Tabella 8).

Tabella 8. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'abbondanza abomasale di *T. circumcincta*.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
$\Phi^{\wedge 3}$	16	56,85	136,32	0,00	1,00	0,78
Φ_{habitat}	16	45,53	141,28	4,96	11,94	0,07
$\Phi^{\wedge 2}$	12	45,07	141,67	5,35	14,51	0,05
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	16	42,65	141,7	5,38	14,73	0,05
$\Phi_{\text{accoppiamento}}$	16	42,1	142,15	5,83	18,45	0,04
Φ_{continua}	8	31,24	146,23	9,91	141,88	0,01
Φ_{discreta}	56	61,62	148,82	12,50	518,01	0,00

Alla luce di questi risultati, la miglior descrizione dell'effetto dell'età sull'infestazione da parte di *T. circumcincta* (Tabella 9) assume un andamento a doppio flesso in cui si osserva un aumento dell'abbondanza fino all'età di 7 anni, la quale poi si mantiene costante fino all'età di 11 anni e riprende ad aumentare negli anni successivi (Figura 6).

Tabella 9. Effetto dell'età sull'intensità abomasale di *T. circumcincta*.

Variabile	g.l.	Devianza	F	P
Età	1	7.8864	9.8481	0.003568 **
I (Età ²)	1	6.4033	7.9961	0.007908 **
II (Età ³)	1	1.1198	1.3984	0.245450
Anno	3	1.7804	0.7411	0.535190
Età:Anno	3	8.2548	3.4360	0.027970 *
I (Età ²):Anno	2	2.4691	1.5416	0.229053
II (Età ³):Anno	2	6.9233	4.3227	0.021509 *

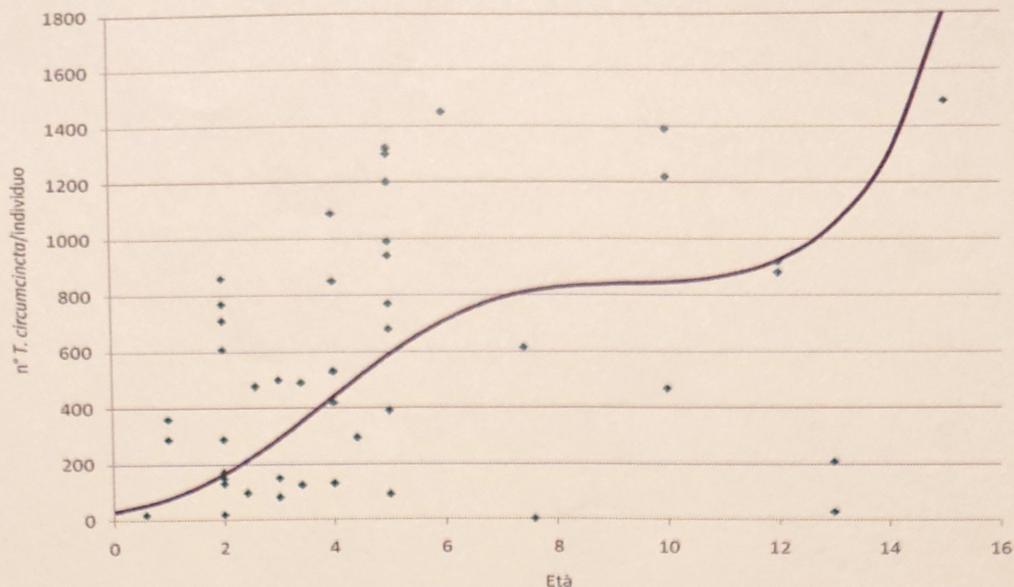


Figura 6. Predizione dell'andamento dell'intensità di *T. circumcincta* al variare dell'età.

Relativamente all'emissione di uova riferibili al genere *T. circumcincta*, il modello che ha fornito una descrizione migliore dei dati risulta essere quello che classifica le classi di età in funzione dell'uso dello spazio (Φ_{habitat}). Esso è sostanzialmente migliore degli altri modelli candidati, i quali evidenziano un considerevole minor supporto ($2 < \Delta_i \text{AIC} < 7$) o non forniscono nessun supporto ($\Delta_i \text{AIC} > 10$) all'interpretazione dei dati (Tabella 10).

Tabella 10. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'emissione di uova riferibili al genere *T. circumcincta*.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	$\Delta_i \text{AIC}$	ER	w_i
Φ_{habitat}	6	178,7	190,70	0	1,00	0,93
$\Phi_{\text{accoppiamento}}$	6	185,56	197,56	6,86	30,88	0,03
Φ_{continua}	5	187,75	197,75	7,05	33,95	0,03
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	6	187,49	199,49	8,79	81,04	0,01
Φ_{discreta}	15	187,71	217,71	27,01	>100	0,00
$\Phi_{\wedge 2}$	7	204,21	218,21	27,51	>100	0,00
$\Phi_{\wedge 3}$	9	228,58	246,58	55,88	>100	0,00

Il modello selezionato (Tabella 11) evidenzia come l'emissione delle uova sia massima nei soggetti sopra gli 11 anni di età e minore nei soggetti più giovani (Figura 7).

Tabella 11. Effetto dell'età sull'emissione di uova di *T. circumcincta*.

Variabile	Wald	g.l.	P
Φ_{habitat}	14,87	2	0,001

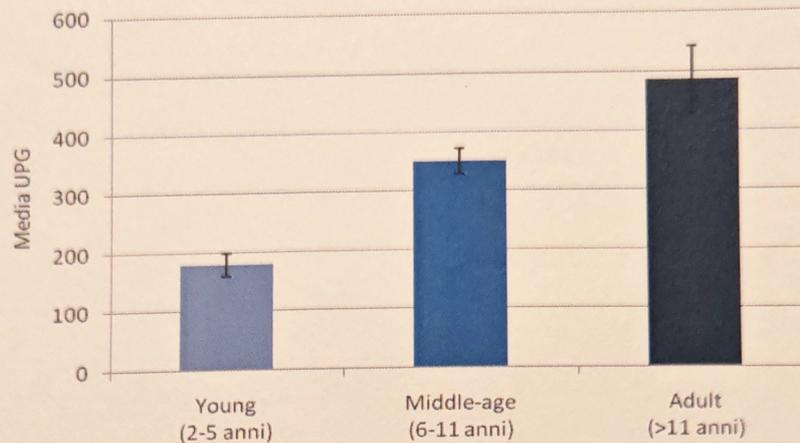


Figura 7. Emissione media di uova di *T. circumcincta* nei maschi in funzione delle tre classi di età definite in base all'uso dell'habitat.

Relativamente all'effetto dell'età sull'infestazione da *M. marshalli*, il modello che è risultato descrivere meglio i dati è risultato quello che comprende l'effetto continuo dell'età (Φ_{continua}). Tuttavia i modelli che comprendevano le classi di età in base alla sopravvivenza ($\Phi_{\text{sopravvivenza}}$) o che includono la seconda potenza ($\Phi^{\wedge}2$) non risultano fornire una descrizione sostanzialmente inferiore al primo ($\Delta_i \text{ AIC} < 2$). La descrizione fornita dagli altri modelli è risultata invece povera o inadeguata (Tabella 12).

Tabella 12. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'abbondanza abomasale di *M. marshalli*.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	$\Delta_i \text{ AIC}$	ER	w_i
Φ_{continua}	2	10,63	130,63	0,00	1,00	0,45
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	4	14,62	132,47	1,84	2,51	0,18
$\Phi^{\wedge}2$	3	10,80	132,53	1,90	2,59	0,17
$\Phi^{\wedge}3$	4	12,06	133,86	3,23	5,03	0,09
$\Phi_{\text{accoppiamento}}$	4	10,34	134,78	4,15	7,96	0,06
Φ_{habitat}	4	9,63	135,15	4,52	9,58	0,05
Φ_{discreta}	14	24,38	146,77	16,14	3197,10	0,00

Alla luce del modello selezionato (Tabella 13), si può osservare come l'abbondanza di *M. marshalli* registri un progressivo calo all'aumentare dell'età dell'ospite. Inoltre si può vedere come i pattern evidenziati dagli altri due modelli non differiscano sostanzialmente (Figura 8).

Tabella 13. Effetto dell'età sull'intensità abomasale media di *M. marshalli*.

Variabile	Wald	g.l.	P
$\Phi_{\text{età}^{\text{continua}}}$	14.87	2	0.001

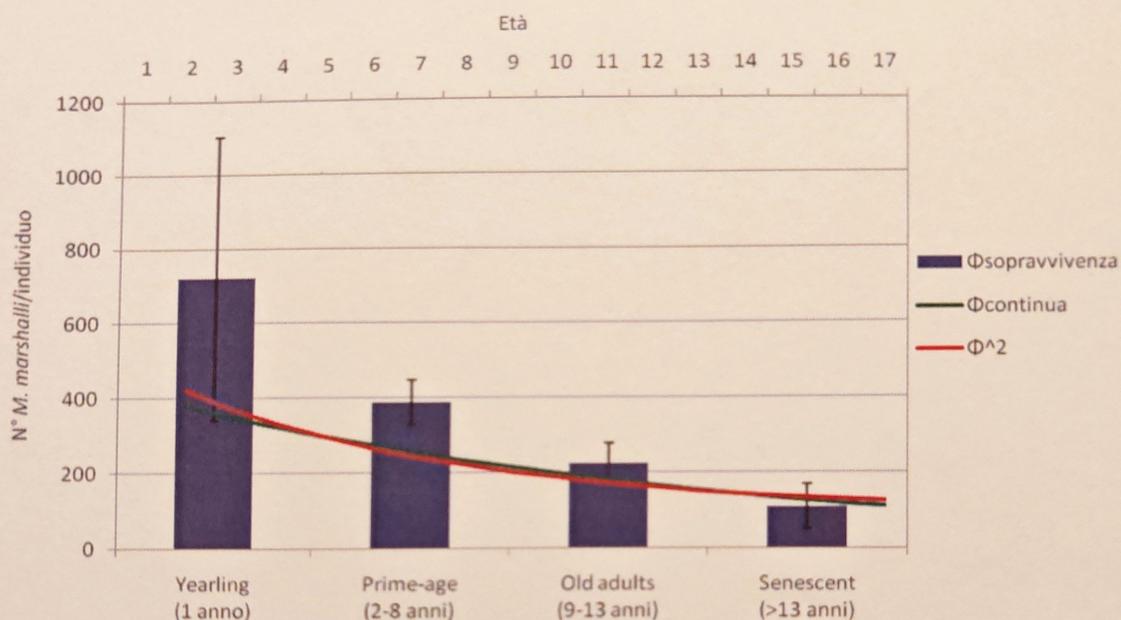


Figura 8. Predizione dell'andamento dell'intensità di *M. marshalli* al variare dell'età secondo i tre modelli che forniscono un sostanziale supporto.

Relativamente all'emissione delle uova riferibili al genere *Marshallagia*, il modello che ha fornito una descrizione migliore dei dati è risultato essere nuovamente quello comprendente le classi di età in funzione dell'uso dello spazio (Φ_{habitat}). Anche il modello con effetto continuo dell'età (Φ_{continua}) è risultato fornire un sostanziale supporto, mentre gli altri due modelli che includevano l'effetto per classi di età forniscono un considerevole minor supporto. I restanti modelli, invece, non forniscono alcun supporto (Tabella 14).

Tabella 14. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'emissione di uova riferibili al genere *Marshallagia*.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
Φ_{habitat}	9	285,21	303,21	0,00	1,00	0,60
Φ_{continua}	8	288,76	304,76	1,55	2,17	0,28
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	9	289,43	307,43	4,22	8,25	0,07
$\Phi_{\text{accoppiamento}}$	9	290	308	4,79	10,97	0,05
Φ_{\wedge_2}	10	307,46	327,46	24,25	>100	0,00
Φ_{discreta}	18	296,86	332,86	29,65	>100	0,00
Φ_{\wedge_3}	12	335,47	359,47	56,26	>100	0,00

Il modello per classi di età secondo l'utilizzo del territorio (Tabella 15) evidenzia come l'emissione delle uova sia maggiore nelle classi di età giovani e decresca progressivamente in quelle maggiori (Figura 9).

Tabella 15. Effetto dell'età sull'emissione di uova del genere *Marshallagia*.

Variabile	Wald	g.l.	P
Φ_{habitat}	7.96	2	0.019
Mese di campionamento	44.97	3	<0.001

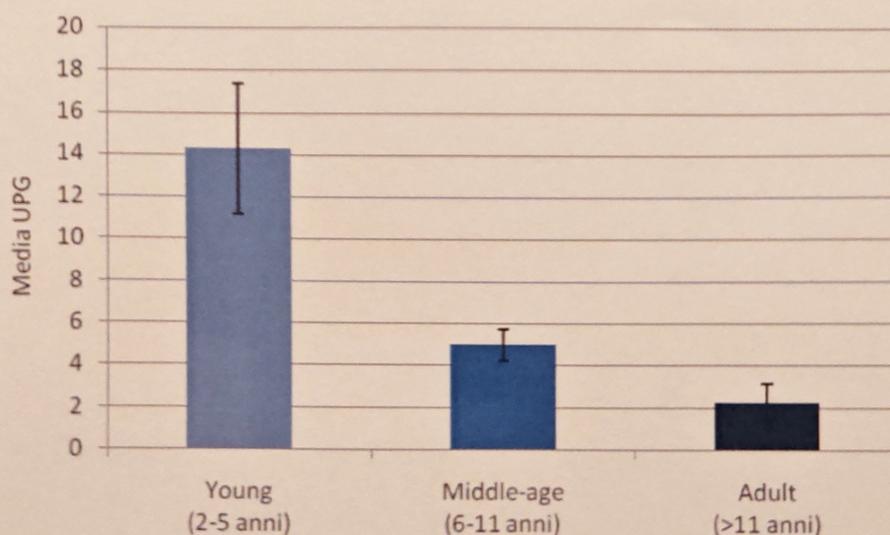


Figura 9. Emissione media di uova di *M. marshalli* nei maschi in funzione delle tre classi di età definite in base all'uso dell'habitat.

Effetto dell'età sul parassitismo nelle femmine

Per quanto riguarda l'effetto dell'età sull'infestazione da *Teladorsagia* e *Marshallagia* (Figura 10) e sulla emissione delle loro uova (Figura 11) nelle femmine di stambecco, i modelli proposti non hanno evidenziato alcun cambiamento delle cariche parassitarie al variare dell'età dell'ospite.

Per completezza riportiamo le tabelle di confronto dei modelli calcolati per *T. circumcincta* e *M. marshalli* da cui si evidenzia come i migliori modelli siano stati, rispettivamente, quello con una stima dell'effetto per ogni anno di età (Φ_{continua}) nell'abbondanza abomasale (Tabella 16) e quello che considerava le classi di età in base alla sopravvivenza ($\Phi_{\text{sopravvivenza}}$) per l'emissione di uova (Tabella 17). Per *M. marshalli* i migliori modelli sono stati quello con effetto dell'età polinomiale alla seconda potenza ($\Phi_{\wedge 2}$) per quanto riguarda l'abbondanza abomasale (Tabella 18), mentre quello che considerava le classi di età in base alla sopravvivenza ($\Phi_{\text{sopravvivenza}}$) per l'emissione di uova (Tabella 19).

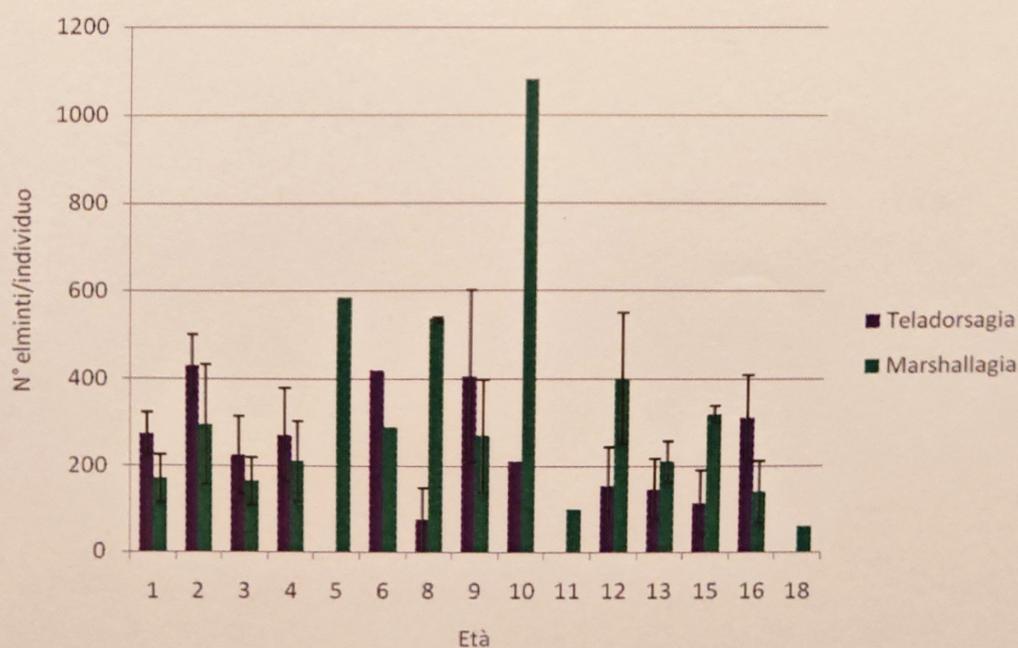


Figura 10. Abbondanza di *T. circumcincta* e *M. marshalli* al variare dell'età in stambecchi femmine.

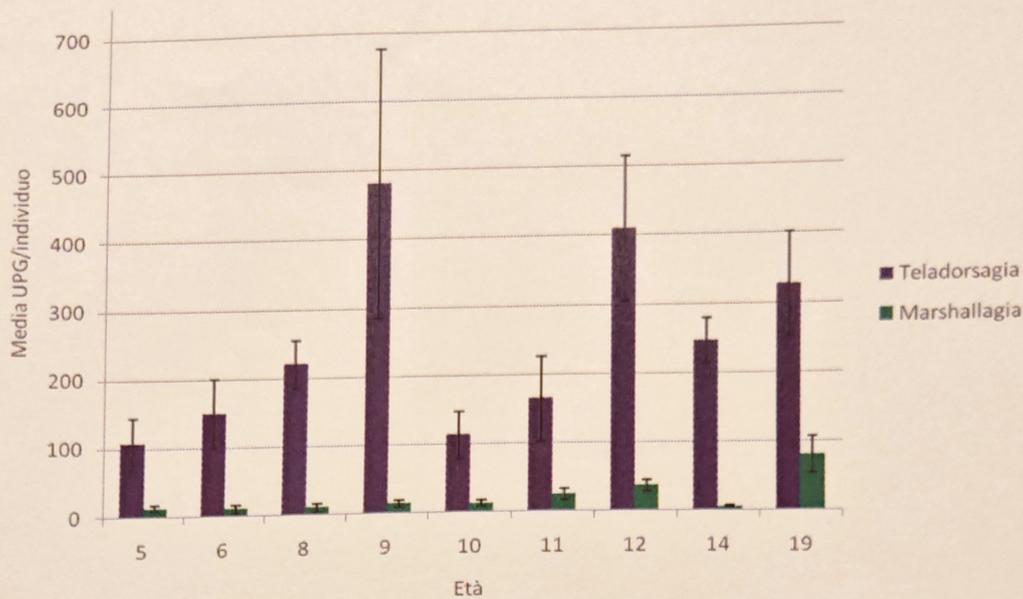


Figura 11. Andamento dell'emissione di uova al variare dell'età in stambecchi femmine.

Tabella 16. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'abbondanza abomasale di *Teladorsagia* negli stambecchi femmine.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
Φ_{continua}	12	36,288	189,50	0,00	1,00	0,37
$\Phi_{\wedge 2}$	18	46,563	189,58	0,08	1,04	0,35
$\Phi_{\wedge 3}$	24	46,689	195,48	5,98	19,89	0,02
Φ_{discreta}	90	64,596	199,06	9,56	119,10	0,00
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	24	35,518	202,04	12,54	528,48	0,00

Tabella 17. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'emissione di uova riferibili al genere *Teladorsagia* negli stambecchi femmine.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	6	49,49	61,49	0,23	1,12	0,34
Φ_{discreta}	5	53,15	63,15	1,89	2,57	0,15
Φ_{continua}	33	50,5	74,5	13,24	749,95	0,00
$\Phi_{\wedge 2}$	7	72,83	86,83	25,57	>1000	0,00
$\Phi_{\wedge 3}$	9	335,47	359,47	56,26	>1000	0,00

Tabella 18. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'abbondanza abomasale di *Marshallagia* negli stambecchi femmine.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
$\Phi_{\wedge 2}$	3	9,6433	134,04	0	1,00	0,39
$\Phi_{\wedge 3}$	4	13,14	134,26	0,22	1,12	0,35
Φ_{continua}	2	0,0458	136,58	2,54	3,56	0,11
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	4	4,6445	138,46	4,42	9,12	0,04
Φ_{discreta}	15	26,438	148,78	14,74	1587,63	0,00

Tabella 19. Confronto tra modelli di descrizione dell'effetto età sull'emissione di uova riferibili al genere *Marshallagia* negli stambecchi femmine.

Modello	N°parametri stimabili	Deviance	AIC	Δ_i AIC	ER	w_i
$\Phi_{\text{sopravvivenza}}$	9	89,37	107,37	0,00	1,00	0,37
Φ_{continua}	8	92,61	108,61	1,24	1,86	0,20
Φ_{discreta}	15	81,08	111,08	3,71	6,39	0,06
$\Phi_{\wedge 2}$	10	109,6	129,6	22,23	67171,21	0,00

DISCUSSIONE

In questa ricerca è stata valutata la possibilità di individuare, attraverso sesso ed età dell'ospite, la classe di individui maggiormente infestata ed infestante. È stato inoltre ipotizzato che questa potesse corrispondere ai maschi adulti.

Le analisi effettuate utilizzando lo stambecco alpino come modello hanno confermato che è possibile individuare i soggetti maggiormente infestati ed infestanti utilizzando il sesso e l'età dell'ospite. Tuttavia, mentre per l'elminta più diffuso nello stambecco, *T. circumcincta*, gli individui maggiormente infestati ed infestanti si sono rivelati essere i maschi adulti come ipotizzato, per *M. marshalli* i maschi giovani risultano essere gli individui maggiormente infestati e le femmine sono i soggetti più infestanti.

Le analisi abomasali confermano che *T. circumcincta* complex e *M. marshalli* complex rappresentano le specie parassite più abbondanti nello stambecco alpino (Zaffaroni *et al.*, 2000).

Entrambe le specie parassite sono risultate più abbondanti nei maschi, confermando la loro tendenza ad essere maggiormente infestati rispetto alle femmine (Poulin, 1996; Schalk & Forbes, 1997). La maggiore infestazione parassitaria dei maschi di stambecco può essere ricondotta a diversi fattori quali l'elevata dimensione corporea e le maggiori richieste energetiche rispetto alle femmine, la concentrazione di testosterone ed il comportamento. A conferma di ciò, nello studio di Decristophoris *et al.* (2007), questi fattori si sono mostrati avere una relazione positiva con l'emissione di uova di parassiti. Inoltre, nonostante l'età presa singolarmente non avesse un effetto significativo sull'abbondanza di *T. circumcincta* complex e *M. marshalli* complex, la presenza di una significativa interazione dell'età con il sesso indicava come l'abbondanza fosse significativamente influenzata dall'età solamente in uno dei due sessi e, in particolare, nei maschi.

Mentre l'esame parassitologico abomasale dà informazioni precise riguardo numero e composizione della popolazione elmintica, l'UPG fornisce una stima del numero di parassiti adulti presenti nell'apparato gastroenterico (Cabaret *et al.*, 1998).

L'UPG risulta comunque importante per valutare la dinamica di trasmissione dell'infestazione parassitaria. Infatti, è in grado di determinare i soggetti con una potenziale maggiore capacità infestante, esprimendo il contributo all'infestazione ambientale da parte di ciascun individuo ospite. Nel caso in cui sia presente una correlazione positiva tra carica parassitaria e fecondità dei parassiti stessi, i soggetti maggiormente infestanti saranno anche gli individui maggiormente infestati (Grenfell *et al.*, 1995; Stear *et al.*, 1996; Coltman *et al.*, 2001).

Inoltre, a differenza dei dati ottenuti dagli abomasi che presuppongono la morte dell'animale, le analisi copromicroscopiche condotte su animali marcati, oltre a non essere invasive, possono dare informazioni di come evolve nel tempo l'infestazione a livello individuale. Ciò risulta utile sia per nelle popolazioni a vita libera, specialmente se protette come lo stambecco, sia negli animali d'allevamento per valutare l'andamento nel corso dei mesi/anni dell'infestazione e per decidere se attuare piani profilattici o terapeutici nei confronti dei parassiti gastrointestinali.

In questa indagine, mentre per *T. circumcincta* è stata evidenziata una maggiore emissione di uova da parte dei maschi, per *M. marshalli* le femmine sono risultate essere i soggetti con maggiore capacità infestante. Inoltre, la maggiore positività delle femmine rispetto ai maschi nell'emissione di uova di *M. marshalli* conferma il loro ruolo chiave nella dinamica di trasmissione di questo parassita. Questa maggiore capacità infestante delle femmine, almeno per quanto riguarda l'emissione di uova di *M. marshalli*, potrebbe essere ascrivibile al fenomeno del periparturient rise. Infatti, nello stambecco è stata osservata una diversa dinamica di emissione di UPG totale tra maschi e femmine durante i mesi estivi con le femmine che mostrano un picco a luglio, mese in cui i maschi presentano il valore minimo (Pedrotti *et al.*, 2008).

Anche le analisi copromicroscopiche hanno evidenziato un effetto significativo dell'età solamente in relazione al sesso indicando, anche in questo caso, come l'emissione delle uova di *T. circumcincta* e *M. marshalli* vari all'avanzare dell'età solamente in uno dei due sessi e, anche qui, solo nei maschi.

Analizzando i risultati ottenuti riguardo l'effetto dell'età sul parassitismo nei maschi di stambecco, *T. circumcincta* risulta essere maggiormente abbondante nei soggetti con età superiore ad 11 anni, i quali sono anche gli individui con maggiore

capacità infestante. Questa età coincide con l'età a partire dalla quale nello stambecco maschio si assiste anche ad un brusco calo della sopravvivenza a causa dell'elevato costo energetico a cui sono sottoposti per accedere con successo alla riproduzione (Toigo *et al.*, 2007) .

La curva età dell'ospite - intensità di *T. circumcincta* ottenuta, coincide parzialmente con il II tipo di relazione osservata da Hudson e Dobson (1995) tra queste due variabili. Infatti, gli stambecchi maschi sono caratterizzati da un aumento dell'infestazione da parte di questo parassita fino all'età di 7 anni, in seguito alla quale l'abbondanza di *T. circumcincta* risulta costante fino agli 11 anni di età. Ciò può suggerire che fino ai 7 anni di vita il tasso di acquisizione di *T. circumcincta* sia maggiore rispetto al tasso di mortalità del parassita stesso, mentre tra i 7 e gli 11 anni si assiste ad un bilanciamento tra questi due indici forse dovuto allo sviluppo dell'immunità acquisita. Il basso livello di infestazione parassitaria che caratterizza i maschi durante i primi anni di vita può essere la causa per cui si assiste ad uno sviluppo tardivo dell'immunità acquisita (Anderson & May, 1985). Inoltre, l'aumento dell'abbondanza a cui si assiste dopo gli 11 anni di età può confermare che l'immunità acquisita giochi un ruolo importante fino agli 11 anni in seguito ai quali l'elevato costo riproduttivo che affligge i maschi può determinare, oltre una diminuzione della sopravvivenza, una maggiore predisposizione all'infestazione parassitaria a causa delle minori energie allocate nel sistema immunitario.

Per quanto riguarda i risultati ottenuti dalle analisi dell'effetto dell'età sull'infestazione ed emissione di *M. marshalli* nei maschi risulta opportuno fare alcune considerazioni.

La maggiore abbondanza riscontrata nei maschi giovani potrebbe essere dovuta alla dinamica stagionale del parassita stesso (Lanfranchi *et al.*, 1992; Zaffaroni *et al.*, 1999): infatti, contrariamente a *T. circumcincta* che risulta essere la specie dominante in estate, *M. marshalli* prevale in inverno con valori maggiori evidenziati da dicembre a gennaio. È quindi possibile che l'andamento stagionale di *M. marshalli* sia la causa della maggiore infestazione a carico dei maschi giovani, i quali, tra gli individui di sesso maschile, risultano essere anche i soggetti maggiormente infestanti.

La presenza di una maggiore abbondanza di *M. marshalli* nei maschi giovani potrebbe essere anche la conseguenza dell'infestazione assunta durante i primi anni di vita a

contatto con le femmine. Infatti i maschi possono rimanere fino all'età di 3 anni con le femmine (Mustoni *et al.*, 2002), le quali rappresentano gli individui caratterizzati da una maggior emissione di uova di questa specie parassita. Ciò potrebbe suggerire una diversa distribuzione spaziale delle larve e quindi una diversa possibilità di acquisire *M. marshalli* nei differenti pascoli frequentati dai maschi e dalle femmine (Ferrari *et al.*, 2010).

Infine, bisogna considerare che gli abomasia sono stati prelevati solamente durante le stagioni autunnali, ossia all'inizio del periodo in cui si assiste ad un incremento nella diffusione di *M. marshalli*. È quindi possibile che i dati osservati non rispecchino una situazione all'equilibrio, ossia i giovani potrebbero possedere un maggior tasso di infestazione rispetto ai soggetti più adulti. I maschi più vecchi potrebbero dunque raggiungere intensità maggiori, seppur più lentamente e tardivamente, a causa della minore assunzione di cibo durante la stagione riproduttiva (Pelletier *et al.*, 2005).

Tutto ciò conduce alla necessità di ottenere dati anche durante il periodo invernale in modo da poter comprendere meglio il comportamento di questo parassita e poter evidenziare se i risultati ottenuti sono dovuti alla dinamica invernale oppure sono causati da vizi nel campionamento. D'altra parte, va comunque tenuto in considerazione che *M. marshalli* rappresenta una porzione minoritaria della popolazione elmintica abomasale.

Lo studio dell'effetto dell'età sul parassitismo nelle femmine di stambecco conferma che l'abbondanza e l'emissione di *Teladorsagia* e *Marshallagia* non cambiano all'avanzare dell'età. Questo risultato avvalorava l'ipotesi secondo la quale le femmine di stambecco, presentando una strategia di tipo autoconservativo, ossia investendo maggiormente le risorse nella sopravvivenza piuttosto che nella riproduzione (Toïgo *et al.*, 2007), possiedono una maggiore capacità di controllo della carica parassitaria rispetto ai maschi.

Tuttavia, è stato riscontrato un picco nell'emissione di uova di *T. circumcincta* a 9 anni di età che può essere messo in relazione con la lieve diminuzione della sopravvivenza che caratterizza le femmine di 8-9 anni (Toïgo *et al.*, 2007), età in cui le femmine raggiungono il culmine del loro successo riproduttivo (Mustoni *et al.*, 2002) e che quindi

può essere caratterizzata da un minore investimento delle energie nel sistema immunitario.

Tra i modelli statistici esposti, il modello per classi di età secondo l'utilizzo del territorio (Φ_{habitat}) è risultato essere il modello in grado di interpretare meglio l'effetto dell'età nei maschi nella dinamica di trasmissione dell'infestazione delle due specie parassite. In base a ciò, ai fini epidemiologici, risulta che per identificare i soggetti maggiormente infestanti non è necessaria la determinazione dell'età di ciascun individuo ma è sufficiente dividere la popolazione di sesso maschile in tre classi di età. Inoltre, poiché tra gli individui di sesso maschile, i soggetti con maggiore capacità infestante sono risultati essere anche il gruppo di individui più infestati, la determinazione di questi ultimi può essere effettuata anche tramite l'UPG.

Il modello per classi di età secondo l'utilizzo dell'habitat (Φ_{habitat}), tra i diversi modelli statistici che consideravano l'età quale variabile discreta, è risultato fornire una migliore interpretazione dell'effetto dell'età sull'emissione di uova confermando come il diverso utilizzo dello spazio presenti importanti ripercussioni sulla dinamica di trasmissione negli stambecchi (Ferrari *et al.*, 2010).

Al meglio delle nostre conoscenze, in letteratura non sono presenti dati riguardanti l'emissione di uova delle due specie studiate in femmine di stambecco. Non è stato quindi possibile confrontare i risultati ottenuti in modo da comprendere se la mancanza di significatività dell'effetto dell'età nelle femmine sia realmente una conseguenza della migliore capacità di controllo della carica parassitaria oppure sia causata dal campione limitato. Risulta quindi necessario in futuro ampliare il campione femminile al fine di poter interpretare più esattamente i risultati ottenuti.

CONCLUSIONI

Alla luce dei risultati ottenuti in questo studio, il sesso dell'ospite si è confermato essere un importante indicatore nell'individuare i soggetti maggiormente coinvolti nella dinamica di mantenimento e di trasmissione dell'infestazione parassitaria. A questo fattore, è stata aggiunta anche l'età dell'ospite, la quale contribuisce ad una migliore definizione dei soggetti maggiormente infestati ed infestanti.

T. circumcincta, il parassita maggiormente diffuso, ha confermato la nostra ipotesi secondo la quale i maschi adulti risultino essere gli individui maggiormente infestati ed infestanti. La loro maggior importanza nella dinamica di mantenimento e di trasmissione di questo parassita è da ricondurre a fattori quali l'elevata dimensione corporea, il livello di testosterone, il comportamento e la strategia di sopravvivenza.

I risultati ottenuti per *M. marshalli*, nonostante non confermino che i maschi adulti siano i soggetti maggiormente infestati ed infestanti, mostrano anch'essi che è possibile definire, attraverso il sesso e l'età dell'ospite, i soggetti maggiormente coinvolti nella dinamica di mantenimento e di trasmissione dell'infestazione parassitaria.

È necessario indagare se le cause che determinano una maggiore infestazione ed emissione di *M. marshalli* da parte, rispettivamente, dei maschi giovani e delle femmine siano da attribuire all'opposto andamento stagionale di *M. marshalli* rispetto a *T. circumcincta* oppure a vizi di campionamento.

Nonostante ciò, per ciascuna specie parassita risulta quindi possibile stabilire, attraverso due semplici e validi parametri quali sesso ed età dell'ospite, quali siano i soggetti maggiormente coinvolti nella dinamica di mantenimento e trasmissione dell'infestazione parassitaria.

A prescindere dalle implicazioni in ambito faunistico, sono evidenti risvolti pratici nella realtà zootecnica potendo effettuare dei trattamenti mirati sui soli soggetti maggiormente coinvolti nella trasmissione dell'infestazione parassitaria. Ne conseguirà una riduzione dei costi aziendali ed una minore possibilità che si sviluppino farmacoresistenze, oltre ad un minore rischio per la salute pubblica dovuto ai possibili residui nel latte e/o nelle carni, nonché contenendo l'inquinamento ambientale da farmaci.

Poiché i risultati ottenuti nello studio dell'effetto dell'età sia sull'abbondanza sia sull'emissione di uova di parassiti nei maschi e nelle femmine di stambecco coincidono,

questa indagine conferma la validità dell'UPG nel determinare i soggetti maggiormente coinvolti nella trasmissione parassitaria. Inoltre, considerando che i soggetti sottoposti a ricerca vivono in due differenti e separate aree, i risultati ottenuti in questa indagine potrebbero essere ampliati anche alle altre popolazioni di stambecco presenti sulle Alpi. In base a quanto riscontrato, infine, emerge che la trasmissione dei parassiti sia verosimilmente influenzata dalla struttura della popolazione ospite: ad esempio per *T. circumcincta*, una popolazione in espansione demografica e con una ridotta percentuale di animali vecchi avrà una minore trasmissione dei parassiti rispetto ad una popolazione matura o in declino in cui sarà presente una maggiore percentuale di soggetti anziani. D'altro canto, per *M. marshalli* si assisterà ad una maggior trasmissione dei parassiti in una popolazione costituita da un maggior numero di individui giovani piuttosto che in una popolazione matura o in declino.

Tuttavia, va tenuto in considerazione che lo stambecco a causa dell'elevato dimorfismo sessuale che lo caratterizza rappresenta un modello ideale per lo studio dell'effetto del sesso e dell'età. Sarà, quindi, necessario verificare se questi risultati siano validi anche in altre popolazioni ospite.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, R. M. & D. M. Gordon, 1982. Processes influencing the distribution of parasites numbers within host population with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* 85:373-398.
- Anderson, R. M. & R. M. May, 1978. Regulation and stability of host-parasite population interaction. I. Regulatory processes. *Journal of Animal Ecology* 47:219-247.
- Anderson, R. M. & R. M. May, 1985. Age-related changes in the rate of disease transmission: implications for the design of vaccination programmes. *Journal of Hygiene* 94:365-436.
- Balbo, T., 1973. Studies of the parassitological state of the mammals of Gran Paradiso National Park. *Parassitologia* 15:301-312.
- Balbo, T., R. Costantini, V. Pieracino, 1973. Studies of the diffusion of gastro-intestinal nematodes of steinbock (*Capra ibex*) and chamois (*Rupicapra rupicapra*) of Gran Paradiso National Park. *Parassitologia* 15:273-280.
- Balbo, T., R. Costantini, P. Lanfranchi, M. G. Gallo, 1978. Comparative study of the dissemination of gastro-intestinal nematodes in domestic ruminant (*Ovis aries* and *Capra hircus*) and wild ruminants (*Capra ibex* and *Rupicapra rupicapra*) in the Western mountain regions. *Parassitologia* 20:130-137.
- Barger, I. A., 1982. Helminth parasites and animal production. In *Biology and Control of Endoparasites* (ed. Academic Press), p. 133.
- Beasley, A. M., L. P. Kahn, R. G. Windon, 2010. The periparturient relaxation of immunity in Merino ewes infected with *Trichostrongylus colubriformis*: parasitological and immunological responses. *Veterinary Parasitology* 168:60-70.
- Biocca, E., T. Balbo, R. Costantini, 1982. Su due nuove specie del genere *Nematodirus* parassiti di stambecchi e camosci: *Nematodirus ibicis* sp. n. e *Nematodirus rupicaprae* sp. n.. *Parassitologia* 24:129-138.
- Brivio, F., S. Grignolio, M. Apollonio, 2010. To feed or not to feed? Testing different hypotheses on rut-induced hypophagia in a mountain ungulate. *Ethology* 116:406-415.
- Bunham, K. P. & D. R. Anderson, 2002. *Model selection and multimodel inference* (2nd ed. Springer, New York).
- Cabaret, J., N. Gasnier, P. Jacquiet, 1998. Fecal egg counts are representative of digestive-tract strongyle worm burdens in sheep and goats. *Parasite* 5:137-142.

Chartier, C., H. Hoste, W. Bouquet, B. Malpoux, I. Pors, C. Koch, 1998. Periparturient rise in fecal egg counts associated with prolactin concentration increase in French Alpine dairy goats. *Parasitology Research* 84:806-810.

Coltman, D. W., J. G. Pilkington, L. E. B. Kruuk, K. Wilson, J. M. Pemberton, 2001. Positive genetic correlation between parasite resistance and body size in a free-living ungulate population. *Evolution* 55:2116-2125.

Couturier, M. A. J., 1962. *Le boquetin des Alpes* (ed. Grenoble).

Crombie, J. A. & R. M. Anderson, 1985. Population dynamics of *Schistosoma mansoni* in mice repeatedly exposed to infection. *Nature* 315:491-493.

Dallas, J. F., R. J. Irvine, O. Halvorsen, 2001. DNA evidence that *Marshallagia marshalli* Ransom, 1907 and *M. occidentalis* Ransom, 1907 (Nematoda: Ostertagiinae) from Svalbard reindeer are conspecific. *Systematic Parasitology* 50:101-103.

Decristophoris, P. M., A. von Hardenberg, A. G. McElligot, 2007. Testosterone in positively related to the output of nematode eggs in male Alpine ibex (*Capra ibex*) feces. *Evolutionary Ecology Research* 9:1-16.

Dobson, A. P., P. J. Walter, A. D. Donald, 1990. Population dynamics of *Trichostrongylus colubriformis* in sheep: the effect of host age on the establishment of infective larvae. *International Journal for Parasitology* 20:353-357.

Donald, A. D. & P. J. Waller, 1982. Problems and prospects in the control of helminthiasis in sheep. In *Biology and Control of Endoparasites* (ed. Academic Press), p. 157.

Drozdz, J., 1965. Studies on helminths and helminthiasis in Cervidae. I. Revision of the subfamily Ostertagiinae (Sarwar, 1965) and an attempt to explain the phylogenesis of its representatives. *Acta Parasitologica Polonica* 13:445-481.

Durette-Desset, M. C., 1989. Nomenclature proposée pour les espèces décrites dans la sous-famille des Ostertagiinae (Lopez Neyra, 1947). *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée* 64:356-373.

Ferrari, N., I. M. Cattadori, J. Nespereira, A. Rizzoli, P. J. Hudson, 2004. The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecology Letters* 7:88-94.

Ferrari, N., R. Rosà, P. Lanfranchi, K. E. Ruckstuhl, 2010. Effect of sexual segregation on host-parasite interaction: Model simulation for abomasal parasite dynamics in alpine ibex (*Capra ibex*). *International Journal for Parasitology* 40:1285-1293.

- Festa-Bianchet, M., 1989. Individual-differences, parasites, and the costs of reproduction for bighorn ewes (*Ovis canadensis*). *Journal of Animal Ecology* 58:785-795.
- Folstad, I. & A. J. Karter, 1992. Parasites, bright males and the immunocompetence handicap. *The American Naturalist* 139:603-622.
- Gaillard, J.-M. & N. G. Yoccoz, 2003. Temporal variation in survival of mammals: a case of environmental canalization? *Ecology* 84:3294-3306.
- Gaillard, J.-M., A. Viallefont, A. Loison, M. Festa-Bianchet, 2004. Assessing senescence patterns in population of large mammals. *Animal Biodiversity and Conservation* 27:47-58.
- Giacometti, M., B. Bassano, V. Pieracino, P. Ratti, 1997. Die konstitution des Alpensteinbockes (*Capra i. ibex* L.) in Abhängigkeit von Geschlecht, Alter, Herkunft und Jahreszeit in Graubünden (Schweiz) und im Parco Nazionale Gran Paradiso (Italien). *Zeitschrift fuer Jagdwissenschaft* 43:24-34.
- Grenfell, B. T. & F. M. D. Gulland, 1995. Introduction: Ecological impact of parasitism on wildlife host populations. *Parasitology* 111: S3-S14.
- Grenfell, B. T., K. Wilson, V. S. Isham, H. E. G. Boyd, K. Dietz, 1995. Modelling patterns of parasite aggregation in natural populations: *Trichostrongylid* nematode-ruminant interactions as a case study. *Parasitology* 111:S135-S151.
- Grignolio, S., I. Rossi, B. Bassano, M. Apollonio, 2007. Predation risk as a factor affecting sexual segregation in alpine ibex. *Journal of Mammalogy* 88:1488-1497.
- Grillo, V., F. Jackson, J. Cabaret, J. S. Gilleard, 2007. Population genetic analysis of the ovine parasitic nematode *Teladorsagia circumcincta* and evidence for a cryptic species. *International Journal for Parasitology* 37:435-447.
- Grossman, C. J., 1985. Interactions between the gonadal steroids and the immune system. *Science* 227:257-261.
- Gulland, F. M. D., 1992. The role of nematode parasite in Soay sheep (*Ovis aries* L.) mortality during a population crash. *Parasitology* 105:493-503.
- Gulland, F. M. D., 1995. The impact of infectious disease on wild animal population - a review. In *Ecology of infectious disease in natural population* (ed. B. T. Grenfell & A. Dobson), pp. 20-51. Cambridge University Press.
- Hoby, S., F. Schwarzenberger, M. G. Doherr, N. Robert, C. Walzer, 2006. Steroid hormone related male biased parasitism in chamois, *Rupicapra rupicapra rupicapra*. *Veterinary Parasitology* 138:337-348.

- Hudson, P. J. & A. P. Dobson, 1995. Macroparasites: observed patterns. In Ecology of infectious disease in natural population (ed. B. T. Grenfell & A. Dobson), pp. 144-176. Cambridge University Press.
- Hutchings, M. R., I. Kyriazakis, T. G. Papachristou, I. J. Gordon, F. Jackson, 2000. The herbivores' dilemma: trade-offs between nutrition and parasitism in foraging decision. *Oecologia* 124:242-251.
- Lanfranchi, P., M. T. Manfredi, M. Madonna, E. Zaffaroni, P. Ratti, 1992. Annual patterns and dynamics of gastrointestinal helminths in alpine ibex of Piz Albris colony. *Actas del Congreso Internacional del Género Capra en Europa, Ronda, 20-22 ottobre*.
- Lanfranchi, P., M. T. Manfredi, E. Zaffaroni, C. Fraquelli, C. Ratti, M. Giacomelli, 1995. Eine dreijährige untersuchung der labmagen-helminthenfauna beim alpensteinbock (*Capra ibex ibex*) der kolonie Albris, Graubünden, Schweiz. *Zeit Jagdwiss* 45:24-25.
- Lincoln, G. A., 1998. Reproductive seasonality and maturation throughout the complete lifecycle in the mouflon ram (*Ovis musimon*). *Animal Reproduction Science* 53:87-105.
- MAFF (Ministry of Agriculture, Food and Fisheries), 1986. *Manual of Veterinary Parasitological Laboratory Techniques* (HMSO, London).
- Malo, A. F., E. R. S. Roldan, J. J. Garde, A. J. Soler, J. Vicente, C. Gortazar, M. Gomendio, 2009. What does testosterone do for red deer males? *Proceeding of the Royal Society B: Biological Sciences* 276:971-980.
- Manfredi, M. T., A. Di Cerbo, V. Tranquillo, C. Nassuato, L. Pedrotti, G. Piccolo, 2007. Abomasal Nematodes of the Red Deer *Cervus Elaphus* in North-Eastern Italy. *Journal of Helminthology* 81:247-253.
- Mehlhorn, H. & P. M. Armstrong, 2001. *Encyclopedic reference of Parasitology. Biology - Structure - Function* (2a ed. H. Mehlhorn).
- Michallet, J., A. Loison, J. M. Gaillard, D. Gauthier, 1994. Valeur de critère biométriques externes pour la détermination de l'âge du bouquetin del alpes (*Capra ibex ibex*): rôle du sexe et de l'habitat. *Gibier Faune Sauvage* 11:99-118.
- Moller, A. P., 1997. Parasitism and the evolution of host life history. In *Host-parasite evolution: general principles and avian models* (ed. D. H. Clayton & J. Moore), pp. 105-127. Oxford University Press.
- Moore S. L. & K. Wilson, 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural population of mammals. *Science* 297:2015-2018.
- Mustoni, A., L. Pedrotti, E. Zanon, G. Tosi, 2002. *Ungulati delle Alpi. Biologia, riconoscimento, gestione*. Nitida Immagine Editrice-Cles (TN).

- Pedrotti, R., S. Orizio, N. Ferrari, A. von Hardenberg, P. Lanfranchi, 2008. Factors affecting summer dynamics parasite egg emission in Alpine Ibex. Proceeding of the 21st Meeting of the Alpine Ibex European Specialist Group (GSE-AIESG), 11-12 dicembre 2008.
- Pelletier, F., K. A. Page, T. Ostiguy, M. Festa-Bianchet, 2005. Fecal counts of lungworm larvae and reproductive effort in bighorn sheep, *Ovis canadensis*. *Oikos* 110:473-480.
- Perkins S. E., I. M. Cattadori, V. Tagliapietra, A. P. Rizzoli, P. J. Hudson, 2003. Empirical evidence for key hosts in persistence of a tick-borne disease. *International Journal for Parasitology* 33:909-917.
- Poiani, A., A. R. Goldsmith, M. R. Evans, 2000. Ectoparasites of house sparrows (*Passer domesticus*): an experimental test of immunocompetence handicap hypothesis and a new model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47:230-242.
- Poulin, R., 1996. Sexual inequalities in helminth infection: a cost of being male? *American Naturalist* 147:287-295.
- Rindi, G. & E. Manni, 1980. *Fisiologia umana* (ed. Utet).
- Schalk, G. & M. R. Forbes, 1997. Male biases in parasitism of mammals: effect of study type, host age and parasite taxon. *Oikos* 78:67-74.
- Shaw D. J. & A. P. Dobson, 1995. Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology* 111: S111-S133.
- Skorping, A. & K. H. Jensen, 2004. Disease dynamics: all caused by males? *Trends in Ecology and Evolution* 19:219-220.
- Skryabin, K. I., 1991. Key to parasitic nematodes. Ed. K. I. Skryabin, E. J. Brill.
- Stear, M. J., M. Park, S. C. Bishop, 1996. The key components of resistance to *Ostertagia circumcincta* in lambs. *Parasitology Today* 12:438-441.
- Stoehr, A. M. & H. Kokko, 2006. Sexual dimorphism in immunocompetence: what does life-history theory predict? *Behavioral Ecology* 17:751-756.
- Symonds, M. R. E. & A. Moussalli, 2010. A brief guide to model selection, multimodel inference and model averaging in behavioural ecology using Akaike's information criterion. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65:13-21.
- Taylor, M., B. Coop, R. Wall, 2010. *Parassitologia e malattie parassitarie degli animali* (3a ed. EMSI).
- Toïgo, C. & J.-M. Gaillard, 2003. Causes of sex-biased adult survival in ungulates: sexual size dimorphism, mating tactic or environmental harshness? *Oikos* 101:376-384.

- Toïgo, C., J.-M. Gaillard, M. Festa-Bianchet, E. Largo, J. Michallet, D. Maillard, 2007. Sex- and age-specific survival of the highly dimorphic Alpine ibex: evidence for a conservative life-history tactic. *Journal of Animal Ecology* 76:679-686.
- Urquhart, G. M., J. Armour, J. L. Duncan, A. M. Dunn, F. W. Jennings, 1998. *Parassitologia veterinaria*. Edizione italiana a cura di C. Genchi, Utet.
- Villaret, J. C. & R. Bon, 1995. Social and spatial segregation in alpine ibex (*Capra ibex*) in Bargy, French Alps. *Ethology* 101:291-300.
- Villaret, J. C., R. Bon, A. Rivet, 1997. Sexual segregation of habitat by the alpine ibex in the French Alps. *Journal of Mammalogy* 78:1273-1281.
- Wilson, K., O. N. Bjornstad, A. P. Dobson, S. Merler, G. Pogløyen, S. E. Randolph, A. F. Read, A. Skorping, 2002. Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and process. In *The Ecology of Wildlife Disease* (eds. Hudson, P.J., Rizzoli, A., Grenfell, B.T., Heesterbeek, H., Dobson, A.P.), pp. 6-44. Oxford University Press.
- Woolhouse, M. E. J., C. Dye, J.-F. Etard, T. Smith, J. D. Charlwood, G. P. Garnett, P. Hagan, J. L. K. Hii, P. D. Ndhlovu, R. J. Quinzel, C. H. Watts, S. K. Chandiwana, R. M. Anderson, 1997. Heterogeneities in the transmission of infectious agents: Implication for the design of control program. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the U.S.A.* 94:338-342.
- Zaffaroni, E., M. T. Manfredi, P. Lanfranchi, 1999. Effect of seasonality on abomasal helminth community in alpine ibex (*Capra ibex*). *Parassitologia* 41:567-572.
- Zaffaroni, E., M. T. Manfredi, C. Citterio, M. Sala, G. Piccolo, P. Lanfranchi, 2000. Host specificity of abomasal nematodes in free ranging alpine ruminants. *Veterinary Parasitology* 90:221-230.
- Zarlenga, D.S., E. P. Hoberg, F. Stringfellow, J. R. Lichtenfels, 1998. Comparisons of Two Polymorphic Species of *Ostertagia* and Phylogenetic Relationships within the *Ostertagiinae* (Nematoda: Trichostrongyloidea) inferred from Ribosomal DNA Repeat and Mitochondrial DNA Sequences. *The Journal of Parasitology*, 84, 806-812.
- Zuk, M. & K. A. McKean, 1996. Sex difference in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology* 26:1009-1024.

RINGRAZIAMENTI

Innanzitutto ringrazio il Prof. Paolo Lanfranchi, il Dott. Bruno Bassano e il Dott. Achaz von Hardenberg per avermi dato la possibilità di effettuare questa ricerca in quel posto magico e meraviglioso che è Levionaz. Inoltre, vorrei ringraziare i Guardaparco del Parco Nazionale del Gran Paradiso, specialmente Dario, Luigino e Renzo, per la disponibilità e la simpatia dimostrata nelle due estati di ricerca.

Grazie anche al Dott. Georg Brosi e ad Arturo Plozza dell'Ispettorato Caccia e Pesca del Canton Grigioni (CH) per aver permesso e coordinato le operazioni di raccolta degli abomasì, che hanno reso questa ricerca ancora più completa. Ringrazio Silvia Orizio per aver effettuato le analisi abomasali durante il triennio 2007-2009.

Un ringraziamento speciale va al Dott. Nicola Ferrari che, oltre ad avermi seguito con infinita pazienza e disponibilità durante la stesura della tesi, in questi ultimi tre anni si è rivelato essere una persona eccezionale non solo da un punto di vista lavorativo, ma anche umano. Grazie davvero per tutto, Nicola!

Grazie anche ai miei compagni di avventura valdostana: Alice, che mi ha introdotta nel fantastico mondo degli stambecchi e che, dopo avermi assicurato di non essere diventata improvvisamente daltonica, mi ha aiutata a riconoscere i colori delle marche auricolari oltre che a fantasticare, insieme al simpaticissimo Ruben, sulla "vita segreta" dei nostri amici stambecchi; Wonder Woman Chiara, cacciatrice di feci di femmine, senza la quale l'emissione di uova di parassiti nelle femmine di stambecco sarebbe ancora sconosciuta; Michela, la mia insostituibile compagna di dolci che mi ha fatto scoprire prelibatezze quali la Torta 900 ed i pasticcini di Villeneuve; i simpaticissimi marmottari Caterina, Cristian, Simone, Gigi, Francois e Lino che con il loro mix di simpatia, vino e genepi hanno reso certe serate davvero indimenticabili.

Un ringraziamento particolare va alle "ragazze" (cit. Buonanno, 2010) con le quali ho passato sei meravigliosi ed indimenticabili anni e che sono state vittime dei miei momenti di instabilità mentale, prima che andassi in Valle d'Aosta a parlare con BO, il filosofo Zen. Grazie Ari per le belle chiacchierate lunghe in estate e corte in inverno (noi e Matteo sappiamo il perché), per essere stata la mia compagna di schifezze delle macchinette e coturnista in biblioteca, per la tua compagnia ogni volta che vengo in facoltà e per l'aiuto che mi hai dato per la tesi. Grazie Dany per gli intensissimi e

fruttuosi giorni di studio trascorsi insieme, ma soprattutto per la tua amicizia e la tua spontaneità sia nell'agire (succo, appunti di economia, termometri alle esercitazioni, ...) che nel dire: nonostante tutto, spero tu continui ad essere così anche in futuro. Grazie alla Silvietta Campana che, nonostante gufi il linfoma ad ogni gatto, è stata sempre disponibile ad aiutarmi anche nei momenti più critici di questi anni; alla Silvietta Castellano, che, oltre ad essere l'unica a capirmi veramente quando parlo di gatti e caviglie distorte/rotte, dava un brio in più agli interrogatori del lunedì; alla Rahelina, che è stata una delle primissime persone che ho conosciuto a veterinaria, oltre ad essere stata, tra traumi e degeneri, una compagna di "sventura" speciale; alla Erica, la velina bionda che con il suo "pizzico" di follia ha reso certe giornate lodigiane memorabili e alla Giulia-Juliette-Julienne che è stata un'ottima compagna di spettegolezzi, canti di sigle di cartoni animati e chiacchiere su ciò che conta veramente in una persona.

Ringrazio anche il mio compagno di paranoie Paolino; il mio buiatra di fiducia (quando avrò un bovino) Fede, per avermi obbligata a fare alcuni esami; la coppia più pettegola della facoltà formata da Matteo F. e Stefano B.; il mio compagno di tirocini Emanuele; la mia amica di passeggiate con i cani Hanto; ed Elena, la mia "sostituta valdostana" con la quale si è creato un intenso rapporto d'amicizia. Grazie anche ad Anita, Rosalba, Maurizio ed Andrea per la vostra simpatia e disponibilità.

Ancora, grazie a tutte le mie coinquiline: Eleonora, Antonella, Manuela, Isabella, ma soprattutto ad Ester, la quale, per me, è diventata una terza sorella.

Ringrazio la mia amica Vivi-Darions per avermi sostenuta durante tutti questi anni e per avermi mandato un sms per augurarmi buona fortuna ogni volta che dovevo fare un esame: grazie per la tua preziosa amicizia!

Grazie a Patrizia e Stefano non solo per aver curato il mio piccolo Stitch, ma anche per la vostra disponibilità ad insegnare: spero, in futuro, di diventare brava quanto voi!

Grazie soprattutto ai miei genitori, che mi hanno permesso di realizzare il sogno (sperando che non si tramuti troppo in un incubo) che avevo fin da bambina ed alle mie sorelle che mi hanno sostenuta ed incoraggiata in questa scelta fin dal test di ammissione. Un pensiero va anche alla mia nonna Vittoria, che, ovunque si trovi, spero di aver reso orgogliosa ed a tutti i miei animaletti passati e presenti.

Un ultimo ringraziamento è destinato ai Dottori Francesco Cafiero e Marco Zanobini per aver permesso a mio padre di essere qui oggi.