

**UFRRJ
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS
VETERINÁRIAS**

TESE

**INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA
METACOMUNIDADE DE HELMINTOS PARASITOS DE
PEQUENOS MAMÍFEROS NO PARQUE NACIONAL DA SERRA
DOS ÓRGÃOS, ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL**

THIAGO DOS SANTOS CARDOSO

2018



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS**

**INFLUÊNCIA DE FATORES BIÓTICOS E ABIÓTICOS NA
METACOMUNIDADE DE HELMINTOS PARASITOS DE
PEQUENOS MAMÍFEROS NO PARQUE NACIONAL DA SERRA
DOS ÓRGÃOS, ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL**

THIAGO DOS SANTOS CARDOSO

Sob a Orientação do Professor

Dr. José Luis Fernando Luque Alejos

e Co-orientação da Professora

Dra. Rosana Gentile

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências**, no curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Área de Concentração em Ciências Veterinárias.

Seropédica, RJ
Novembro de 2018

C266i

Cardoso, Thiago dos Santos, 1987-
Influência de fatores bióticos e abióticos na
metacomunidade de helmintos parasitos de pequenos
mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos,
estado do Rio de Janeiro, Brasil / Thiago dos Santos
Cardoso. - 2018.
134 f.: il.

Orientador: José Luis Fernando Luque.

Coorientadora: Rosana Gentile.

Tese(Doutorado). -- Universidade Federal Rural do
Rio de Janeiro, Ciências Veterinárias, 2018.


1. Parasitismo. 2. Ecologia de comunidades. 3.
Helmintos. 4. Roedores. 5. Marsupiais. I. Luque, José
Luis Fernando, 1962-, orient. II. Gentile, Rosana,
1971-, coorient. III Universidade Federal Rural do
Rio de Janeiro. Ciências Veterinárias. IV. Título.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

THIAGO DOS SANTOS CARDOSO

Tese submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências** no Curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, área de concentração em Ciências Veterinárias.

TESE APROVADA EM 27/11/2018



José Luis Fernando Luque Alejos Dr. UFRRJ
(Orientador)



Cláudia Portes Santos Silva Dr. FIOCRUZ



Luiz Eduardo Roland Tavares Dr. UFMS



Natalie Olifiers Dr. UVA



Pedro Cordeiro Estrela de Andrade Pinto Dr. UFPB

Dedico aos meus pais e aos amigos por todo o apoio essencial para o desenvolvimento desta tese.

AGRADECIMENTOS

Muitos estiveram envolvidos e preocupados com o desenvolvimento e resultado desta tese. A estas pessoas agradeço de todo o meu coração:

aos meus pais Nilda e João, que me apoiaram e sempre torceram pelo meu sucesso.

ao meu orientador Dr. José Luis Fernando Luque Alejos, que através de sua experiência fez grandes contribuições para o aprimoramento deste trabalho, além de fornecer o apoio e otimismo que foram essenciais em diversos momentos.

a minha orientadora Dra. Rosana Gentile, pela confiança, paciência, carinho e todo apoio dado durante esta fase de minha vida. Sua ajuda foi essencial para o resultado deste trabalho.

ao Dr. Arnaldo Maldonado Júnior e a Dra. Raquel de Oliveira Simões, pela valiosa contribuição na taxonomia das espécies, além de discussão dos resultados obtidos.

ao Dr. Rui Cerqueira (UFRJ) pelo apoio financeiro e logístico para as coletas.

ao Dr. Pedro Cordeiro Estrela (UFPB) pela elaboração e execução do projeto.

a Dra. Ana Cláudia Delcielos (UFRJ) pelo apoio na execução do projeto.

ao Dr. Roberto Vilela e Cynthia Ito pelo apoio na organização e desenvolvimento das coletas.

ao amigo Dr. Sócrates Fraga da Costa Neto, pela coleta e triagem dos parasitos possibilitando o desenvolvimento deste trabalho.

ao Dr. Marcelo Weksler (Museu Nacional) e Tatiana Tavares de Pádua (LABPMR), pela ajuda na identificação dos pequenos mamíferos. A Dr. Daniela Dias pelo preparo do espécimes-testemunhos dos pequenos mamíferos para depósito.

a Dra. Caryne Aparecida de Carvalho Braga, pela paciência e ajuda essencial com as análises estatísticas, além de discussão dos resultados desta tese. Do mesmo modo, ao Msc. Luiz Gomes pela discussão de resultados, técnicas e teorias que foram importantes para esclarecer alguns pontos desta tese.

ao Ricardo Baptista da plataforma de imagens, pela ajuda no aprimoramento de diversas imagens dos helmintos.

a equipe do Laboratório de Vertebrados da UFRJ e do Parque Nacional da Serra dos Órgãos pela organização e apoio durante as coletas.

aos meus queridos amigos Luana Delfoente, Carla Elizabeth Macabu, Letícia Riski e Leonel Allende, por estarem ao meu lado quando mais precisei e sem os quais diversas etapas desta tese teriam sido momentos de maior estresse. Obrigado por me acompanharem em todos os momentos e me mostrarem que dias melhores estavam por vir.

as minhas queridas amigas Raquel Boullosa e Natalia Costa, pelo registro de grandes momentos, apoio e compreensão mútua dos desafios encontrados e pela contribuição na descrição taxonômica de algumas espécies encontradas.

ao amigo Dr. Bernardo Rodrigues Teixeira pelo apoio e por compartilhar sua sabedoria quando mais precisei.

a amiga Msc. Michele Maria pelo apoio emocional e administrativo durante a etapa final de desenvolvimento deste documento.

a todos os amigos do LABPMR, em especial as queridas Ana Paula Gomes, Beatriz Elise, Tainá Monte, Brunna Braga, Rute Albuquerque, Camila Lúcio, Tati, Natália e Thaianne e aos queridos Dr. Paulo Sérgio D'Andrea, Dr. Márcio Neves Boia, Fernando de Oliveira Santos e Márcio Sales, pelo auxílio no projeto, apoio em diversos momentos e conselhos valiosos no laboratório ou em campo que foram fundamentais para a minha paz interior.

aos amigos Jack, Cintia, Pilar, Mel, Alexander e Ramon pelo apoio emocional ao longo dos anos em que este trabalho esteve em desenvolvimento.

a UFRRJ e a FIOCRUZ pelo suporte técnico e financeiro para a execução deste projeto.

o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

RESUMO

CARDOSO, Thiago dos Santos. **Influência de fatores bióticos e abióticos na metacomunidade de helmintos parasitos de pequenos mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, estado do Rio de Janeiro, Brasil.** 2018. 134p. Tese (Doutorado em Ciências Veterinárias). Instituto de Veterinária, Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Estado do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

Parasitos são organismos amplamente distribuídos e tem um papel fundamental para a biodiversidade, pois podem regular populações de hospedeiros, interferir em interações ecológicas, alterar todo um ecossistema pelo efeito cascata e influenciar em padrões evolutivos dos hospedeiros. Apesar disso, ainda são poucos os estudos envolvendo interação ecológica parasito-hospedeiro, especialmente em habitats naturais. O objetivo geral desta tese foi analisar a estrutura das metacomunidades de helmintos em espécies de pequenos mamíferos, investigando-se a influência de fatores bióticos e abióticos na composição de espécies destes parasitos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), estado do Rio de Janeiro. Roedores e marsupiais foram coletados em transectos lineares em três localidades. Foi investigada a influência de fatores bióticos (idade e sexos dos hospedeiros) e abióticos (município de coleta) nos parâmetros parasitológicos das espécies de helmintos mais prevalentes. Foram analisadas as estruturas de metacomunidades de pequenos mamíferos e helmintos utilizando-se a Análise de Estrutura de Metacomunidades. A influência de variáveis ambientais, representadas pelo micro-habitat, e espaciais, calculadas a partir de coordenadas geográficas, na composição das espécies de helmintos também foi investigada. Foram capturadas 20 espécies de pequenos mamíferos, das quais 12 estavam parasitadas por helmintos. Foram recuperadas 29 espécies de helmintos pertencentes aos filos Nematoda, Platyhelminthes e Acantocephala. As espécies *Aspidodera raillieti*, *Cruzia tentaculata*, *Turgida turgida* e *Viannaia hamata* apresentaram os maiores valores de prevalência e/ou abundância no marsupial *Didelphis aurita*, tal como a espécie *Stilestrongylus aculeata* no roedor *Akodon montensis*, e *Stilestrongylus lanfrediae*, nos roedores *Oligoryzomys flavescens* e *Oligoryzomys nigripes*. Algumas espécies de helmintos foram influenciadas tanto pelo sexo e idade dos hospedeiros quanto pela localidade. Foi observado maior compartilhamento de espécies de helmintos entre hospedeiros relacionados filogeneticamente e/ou ecologicamente, corroborando a importância da coevolução parasito-hospedeiro na composição das espécies. *Akodon montensis* parece atuar como uma espécie-chave na comunidade, compartilhando espécies de helmintos com outros roedores. Contudo, *D. aurita* foi a espécie com maior riqueza total e média de espécies de helmintos. Considerando-se roedores e marsupiais juntos, apenas a metacomunidade de helmintos no nível de infracomunidade apresentou padrão de estruturação não aleatório, sendo registrada uma estrutura quase-Gleasoniana. Este padrão indica que as espécies respondem a um mesmo gradiente ambiental, porém de forma individual, havendo substituições ao invés de perdas de espécies ao longo do gradiente. A composição de espécies de helmintos desta metacomunidade variou em função tanto do gradiente ambiental, indicado pelas variáveis cursos d'água e sub-bosque, quanto espacial, indicando que diferenças entre localidades foram maiores que em escala local. Os resultados indicaram que a metacomunidade destes parasitos estudados foi influenciada não apenas pelos grupos taxonômicos de hospedeiros, mas também pelos fatores abióticos e pelas escalas espaciais investigadas.

Palavras-chave: biodiversidade, comunidades, parasitismo.

ABSTRACT

CARDOSO, Thiago dos Santos. **Influence of biotic and abiotic factors in the metacomunity of helminth parasites of small mammals in the Serra dos Órgãos National Park, state of Rio de Janeiro, Brazil.** 2018. 134p. Thesis (Ph.D. Veterinary Sciences). Instituto de Veterinária, Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Estado do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ.

Parasites are widely distributed organisms and play a key role in biodiversity, because they can regulate host populations, interfere in ecological interactions, alter an ecosystem by the cascade effect, and influence evolutionary patterns of hosts. Despite this, there are few ecological studies related to parasite-host interaction, mainly in natural habitats. The objective of this thesis was to analyse the structure of helminth metacommunities in small mammal species, investigating the influence of biotic and abiotic factors on the species composition of these parasites in the Serra dos Órgãos National Park (PARNASO), state of Rio de Janeiro. Rodents and marsupials were collected in linear transects at three locations. The influence of biotic (age and sex of the hosts) and abiotic factors (municipality of samplings) on the parasitological parameters of the most prevalent helminth species were investigated. The metacommunity structures of small mammals and helminths were analysed using the Analysis of Metacommunity Structure. The influence of environmental variables, represented by microhabitat, and spatial variables, calculated from geographic coordinates, in the helminth species composition was also investigated. Twenty species of small mammals were captured, of which 12 were parasitized by helminths. In total, 29 species of helminths belonging to the Nematoda, Platyhelminthes and Acantocephala phyla were recovered. The species *Aspidodera railletii*, *Cruzia tentaculata*, *Turgida turgida* and *Viannaia hamata* presented the highest values of prevalence and / or abundance in the marsupial *Didelphis aurita*, such as the species *Stilestrongylus aculeata*, in the rodent *Akodon montensis*, and *Stilestrongylus lanfrediae*, in the rodents *Oligoryzomys flavescens* and *Oligoryzomys nigripes*. Some helminth species were influenced by sex and age of the hosts as well as by the sampling locality. Greater sharing of helminth species was observed between phylogenetically and / or ecologically related hosts, corroborating the importance of host-parasite coevolution in species composition. *Akodon montensis* seems to act as a keystone species in the community, sharing helminths species with other rodents. However, *D. aurita* was the species with the highest total and mean species richness of helminths. Considering rodents and marsupials together, only the metacommunity of helminths at the infracommunity level presented a non-random structuring pattern, with a quasi-Gleasonian structure. This pattern indicates that the species respond to the same environmental gradient, but individually, with species replacements instead of losses along the gradient. The helminth species composition of this metacommunity varied as a function of both the environmental gradient, indicated by the variables watercourse and understory, as well as the spatial one, indicating that differences among localities were higher than on a local scale. The results indicated that the metacommunity of these studied parasites was influenced not only by the taxonomic groups of hosts, but also by abiotic factors and spatial scales investigated.

Keywords: biodiversity, communities, parasitism.

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1.** Representação hierárquica dos Elementos de Estrutura de Metacomunidade (Coerência, Substituição de Espécies e Coincidência de Limites, representados pelos losangos). NS = Estatisticamente não significativo, Neg = Negativo, Pos = Positivo, IM = Índice de Morisita. 4
- Figura 2.** Representação hipotética de estruturas de metacomunidade, de acordo com LEIBOLD; MIKKELSON (2002). 6
- Figura 3.** Diagrama climático de temperatura média mensal e precipitação total mensal para os períodos de amostragem (Novembro de 2014 - Julho de 2015, indicados pelas setas) de pequenos mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Os meses de janeiro a abril de 2015 não são mostrados devido a ausência de dados de precipitação e temperatura para este período. A escala de precipitação corresponde ao dobro da escala de temperatura média neste diagrama. Períodos de déficit hídrico no ambiente são observados quando a linha de precipitação fica abaixo da de temperatura. 9
- Figura 4.** Transectos de captura estabelecidos nas localidades estudadas dentro do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. 11
- Figura 5.** Armadilhas da marca Tomahawk (à esquerda da imagem) e Sherman (à direita da imagem) utilizadas para a captura de pequenos mamíferos. 12
- Figura 6.** Marcação (lona e estacas) indicando a disposição das armadilhas de queda (*pitfalls*) utilizadas para a captura de pequenos mamíferos. 12
- Figura 7.** Composição e abundância de pequenos mamíferos capturados no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. 14
- Figura 8.** Curva de acúmulo de espécies por rarefação considerando a abundância de pequenos mamíferos (A) e infracomunidades infectadas por helmintos (B), no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. 16
- Figura 9.** Microscopia de Luz de espécime fêmea adulta de *Alippistrongylus* sp. (A) Região anterior da fêmea mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior da fêmea mostrando o apêndice dorsal (Ad). 31
- Figura 10.** Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Aspidodera railletii*. (A) Região anterior do macho mostrando o esôfago (Es), poro excretor (Pe) e bulbo (Bb); (B) Detalhe dos cordões cefálicos (Cc); (C) Região posterior do macho mostrando espículos (Ep), gubernáculo (Gb) e ventosa (Vt); (D) Região posterior da fêmea. 32
- Figura 11.** Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Cruzia tentaculata*. (A) Região anterior do macho com três lábios (Lb), esôfago (Es) e dentículos (Dt); (B) Esôfago com detalhe da dilatação pré-bulbar (Dpb) e bulbo (Bb); (C) Visão lateral da parte posterior do macho mostrando gubernáculo (Gb) e espículos (Ep); (D) Região posterior da fêmea mostrando o ânus (An). 33
- Figura 12.** Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Guerrerostrongylus zetta*. (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o gubernáculo (Gb), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea. 34
- Figura 13.** Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Heligmostrongylus* sp. (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc) e a estriação dorsal dilatada (Ed); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea. 35
- Figura 14.** Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Litomosoides* sp. (A) Região anterior do macho; (B) Região posterior do macho mostrando o cabo (c) e a

lâmina (l) do espículo esquerdo, além do espículo direito (Ed); (C) Região posterior da fêmea; (D) Detalhe da vulva (Vu) da fêmea.....	36
Figura 15. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Protospirura numidica criceticola</i> . (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe dois pseudolábios trilobados (Lt) e dente (De); (B) Detalhe do poro excretor (Pe); (C) Região posterior do macho mostrando em detalhe os espículos (Ep), quatro pares de papilas pré-cloacais (asteriscos), além de papilas pós-cloacais (triângulos), sendo visível uma papila imediatamente posterior a cloaca e outros dois pares localizados na ponta da cauda; (D) Região posterior da fêmea mostrando em detalhe o ânus (An).....	37
Figura 16. Microscopia de Luz de espécime adulto fêmea de <i>Pterygodermatites</i> sp. (A) Região anterior da fêmea mostrando dentículos (Dt) e dentes esofagianos (De); (B) Região posterior da fêmea.	38
Figura 17. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Stilestrongylus aculeata</i> . (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital hipertrofiado (Cg), espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais. (C) Região posterior da fêmea.	39
Figura 18. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Stilestrongylus eta</i> . (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg) e os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais. (C) Região posterior da fêmea.	40
Figura 19. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Stilestrongylus lanfrediae</i> . (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg), Gubernáculo (Gb) e os espículos (Ep), além de alguns raios ventrais e laterais; (C) Região posterior da fêmea. ...	41
Figura 20. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Trichofreitasia lenti</i> . (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg) e os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea.	42
Figura 21. Microscopia de Luz de espécimes adultos fêmeas de <i>Trichuris</i> sp. (A) Região anterior da fêmea; (B) Região posterior da fêmea mostrando em detalhe o ânus (An).	43
Figura 22. Microscopia de Luz de espécimes adultos de <i>Turgida turgida</i> . (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe as papilas (Pp), dentículos (Dt) e colar cefálico (Cc); (B) Região posterior do macho mostrando papilas (asteriscos), papilas penduculadas (triângulos) e fasmídeo (Fs); (C) Região posterior do macho com detalhe dos espículos (Ep); (D) Região posterior da fêmea.....	44
Figura 23. Microscopia de Luz de espécime de <i>Rodentolepis akodontis</i> . (A) Região anterior mostrando escólex com ventosa (Ve) e o rostelo invaginado e armado com ganchos (Gc); (B) Ganchos do rostelo; (C) Proglotes mostrando testículos (t), ovário (ov) e cirro (c).	45
Figura 24. Microscopia de Luz de espécime de <i>Canaania obesa</i> . Detalhe da ventosa oral (Vo), acetábulo (Act), testículos (Te), ovário (Ov), ovos (Ovos), alças cecais (Ace), poro excretor (Pe) e vitelária (Vt).	46
Figura 25. Estrutura da comunidade de helmintos de <i>Oligoryzomys nigripes</i> mostrando um padrão aninhado de distribuição de espécies no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Quadrados preenchidos representam a ocorrência de espécies em cada infracomunidade.	60
Figura 26. Análise de rede bipartida ilustrando a interação roedor-helminto no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.	73

Figura 27. Matrizes ordenadas para as metacomunidades de helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil: A) infracomunidades e B) comunidades componentes.	74
Figura 28. Esquematização da partição de variância mostrando as frações compartilhadas e únicas de componentes ambiental e espacial da variação de espécies. (A) representa o componente unicamente ambiental, (B) representa a interseção entre os componentes ambiental e espacial, (E) representa o componente unicamente espacial e (R) representa os resíduos da análise.	85
Figura 29. Análise de Redundância para a relação da composição de espécies de helmintos (sp1-sp17) recuperadas de roedores e marsupiais com modelos globais contendo todas as variáveis espaciais mensuradas, representadas pelos vetores fornecidos pela análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (1-20) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.	87
Figura 30. Análise de Correspondência Canônica para a relação da composição de espécies de helmintos (sp1-sp17) recuperadas de roedores e marsupiais com modelos globais contendo todas as variáveis de habitat mensuradas no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.	88
Figura 31. Matriz ordenada para a metacomunidade de helmintos formada pelas infracomunidades de roedores e marsupiais, no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Sítios preenchidos em preto representam ocorrência de espécies de helmintos em cada infracomunidade e sítios preenchidos em cinza representam a presença das variáveis ambientais investigadas (Cursos d'água e Sub-bosque esparso). Sítios sem preenchimento representam ausências de espécies de helmintos ao longo das infracomunidades analisadas ou ausência das variáveis ambientais.	89
Figura 32. Partição de variância do componente ambiental e componente espacial sobre a metacomunidade de helmintos recuperados de roedores e marsupiais no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Nos círculos encontram-se as porcentagens de explicação pelos componentes testados e os resíduos indicam a variação não explicada.	90

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Dados geográficos dos transectos onde foram realizadas as coletas de pequenos mamíferos e helmintos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.....	13
Tabela 2. Valores de riqueza média, prevalência total (%) com intervalos de confiança de 95% (IC) e abundância média \pm desvio padrão (DP) de helmintos recuperados de pequenos mamíferos silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.....	15
Tabela 3. Parâmetros parasitológicos abundância média + desvio padrão, intensidade média + desvio padrão e prevalência (intervalo de confiança) observados para a fauna de helmintos de <i>Akodon montensis</i> em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.	55
Tabela 4. Parâmetros parasitológicos abundância média + desvio padrão, intensidade média + desvio padrão e prevalência (intervalo de confiança) observados para a fauna de helmintos de <i>Oligoryzomys nigripes</i> em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.	56
Tabela 5. Modelos Lineares Generalizados (GLM) para abundância e prevalência das espécies de helmintos mais prevalentes, recuperadas de <i>Akodon montensis</i> e/ou <i>Oligoryzomys nigripes</i> em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. AICc = versão corrigida do critério de informação de Akaike; Peso = pesos de Akaike, K = número de parâmetros do modelo. Com exceção do modelo nulo, apenas modelos estatisticamente significativos foram mostrados.	58
Tabela 6. Índices de importância para espécies de helmintos coletados de <i>Oligoryzomys nigripes</i> e <i>Akodon montensis</i> em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.....	59
Tabela 7. Prevalência (%) com intervalos de confiança de 95% e riqueza média de espécies de helmintos recuperados de roedores silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Abaixo das espécies de mamíferos encontra-se o número total de hospedeiros capturados e o número de hospedeiros infectados entre parênteses...	70
Tabela 8. Abundância média e desvio padrão de espécies de helmintos recuperados de roedores silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Abaixo das espécies de mamíferos encontra-se o número total de hospedeiros capturados e o número de hospedeiros infectados entre parênteses.....	71
Tabela 9. Índices de importância para os helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.	72
Tabela 10. Valores dos elementos de estrutura de metacomunidade (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) para pequenos mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. AE=ausências embutidas, SUB=número de substituições de espécies, IM=índice de Morisita, P=p-valor.	86
Tabela 11. Valores dos elementos de estrutura de metacomunidade (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) para os helmintos recuperados de pequenos mamíferos hospedeiros no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. AE=ausências embutidas, SUB=número de substituições de espécies, IM=índice de Morisita, P=p-valor.....	86
Tabela 12. Valores da partição da variância do componente ambiental e componente espacial sobre a metacomunidade de helmintos recuperados de roedores e marsupiais no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. GL = Graus de	

liberdade; R^2 Ajustado = coeficiente de determinação ajustado; % de explicação = porcentagem de explicação de cada fração com base no R^2 Ajustado; P = valor de significância estatística de cada fração analisada. 90

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	1
1.1 A Importância do Parasitismo para a Biodiversidade.....	1
1.2 Escalas de Investigação do Parasitismo.....	2
1.3 Abordagens para o Estudo de Metacomunidades	3
1.4 Pequenos Mamíferos e Helminhos como Modelo para Estudo da Interação Parasito-Hospedeiro.....	6
1.5 A Mata Atlântica e a importância do Parque Nacional da Serra dos Órgãos – PARNASO.....	7
1.6 Inserção do Estudo, Hipóteses e Objetivo Formulados	8
2 MATERIAL E MÉTODOS GERAIS	9
2.1 Caracterização da Área de Estudo	9
2.2 Métodos de Coleta de Amostras e Dados	12
2.2.1 Coleta dos mamíferos.....	12
2.2.2 Coleta e identificação dos helmintos.....	13
3 RESULTADOS GERAIS.....	14
3.1 Espécies de Pequenos Mamíferos e Helminhos	14
3.2 Helmintofauna dos Pequenos Mamíferos do PARNASO	16
4 DISCUSSÃO GERAL SOBRE A HELMINTOFAUNA	47
5 CAPÍTULO I.....	49
ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE DOIS ROEDORES SIGMODONTÍNEOS NO PARQUE NACIONAL DA SERRA DOS ÓRGÃOS, ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL	49
5.1 Introdução	52
5.2 Material e Métodos	52
5.2.1 Área de estudo.....	52
5.2.2 Coleta de roedores e helmintos	53
5.2.3 Análise dos dados.....	53
5.3 Resultados	54
5.4 Discussão	60
6 CAPÍTULO II.....	63
ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE HELMINTOS DE ROEDORES SILVESTRES EM UMA ÁREA PRESERVADA DA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL.....	63
6.1 Introdução	66
6.2 Material e Métodos	67
6.2.1 Área de estudo e coleta de roedores e helmintos	67
6.2.2 Análise dos dados.....	68
6.3 Resultados	69
6.3.1 Estrutura da comunidade de helmintos	72
6.4 Discussão	74
6.4.1 Fauna de helmintos dos roedores	74

6.4.2 Estrutura da comunidade de helmintos	76
7 CAPÍTULO III	78
ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE HELMINTOS DE PEQUENOS MAMÍFEROS SILVESTRES EM UMA ÁREA PRESERVADA DA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL.....	78
7.1 Introdução	81
7.2 Material e Métodos	82
7.2.1 Área de estudo e coleta de pequenos mamíferos e helmintos.....	82
7.2.2 Coleta das variáveis ambientais e dados geográficos.....	82
7.2.3 Análise dos dados.....	83
7.3 Resultados	85
7.3.1 Estrutura da metacomunidade de pequenos mamíferos e helmintos.....	85
7.3.2 Gradiente ambiental e espacial.....	87
7.3.3 Partição da variância	89
7.4 Discussão	90
7.4.1 Estrutura da metacomunidade	90
7.4.2 Gradientes ambiental e espacial	92
7.4.3 Partição da variância	93
8 CONCLUSÕES GERAIS	95
9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	96
10 ANEXOS	112
Anexo A Licenças de coleta	112
Anexo B Artigo.....	117

1 INTRODUÇÃO GERAL

1.1 A Importância do Parasitismo para a Biodiversidade

Parasitos constituem uma vasta proporção da diversidade global (COMBES, 2001; KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006), de modo que a maioria dos organismos de vida livre são hospedeiros de helmintos, artrópodes, fungos ou microorganismos (GUÉGAN; MORAND; POULIN, 2005). A relação parasito-hospedeiro representa uma interação dinâmica afetando os diversos níveis de organização dos sistemas biológicos (indivíduos, populações, comunidades e ecossistemas), de modo que os parasitos têm um papel fundamental para a biodiversidade. O hospedeiro apresenta um papel importante fornecendo o ambiente que pode ser adequado ao estabelecimento e sobrevivência de seus parasitos através da adaptação destes em seu organismo (GRUNDMANN; WARNOCK, 1976; THOMAS; GUÉGAN; RENAUD, 2009). Dada tal interação, podem ser observadas diferentes respostas dos parasitos às condições intrínsecas de seus hospedeiros. Neste caso, diferentes táxons de parasitos podem explorar diferentes recursos em seus hospedeiros, de forma que parasitos interagindo em um mesmo sítio de infecção possivelmente pertencem a mesma guilda, isto é, utilizam os recursos de maneira similar (KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006). Além disso, hospedeiros maiores podem abrigar mais parasitos por apresentarem uma maior variedade de nichos potenciais (sítios com condições e recursos favoráveis) nos quais parasitos podem se especializar (KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006). Do mesmo modo, os efeitos do parasitismo em hospedeiros suscetíveis variam de acordo com a intensidade de infecção, podendo causar danos aos tecidos e depleção nutricional (THOMAS; GUÉGAN; RENAUD, 2009; BONFIM, 2013), assim como podem afetar indiretamente a sobrevivência de seus hospedeiros, aumentando a probabilidade de predação de indivíduos infectados ou reduzindo a sua aptidão e sua capacidade de competição por recursos (SCOTT, 1988).

Características populacionais dos hospedeiros, como sua densidade populacional, podem influenciar na distribuição dos parasitos (BORDES et al., 2009). De fato, a dispersão dos parasitos pode ser um reflexo do aumento ou diminuição na densidade dos hospedeiros, determinando as taxas de contato entre indivíduos infectados e não infectados (LAFFERTY; KURIS, 2002). Diferenças no tamanho populacional e densidade dos hospedeiros, aumentando ou diminuindo a conectividade entre esses, podem ser responsáveis pela persistência ou extinção local de seus parasitos (GUÉGAN; MORAND; POULIN, 2005). Em revisão recente, KAMIYA et al. (2014) demonstraram que fatores incluindo a densidade populacional do hospedeiro, além da sua escala geográfica e tamanho da massa corporal foram os principais determinantes da variação na riqueza de parasitos, independentemente do tipo de hospedeiro e parasito analisado (metazoários, plantas ou fungos). De maneira similar, parasitos podem reduzir o tamanho populacional de seus hospedeiros e conseqüentemente apresentar maiores taxas de infecção decorrentes dessa redução (MØLLER, 2005). Neste caso, o padrão de distribuição agregada, onde poucos hospedeiros abrigam muitos parasitos e muitos hospedeiros abrigam pouco parasitos, pode ser um importante mecanismo de regulação dependente da densidade, propiciando o aumento da abundância de hospedeiros e/ou dos parasitos, além de reduzir o nível de competição interespecífica entre estes últimos (ANDERSON; MAY, 1978; DOBSON, 1985; VON ZUBEN, 1997). Por outro lado, admite-se que parasitos aleatoriamente distribuídos podem infectar mais hospedeiros quando não estão agregados em apenas uma parte da população destes (MØLLER, 2005). Apesar disso, COMBES (2001) ressalta que distribuições aleatórias de parasitos são menos prováveis de ocorrer uma vez que estes organismos podem interagir com uma série de fatores no ambiente.

Diversos estudos de ecologia de comunidades de parasitos abordaram interações locais entre espécies de parasitos em diferentes hospedeiros ou entre estes e o ambiente no qual ocorrem (BUSH; ALHO; KENNEDY, 1990; PENCE, 1990; POULIN, 2001; BROUAT et al., 2007; LUQUE; POULIN, 2007; BEHNKE, 2008; SIMÕES et al., 2010, 2011; CARDOSO et al., 2016; CHAISIRI et al., 2017). Neste caso, fatores ambientais e/ou intrínsecos aos hospedeiros contribuem para uma distribuição não aleatória dos parasitos. No contexto do parasitismo, espécies e/ou espécimes de hospedeiros representam comunidades (sítios) que podem afetar os modos de transmissão ou estabelecimento dos parasitos (KRASNOV et al., 2010; POULIN, 2010). O conservadorismo filogenético, por exemplo, pode explicar a diversidade parasitária entre hospedeiros, de modo que duas espécies mais relacionadas tendem a apresentar uma fauna parasitária mais similar (POULIN, 2014). Analogamente à teoria de biogeografia de ilhas (MACARTHUR; WILSON, 1967), hospedeiros podem ser vistos como ilhas caracterizadas pela heterogeneidade na disponibilidade de recursos, apresentando ainda diferenças no risco de extinção e colonização pelas espécies de parasitos (GUÉGAN; MORAND; POULIN, 2005; POULIN, 2014). Com isso, espera-se que hospedeiros mais geograficamente distantes entre si apresentem maior diferença na diversidade de parasitos que abrigam (POULIN, 2003; KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006; POULIN; DICK, 2007). Adicionalmente, embora existam exceções (veja BORDES et al., 2009), hospedeiros amplamente distribuídos podem apresentar maiores taxas de infecção por parasitos do que aqueles com distribuição geográfica mais restrita (GREGORY, 1990).

Assim como em indivíduos, populações e comunidades de hospedeiros, os parasitos também podem influenciar em um determinado ecossistema de diversas maneiras (HOLT; BOULINIER, 2005). As maiores taxas de mortalidade de hospedeiros devido ao parasitismo podem contribuir para a adição de nutrientes na cadeia trófica alterando os fluxos de energia e matéria ao longo das populações de hospedeiros no ambiente. Similarmente, hospedeiros com maior morbidade podem se tornar consumidores menos competentes e hospedeiros, que por influência do parasitismo tornam-se mais vulneráveis à predação, podem alterar a dinâmica das interações tróficas entre as espécies (HOLT; BOULINIER, 2005; POULIN, 2007a). Com isso, parasitos representam importantes componentes do ambiente (NUNN et al., 2003), podendo ser considerados como “engenheiros do ecossistema” (MITTELBACH, 2005), interferindo em processos como competição, migração e reprodução do hospedeiro (COMBES, 1996). Ressalta-se, portanto, o potencial dos parasitos como determinantes da diversidade de espécies e sua capacidade para afetar ecossistemas através do efeito cascata (THOMAS; BONSALE; DOBSON, 2005).

1.2 Escalas de Investigação do Parasitismo

Hospedeiros representam habitats discretos com limites definidos, e podem ser interpretados como barreiras físicas para a ocorrência dos parasitos (POULIN, 1997a). Com isso, a composição e riqueza de comunidades de parasitos pode variar em função da escala espacial e temporal investigada, sendo reconhecidos três níveis para as comunidades de parasitos: infracomunidade, comunidade componente e fauna de parasitos (HOLMES; PRICE, 1986; BUSH et al., 1997; POULIN, 1997a). Diferentes espécies de parasitos em um único indivíduo hospedeiro formam uma infracomunidade e, interações ecológicas (positivas e negativas) entre os parasitos influenciam a composição de espécies. Desta forma, uma infracomunidade pode ser vista como um subconjunto das espécies de parasitos existentes em um *pool* de espécies disponíveis localmente (POULIN, 1997a). Este maior conjunto de espécies é por sua vez conhecido como comunidade componente e, de acordo com POULIN (1997a), a composição de espécies destas comunidades componentes muda devido à extinção local de

parasitos ou pela adição de hospedeiros infectados com parasitos anteriormente ausentes na comunidade. Comunidades componentes formam um subconjunto de uma maior coleção de espécies de parasitos conhecida neste caso como fauna de parasitos (POULIN, 1997a). Este último nível é associado à história filogenética de um determinado hospedeiro através de processos evolutivos, tais como aquisição de novos hospedeiros e extinção de espécies (POULIN, 1997a).

Apesar destas diferentes escalas de investigação, cabe ressaltar que diversos estudos em ecologia parasitária focam apenas em níveis locais de interações parasito-hospedeiro, não considerando maiores escalas espaciais que podem contribuir para a compreensão da dinâmica de transmissão dos parasitos no ambiente (FERNANDES et al., 2014; SUZÁN et al., 2015). Parasitos podem compor sistemas complexos interagindo com uma ampla diversidade de hospedeiros (BORDES et al., 2009; LAFFERTY, 2012) e, desta maneira, podem ter sua ocorrência e distribuição influenciadas pela soma de fatores locais (ex: interações bióticas e requisitos ambientais) e regionais (ex: dispersão de espécies) (LEIBOLD et al., 2004; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; DE LA SANCHA et al., 2014). Com isso, torna-se importante a investigação de processos relacionados a relação parasito-hospedeiro em diferentes escalas espaciais. Uma análise recente para se compreender as respostas dos organismos às alterações ecológicas, considerando-se fatores locais e regionais, é o estudo de estruturas de metacomunidades (WINEGARDNER et al., 2012).

A teoria de metacomunidade é uma extensão do conceito de metapopulação, tendo sido proposta por HANSKI; GILPIN (1991) em seu estudo sobre dinâmicas de metapopulações. Enquanto a teoria de metapopulação busca compreender o que determina a persistência de uma população ao longo de ambientes isolados, a teoria de metacomunidade busca compreender os fatores responsáveis por regular a coexistência de múltiplas espécies nestes ambientes (LEIBOLD; MILLER, 2004). Metacomunidades podem ser definidas como um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de múltiplas espécies que potencialmente podem interagir (HANSKI; GILPIN, 1991; LEIBOLD et al., 2004). Desta forma, a teoria de metacomunidade pode ser adequada ao estudo de comunidades parasitárias, uma vez que parasitos interagem entre si dentro de seus hospedeiros e podem se dispersar entre hospedeiros distintos (MIHALJEVIC, 2012).

1.3 Abordagens para o Estudo de Metacomunidades

São conhecidas duas abordagens para o estudo de metacomunidades. A primeira busca compreender o padrão de distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental (considerado como recursos ou variáveis ambientais que influenciam na distribuição das espécies) (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002), sendo conhecida como Abordagem Padrão e se baseia na avaliação de elementos de estrutura de metacomunidades (EEM). A segunda, conhecida como Abordagem Mecanística (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005), baseia-se nos mecanismos responsáveis pela diversidade de espécies, investigando o papel da dispersão destas entre comunidades com maior ou menor heterogeneidade ambiental (LEIBOLD et al., 2004; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017). Ambas as abordagens assumem que padrões de estruturação de comunidades podem ser previsíveis a partir de diferenças locais ao longo de gradientes que ocorrem em maiores escalas espaciais (FERNANDES et al., 2014). Embora as abordagens EEM e Mecanística sejam complementares, com interpretações relacionadas (BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017), sugere-se que o estudo dos padrões de distribuição das espécies contribua para uma melhor compreensão dos processos relacionados à diversidade em uma metacomunidade (DE LA SANCHA et al., 2014).

Levando-se em conta que a ocorrência e a distribuição das espécies podem variar em função dos recursos e condições ambientais necessários a sua sobrevivência e, que mudanças na composição de espécies podem refletir mudanças nessas condições, análises de dados ecológicos utilizando-se técnicas de ordenação são úteis por possibilitar o agrupamento de sítios contendo espécies mais similares em relação a sua resposta ao gradiente ambiental (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; DALLAS; PRESLEY, 2014; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017). Contudo, para que seja definido um gradiente ambiental, as espécies devem responder ao mesmo recurso e/ou variáveis ambientais, ainda que em relações opostas (BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017). LEIBOLD; MIKKELSON (2002) foram os primeiros a investigar a contribuição dos EEM para estudos de ecologia de comunidades, utilizando a análise de ordenação (Média Recíproca, isto é, análise de correspondência) de matrizes de incidência de espécies (matrizes de presença e ausência das espécies ao longo de sítios de ocorrência). Os elementos avaliados na EEM são a coerência, a substituição de espécies e a coincidência de limites (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017) (Figura 1).

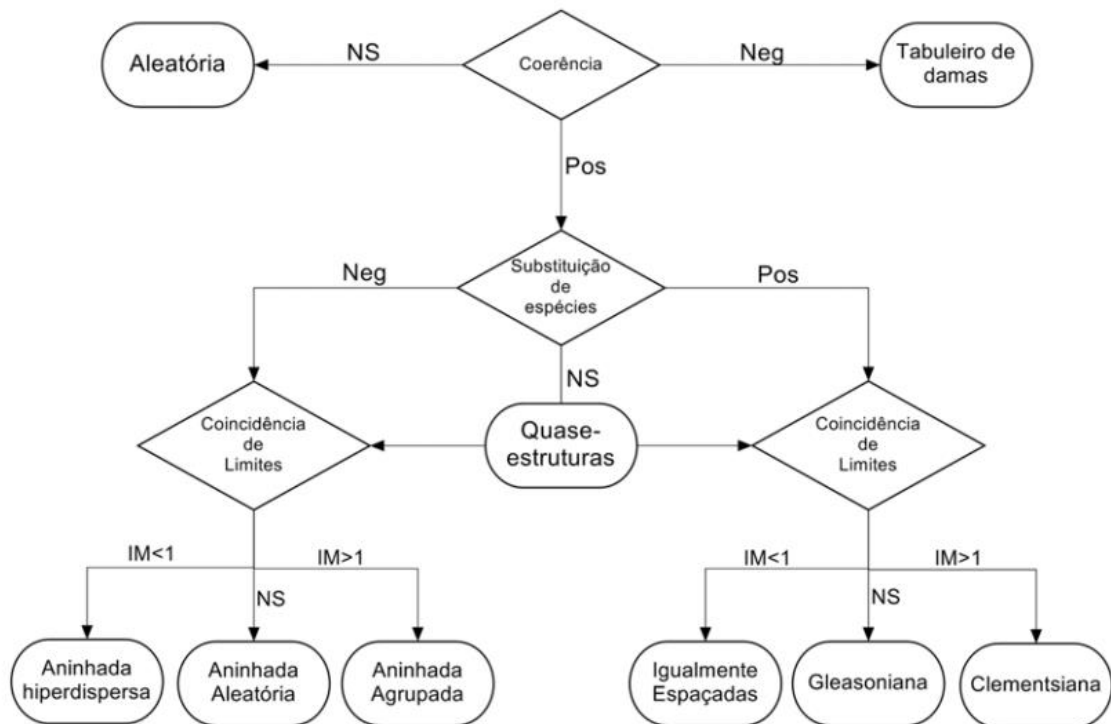


Figura 1. Representação hierárquica dos Elementos de Estrutura de Metacomunidade (Coerência, Substituição de Espécies e Coincidência de Limites, representados pelos losangos). NS = Estatisticamente não significativo, Neg = Negativo, Pos = Positivo, IM = Índice de Morisita.

Fonte: retirado de BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA (2017).

A coerência é uma medida que testa se as espécies respondem a um mesmo gradiente ambiental, ou seja, o grau pelo qual um padrão pode ser agrupado em uma única dimensão numa matriz de incidência, sendo quantificada pelo número de interrupções na ocorrência de uma espécie (ausências embutidas). Uma metacomunidade será coerente (coerência positiva) quando a maioria das espécies que a compõe responder ao mesmo gradiente ambiental

(LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Por outro lado, metacomunidades não coerentes podem exibir padrões aleatórios de distribuição de espécies (quando o teste da coerência não for estatisticamente significativo), ou exibir estruturas com coerência negativa (tabuleiro de damas) (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002) (Figura 1). A substituição de espécies avalia se os processos responsáveis pela estruturação de espécies são conduzidos por perda (definindo estruturas aninhadas) ou substituições destas ao longo do gradiente ambiental (Figura 1). Por sua vez, a coincidência de limites será determinada pela quantificação da sobreposição dos limites de distribuição das espécies ao longo do gradiente ambiental (BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017) (Figura 1).

A partir da avaliação destes três elementos, LEIBOLD; MIKKELSON (2002) definiram seis possíveis padrões hipotéticos de estruturação de comunidades biológicas: aninhada (PATTERSON; ATMAR, 1986), indicando perda de espécies na metacomunidade onde sítios (comunidades locais) pobres em espécies formam subconjuntos de sítios mais ricos; Clementsiana (CLEMMENTS, 1916), que representam estruturas caracterizadas por grupos de sítios (compartimentos) com composição de espécies similares dentro de cada grupo, devido a relações ecológicas interdependentes ou história evolutiva compartilhada; Gleasoniana (GLEASON, 1926), caracterizada por respostas espécie-específicas ao gradiente ambiental, porém coincidentes ao longo da metacomunidade devido a semelhanças casuais nos requisitos ambientais; uniformemente espaçada (TILMAN, 1982), representando metacomunidades caracterizadas por forte competição interespecífica; tabuleiro de damas (DIAMOND, 1975), representando exclusão competitiva pelas espécies; e aleatória (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002), onde as espécies que formam a metacomunidade não respondem ao mesmo gradiente ambiental (Figuras 1 e 2). De maneira similar, estruturas aninhadas podem apresentar limites sobrepostos de distribuição de espécies (caracterizados por perda de espécies agrupadas), hiperdispersos (com espécies ocorrendo separadamente umas das outras) ou aleatórios (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017) (Figuras 1 e 2). A avaliação do padrão de perda de espécies pode auxiliar na identificação de fatores associados com uma determinada estrutura aninhada (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010).

Além das estruturas citadas anteriormente, PRESLEY; HIGGINS; WILLIG (2010) propuseram a identificação de outras seis estruturas denominadas quase-estruturas que são análogas àquelas idealizadas por LEIBOLD; MIKKELSON (2002), isto é, apresentam os mesmos pressupostos ecológicos que as estruturas propostas anteriormente. Quase-estruturas, no entanto, caracterizam-se por uma menor força de estruturação das comunidades e representam estruturas com coerência positiva e substituição de espécies não estatisticamente significativa. Neste caso, o nível de significância da substituição de espécies pode indicar a força dos mecanismos estruturadores da metacomunidade investigada (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Desta maneira, quase-estruturas emergem para explicar padrões de estruturação não aleatórios e que não são contemplados pelas estruturas anteriormente idealizadas (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010), além de já terem sido previamente relatadas em estudos com helmintos de pequenos mamíferos (DALLAS; PRESLEY, 2014; COSTA-NETO et al., 2018).

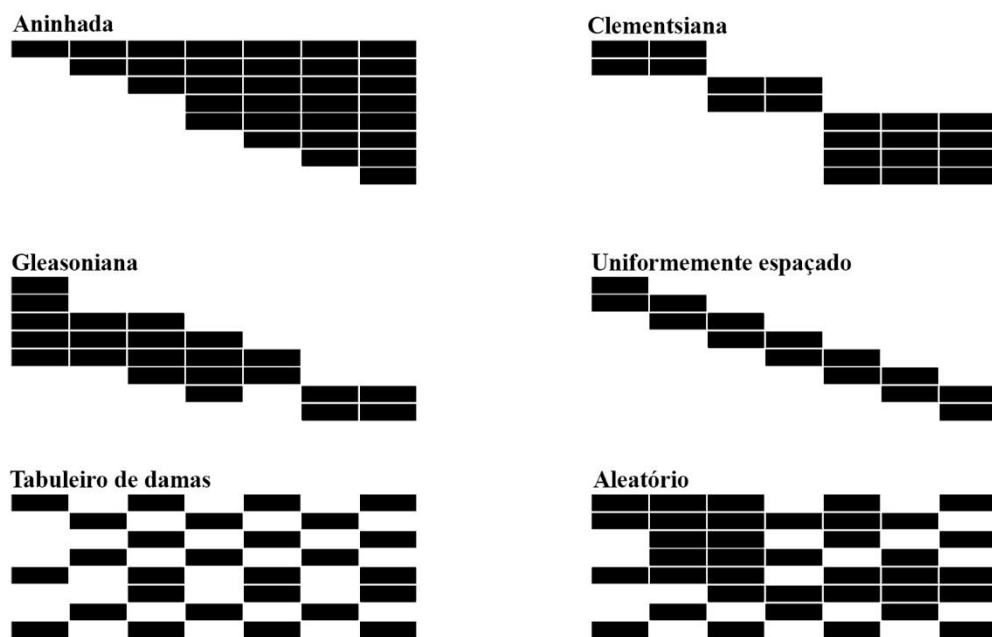


Figura 2. Representação hipotética de estruturas de metacomunidade, de acordo com LEIBOLD; MIKKELSON (2002).

Fonte: o autor.

1.4 Pequenos Mamíferos e Helminhos como Modelo para Estudo da Interação Parasito-Hospedeiro

Pequenos mamíferos, como os roedores e marsupiais, e helmintos constituem dois grupos de interesse em ecologia e são cada vez mais utilizados como modelo de interação parasito-hospedeiro em distintos ambientes (PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; SIMÕES et al., 2010; DALLAS; PRESLEY, 2014; CARDOSO et al., 2016; CHAISIRI et al., 2017; PANISSE et al., 2017; COSTA-NETO et al., 2018). Os mamíferos formam um clado que abriga um número variável de parasitos e pequenos mamíferos hospedam relativamente poucos parasitos se comparados a animais de maior porte (KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006). Contudo, a elevada abundância e diversidade dos pequenos mamíferos em relação aos demais representantes da classe Mammalia (GARDNER, 2008; PATTON; PARDIÑAS; D'ELÍA, 2015) pode, por meio de relações filogenéticas, como processos de coevolução e especiação, ter conduzido a elevada diversidade parasitária neste grupo (KRASNOV; STANKO; MORAND, 2006). Entre os mamíferos, roedores e marsupiais são bons indicadores de alterações locais do habitat e da paisagem, respondendo rapidamente às mudanças ambientais (EPSTEIN; DOBSON; VANDERMEER, 1997; PARDINI; UMETSU, 2006). Além disso, podem ocorrer em áreas de interface entre ambientes silvestre/urbano (COSTA-NETO et al., 2018; GENTILE et al., 2018) ou silvestre/rural (VAZ; D'ANDREA; JANSEN, 2007; GENTILE; COSTA-NETO; D'ANDREA, 2010; SIMÕES et al., 2011; COSTA-NETO et al., 2018), apresentando relevância epidemiológica, por compartilharem parasitos com os seres humanos (MILLS, 2006) e importância veterinária, por compartilharem parasitos com animais de criação e domésticos (WELLS; LAKIM; O'HARA, 2014; MACKENSTEDT; JENKINS; ROMIG, 2015; HAN; KRAMER; DRAKE, 2016). Com isso, muitos podem atuar como reservatórios de zoonoses como as tripanossomíases (LIMA et al., 2012; XAVIER et al., 2014),

leishmanioses (TONELLI et al., 2017; FERNÁNDEZ et al., 2018) e helmintíases (GENTILE; COSTA-NETO; D'ANDREA, 2010).

Os helmintos representam os macroparasitos entozoários mais prevalentes (MORAND; KRASNOV; POULIN, 2006) e são apontados como um dos principais agentes causadores de doenças parasitárias em humanos, animais domésticos e silvestres (POULIN, 2007b; HAN; KRAMER; DRAKE, 2016); helmintíases são consideradas um problema de saúde pública em diversas partes do mundo (FROESCHKE; MATTHEE, 2014; HAN; KRAMER; DRAKE, 2016). Assim como para os pequenos mamíferos, helmintos têm sido utilizados como indicadores de alterações ambientais (VIDAL-MARTÍNEZ; WUNDERLICH, 2017). Helmintos gastrointestinais de mamíferos terrestres podem passar ao menos uma parte de seu ciclo biológico no ambiente externo aos seus hospedeiros, sendo, portanto, afetados por fatores ambientais tais como características do habitat (PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; KUHNEN; GRAIPEL; PINTO, 2012; CARDOSO et al., 2016; CASTRO et al., 2017) e sazonalidade (SIMÕES et al., 2010, 2014; CASTRO et al., 2017). Além disso, helmintos cujo ciclo de vida necessite de hospedeiros intermediários (insetos e outros invertebrados) podem ser influenciados por fatores sazonais, como maiores valores de precipitação e temperatura. Com isso, mudanças ambientais podem alterar os parâmetros parasitológicos dos helmintos, resultando em efeitos deletérios para as populações de hospedeiros (BUSH et al., 2001).

Embora a teoria de metacomunidades seja um conceito flexível, aplicável a diferentes grupos de organismos (BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017), poucos estudos utilizando esta perspectiva foram desenvolvidos com pequenos mamíferos e helmintos. No Brasil, são conhecidos apenas os estudos de COSTA (2017), BOULLOSA (2018) e CARDOSO et al. (2018, no prelo) (capítulo 2), que avaliaram metacomunidades de helmintos de roedores, além do estudo de COSTA-NETO et al. (2018), que avaliou metacomunidades de helmintos de marsupiais. Outras pesquisas desenvolvidas no país estudaram metacomunidades formadas apenas por pequenos mamíferos (DE LA SANCHA et al., 2014; MAESTRI et al., 2018; DELCIELLOS et al., 2018), sistemas aquáticos (DE MACEDO-SOARES et al., 2010; SIQUEIRA et al., 2012; PADIAL et al., 2014), comunidades vegetais (PILLAR; DUARTE, 2010), invertebrados (BALDISSERA; RODRIGUES; HARTZ, 2012; SIQUEIRA et al., 2012; BRASIL et al., 2017) e anfíbios (DINIZ-FILHO et al., 2012; PROVETE et al., 2014). Adicionalmente, o estudo de BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA (2017) abordou o tema de maneira teórica e introduziu os termos e conceitos relacionados a teoria de metacomunidade. Similarmente, a abordagem de EEM têm sido a ferramenta utilizada por estudos que buscaram compreender o padrão de distribuição de espécies de parasitos em metacomunidades em outras regiões do mundo, considerando helmintos de roedores no Novo México (DALLAS; PRESLEY, 2014), helmintos de moluscos em lagos dos Estados Unidos (RICHGELS; HOVERMAN; JOHNSON, 2013), nematoides bentônicos em lagos da Europa (DÜMMER; RISTAU; TRAUNSPURGER, 2016) e parasitos de anfíbios em zonas úmidas dos Estados Unidos (MIHALJEVIC; HOYE; JOHNSON, 2018).

1.5 A Mata Atlântica e a importância do Parque Nacional da Serra dos Órgãos – PARNASO

A degradação ambiental é apontada como um dos principais fatores relacionados à perda de habitat e extinção de espécies nativas (TABARELLI; GASCON, 2005; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006; DINIZ, 2017). A redução na biodiversidade local pode ocorrer a curto prazo, através da perda de área e podendo excluir espécies raras, ou a longo prazo, devido aos efeitos da insularização, reduzindo a colonização por espécies em áreas isoladas (SOULÉ; WILCOX, 1980; PIRES; FERNANDEZ; BARROS, 2006), ou mesmo devido ao tempo de relaxamento relacionado ao aumento na abundância, diminuição na riqueza

de espécies e aumento na amplitude de nicho utilizado pelos indivíduos. Neste sentido, o Brasil apresenta um relevante papel na conservação das espécies devido a sua grande extensão territorial de proporções continentais, rica diversidade de ecossistemas naturais, possuindo ainda a maior cobertura de floresta tropical do mundo, além de abranger uma elevada biodiversidade, concentrando mais de 20% das espécies do planeta (MMA, 2018). Apesar deste panorama, a biodiversidade brasileira enfrenta uma crítica alteração de seus ecossistemas naturais devido ao avanço da urbanização e distintos modos de uso da terra visando a exploração econômica de certas regiões (MMA, 2018). Além disso, o Brasil é apontado como o principal responsável pela destruição de florestas da América do Sul (FAO, 2015).

Dentre os biomas brasileiros, pode-se citar a Mata Atlântica como sendo aquele que mais sofreu com processos de alteração ambiental e acentuada insularização, restando atualmente apenas 12,4% de sua cobertura florestal original (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2018). Além disso, a Mata Atlântica é apontada como um dos ecossistemas mais ameaçados do mundo e considerado um dos 35 hotspots mundiais de biodiversidade (ZACHOS; HABEL, 2011), apresentando elevados índices de biodiversidade e de endemismo (ROCHA et al., 2003; ALMEIDA, 2015). O estado do Rio de Janeiro conta com cerca de 814.563 ha de remanescentes florestais de Mata Atlântica (FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE, 2018), tornando o Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO) uma importante área de preservação deste bioma no Brasil.

O PARNASO possui uma área de cerca de 20.024 ha compreendendo os municípios de Teresópolis, Petrópolis, Magé e Guapimirim. A vegetação é caracterizada por Mata Atlântica com floresta pluvial tropical e campos de altitude. O PARNASO abriga 462 espécies de aves, 105 de mamíferos, 103 de anfíbios e 83 de répteis, incluindo 130 animais ameaçados de extinção e muitas espécies endêmicas (ICMBIO, 2018). Apesar disso, poucos estudos contribuíram para o conhecimento sobre a fauna de helmintos nesta área (GOMES et al., 2003; SIMÕES et al., 2011; DIB et al., 2018; COSTA-NETO et al., 2018), o que ressalta a importância do desenvolvimento de novas pesquisas, buscando-se compreender como as relações parasito-hospedeiro podem afetar a biodiversidade existente nesta área preservada.

1.6 Inserção do Estudo, Hipóteses e Objetivo Formulados

Esta tese está inserida em um projeto mais amplo intitulado “Rede BioM.A. Inventários: padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica”, cujos principais objetivos foram conhecer a biodiversidade de diversos táxons em diversas áreas preservadas de Mata Atlântica com uma abordagem taxonômica, ecológica, genética, evolutiva e parasitológica. Este projeto geral foi coordenado pelo Dr. Rui Cerqueira (Universidade Federal do Rio de Janeiro) e realizado através do Programa de Pesquisa em Biodiversidade do Ministério de Ciência, Tecnologia e Inovação, Processo CNPq: 457524/2012-0.

O presente projeto de tese abordou as comunidades de helmintos parasitos de pequenos mamíferos em áreas do PARNASO, envolvendo análises ecológicas e parasitológicas desta interação parasito-hospedeiro. O objetivo geral do presente trabalho foi analisar a estrutura das metacomunidades de helmintos em espécies de pequenos mamíferos hospedeiros, investigando-se a influência de fatores bióticos e abióticos na composição de espécies no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, buscando-se identificar padrões nas interações ecológicas parasito-hospedeiro, utilizando-se como modelo a interação helmintos-pequenos mamíferos. Considerando o contexto apresentado, foram formuladas as seguintes hipóteses gerais nesta tese: 1 - espécies hospedeiras com maior similaridade biológica e ecológica tendem a compartilhar mais espécies de parasitos entre si, devido aos processos evolutivos envolvendo adaptação entre parasitos e hospedeiros; 2 - a

metacomunidade de helmintos é estruturada de forma não aleatória em ambas as escalas estudadas (infracomunidade e comunidade componente), pois o compartilhamento de parasitos entre hospedeiros mais similares pode ser devido a existência de um gradiente ambiental comum que potencialmente influencia a distribuição das espécies; e 3 - fatores ambientais e espaciais são importantes para a composição das espécies de helmintos que constituem as metacomunidades coerentes.

A seguir são apresentadas as seções de metodologia e resultados gerais, bem como discussão geral sobre a helmintofauna dos pequenos mamíferos estudados. Além disso, esta tese foi dividida em três capítulos posteriores às seções gerais.

2 MATERIAL E MÉTODOS GERAIS

2.1 Caracterização da Área de Estudo

O estudo foi desenvolvido no PARNASO, uma região de Floresta Atlântica no município de Petrópolis, Rio de Janeiro. O município de Petrópolis abrange a maior totalidade da área do Parque, representando cerca de 43% deste (ICMBIO, 2018). O clima do PARNASO e entorno é do tipo Cwb, correspondente ao tropical de altitude, com uma curta estação seca (AYOADE, 1986). Contudo, não foi registrado déficit hídrico durante a amostragem do presente estudo (Figura 3).

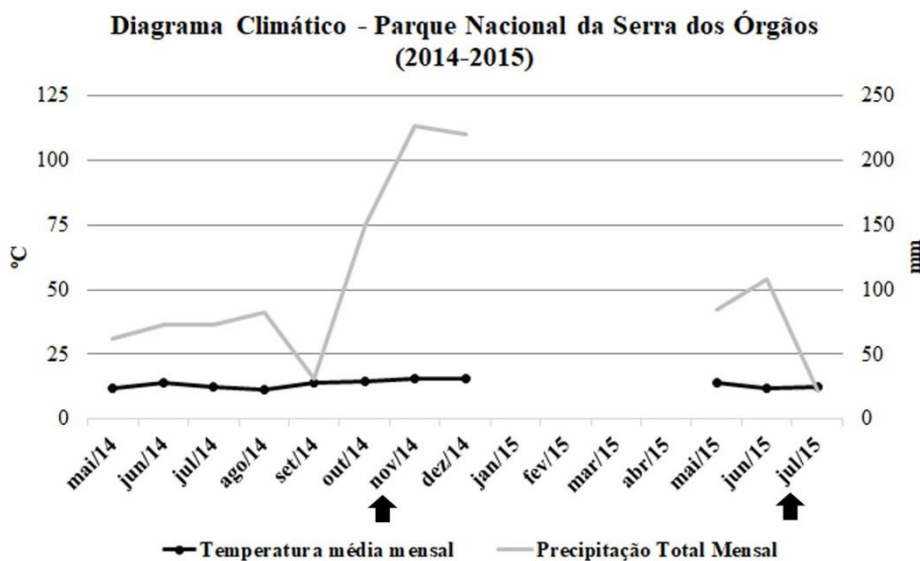


Figura 3. Diagrama climático de temperatura média mensal e precipitação total mensal para os períodos de amostragem (Novembro de 2014 - Julho de 2015, indicados pelas setas) de pequenos mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Os meses de janeiro a abril de 2015 não são mostrados devido a ausência de dados de precipitação e temperatura para este período. A escala de precipitação corresponde ao dobro da escala de temperatura média neste diagrama. Períodos de déficit hídrico no ambiente são observados quando a linha de precipitação fica abaixo da de temperatura.

Fonte: elaborado pelo autor a partir de dados do Instituto Nacional de Meteorologia do Brasil

Para o presente estudo foram selecionadas três localidades dentro do PARNASO (Figura 4):

Barragem do Caxambú (22°30'20,8"S, 43°06'47,9"O, datum WGS84): representada pelos transectos A a C (Figura 4), com altitude variando entre 1.090 e 1.150 m. Paisagem caracterizada por floresta ombrófila densa montana. Cobertura vegetal contínua em sua maior parte. Predominância de árvores de médio porte com dossel variando de 5 a 24 m. Sub-bosque predominantemente denso. Presença de cipós, palmeiras e grande abundância de taquaras em alguns trechos. Presença de cursos d'água e de afloramentos rochosos. Distante de habitações humanas e ausência de sinais de caçadores. A localidade é administrada pela empresa Águas do Imperador.

Uricanal (22°29'41"S, 43°07'26,4"O, datum WGS84): representada pelos transectos D a G (Figura 4), com altitude variando entre 1.000 e 1.200 m. Caracterizada por floresta ombrófila densa montana. Cobertura vegetal contínua em sua maior parte. Predominância de árvores de médio a grande porte, com dossel variando de 6 a 22 m. Sub-bosque denso em sua maior parte. Presença de cipós, embaúbas, palmeiras e taquaras. Presença de cursos d'água e de afloramentos rochosos. Presença de trilhas pré-existentes utilizadas para ecoturismo. Localidade próxima à área de atividade agrícola. Presença de sinais de caçadores.

Bonfim (22°27'33,9"S, 43°05'36,8"O, datum WGS84): representada pelos transectos H a J (Figura 4), com altitude variando entre 1.050 e 1.250 m vegetação de floresta ombrófila densa montana. Cobertura vegetal descontínua em sua maior parte, com presença de clareiras. Sub-bosque variando de esparso a denso em alguns trechos. Predominância de árvores de pequeno a médio porte com dossel variando de 3 a 19 m. Presença de cipós, lianas, palmeiras, e taquaras secas. Presença de cursos d'água. Presença de afloramentos rochosos. Esta localidade apresenta registro de presença humana, incluindo pousadas e atividades de ecoturismo.

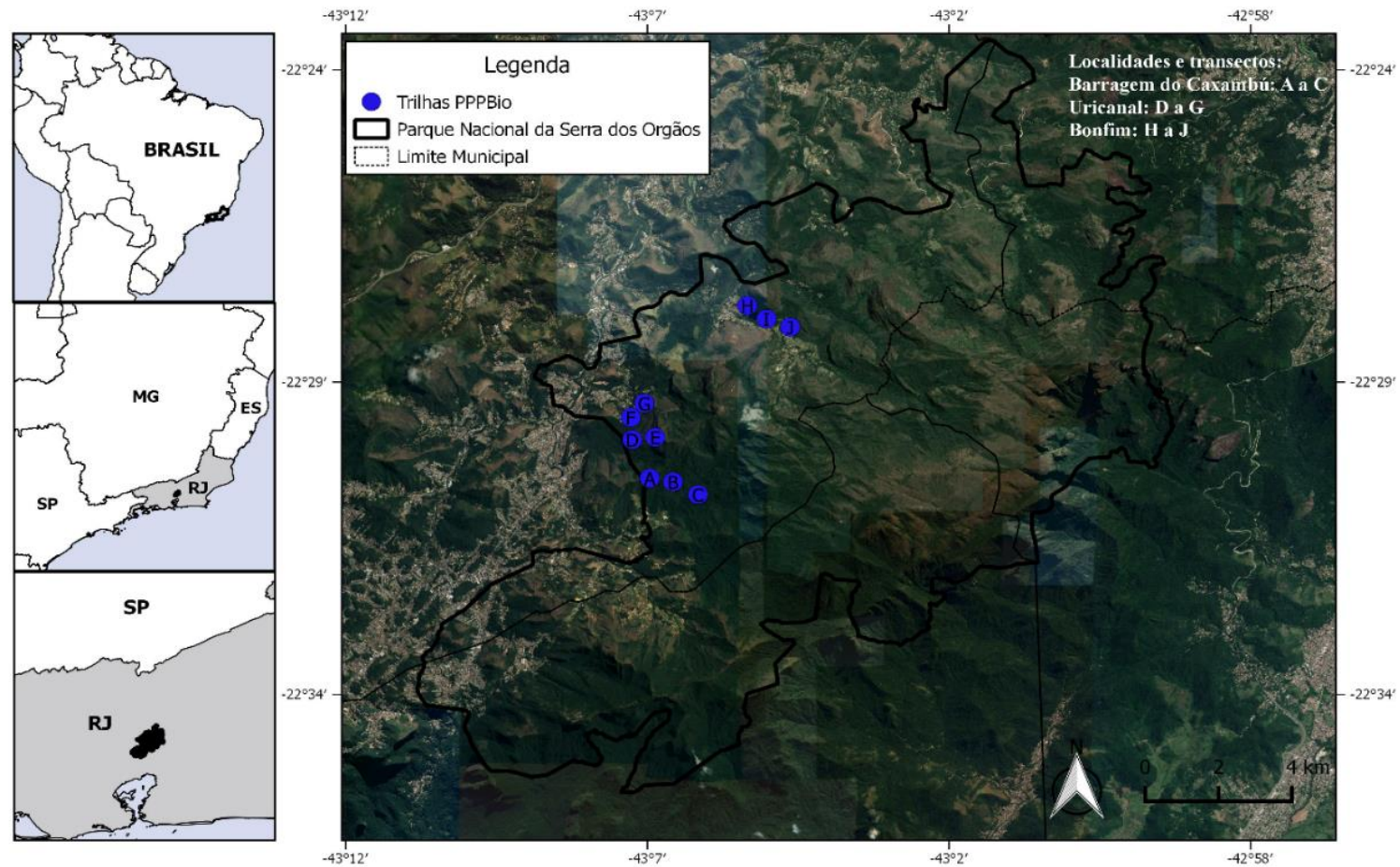


Figura 4. Transectos de captura estabelecidos nas localidades estudadas dentro do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Fonte: Fernando de Oliveira Santos (Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios)

2.2 Métodos de Coleta de Amostras e Dados

2.2.1 Coleta dos mamíferos

Foram realizadas duas coletas de pequenos mamíferos, uma em Novembro de 2014 (primavera) e outra em Julho de 2015 (inverno). As expedições tiveram duração de dez noites consecutivas de captura de pequenos mamíferos vivos com até 3Kg, tendo sido estabelecidos 10 transectos lineares nas áreas estudadas (Tabela 1). Destes, 6 transectos foram compostos por 15 estações de captura equidistantes em 20 metros, contendo duas armadilhas cada, sendo uma da marca Tomahawk (40,64 cm x 12,70 cm) e outra da marca Sherman (7,62 cm x 9,53 cm x 30,48 cm) (Figura 5), e 4 transectos com 20 estações de captura equidistantes em 10 metros, contendo armadilhas de queda feitas com baldes de 60 litros enterrados no solo (*pitfall traps*) (Figura 6).



Figura 5. Armadilhas da marca Tomahawk (à esquerda da imagem) e Sherman (à direita da imagem) utilizadas para a captura de pequenos mamíferos.

Fonte: Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios.



Figura 6. Marcação (lona e estacas) indicando a disposição das armadilhas de queda (*pitfalls*) utilizadas para a captura de pequenos mamíferos.

Fonte: Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios.

Tabela 1. Dados geográficos dos transectos onde foram realizadas as coletas de pequenos mamíferos e helmintos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Localidade	Transectos	Armadilhas	Localização	Altitude (m)
Barragem do Caxambu	A	Sherman e Tomahawk	22° 30' 16,5"S 43° 07' 09,7"O	1.097
Barragem do Caxambu	B	Baldes	22° 30' 20"S 43° 06' 47,5"O	1.117
Barragem do Caxambu	C	Sherman e Tomahawk	22° 30' 31,6"S 43° 06' 23,8"O	1.127
Uricanal	D	Sherman e Tomahawk	22° 29' 42,2"S 43° 07' 27,4"O	1.031
Uricanal	E	Baldes	22° 29' 38,8"S 43° 07' 04,6"O	1.092
Uricanal	F	Baldes	22° 29' 20,5"S 43° 07' 27,8"O	1.056
Uricanal	G	Sherman e Tomahawk	22° 29' 07,5"S 43° 07' 15"O	1.125
Bonfim	H	Baldes	22° 27' 36,2"S 43° 05' 37"O	1.074
Bonfim	I	Sherman e Tomahawk	22° 27' 49,6"S 43° 05' 18,2"O	1.094
Bonfim	J	Sherman e Tomahawk	22° 27' 57,1"S 43° 04' 55,6"O	1.175

Em cada captura foram anotados os seguintes dados de cada espécime de mamífero capturado: espécie, ponto de captura, tipo de armadilha, posição da armadilha, peso, sexo, condição reprodutiva, grau de erupção e funcionalidade dos dentes dos marsupiais, tamanho corpóreo e da cauda, além de observações individuais. As espécies de marsupiais foram identificadas através da morfologia externa e craniana e as espécies de roedores foram identificadas através da morfologia externa, morfometria craniana e análise cariotípica pela equipe de taxonomia do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios em colaboração com o Dr. Marcelo Weksler do Museu Nacional do Rio de Janeiro. Os animais coletados foram taxidermizados e seus esqueletos preparados, com posterior depósito no Museu Nacional do Rio de Janeiro como material testemunho na coleção da seção de Mastozoologia.

Todos os procedimentos com animais seguiram o protocolo aprovado pela Comissão de Ética no Uso de Animais da Fundação Oswaldo Cruz (Licença CEUA LW- 39/14 – Anexo A) e as coletas no PARNASO foram feitas com autorização do SISBio/ICMBio (Licença 45839-1 – Anexo A).

2.2.2 Coleta e identificação dos helmintos

A coleta de helmintos foi realizada da seguinte forma: depois da retirada dos órgãos separadamente, estes foram colocados em placas de Petri, lavados em solução salina (NaCl a 0,85%) e dissecados com auxílio de microscópio estereoscópico. Todos os helmintos encontrados foram conservados em álcool 70% e AFA (93 partes de etanol 70%, 5 partes de formol 0,4% e 2 partes de ácido acético 100%). Os nematoides recolhidos foram fixados em AFA aquecidos a 65°C. Os trematódeos foram fixados em AFA a frio sob compressão, e os cestoides e acantocéfalos foram mantidos em água destilada fria, para que relaxamento de sua musculatura e, logo depois foram comprimidos entre lâminas e fixados em AFA a frio (AMATO; BOEGER; AMATO, 1991).

Todos os helmintos foram identificados e quantificados no Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios do Instituto Oswaldo Cruz situado na Fundação Oswaldo Cruz-RJ. Os nematoides foram diafanizados com lactofenol. Os trematódeos, os cestoides e acantocéfalos foram corados pelo Carmim de Langeron ou pela Hematoxilina de Delafield, diferenciados pelo álcool clorídrico a 0,5 %, desidratados em série alcoólica crescente, e diafanizados em salicilato de metila e fixados em Bálsamo do Canadá, com preparação permanente (AMATO; BOEGER; AMATO, 1991). Os demais espécimes

foram montados entre lâmina e lamínula e analisados com auxílio de microscópio de luz (Zeiss Standard 20). Os aspectos morfológicos específicos observados usados na identificação dos espécimes seguiram TRAVASSOS (1937), YAMAGUTI (1961), KHALIL; JONES; BRAY (1994), VICENTE et al. (1997) e BRAY; GIBSON; JONES (2008), além dos artigos de descrição das espécies relacionadas.

3 RESULTADOS GERAIS

3.1 Espécies de Pequenos Mamíferos e Helmintos

Foram coletados 182 espécimes de pequenos mamíferos compreendendo 20 espécies, sendo 13 da ordem Rodentia e sete da ordem Didelphimorphia (Figura 7). *Akodon montensis* Thomas, 1913 e *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818 (Rodentia, Sigmodontinae) foram os roedores mais abundantes e *Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826 e *Philander frenatus* Olfers, 1818 (Didelphimorphia, Didelphidae) os marsupiais com maior número de indivíduos capturados (Figura 7). Dentre as espécies de pequenos mamíferos capturadas, 12 apresentaram helmintos gastrointestinais com registro de 29 espécies de helmintos no total (Tabela 2). Considerando toda a comunidade de pequenos mamíferos, *D. aurita* foi a espécie com maior riqueza total e média de espécies de helmintos (12 e 3,92, respectivamente), sendo infectada por indivíduos representantes dos três filis conhecidos (Nematoda, Platyhelminthes e Acanthocephala) (Tabela 2).

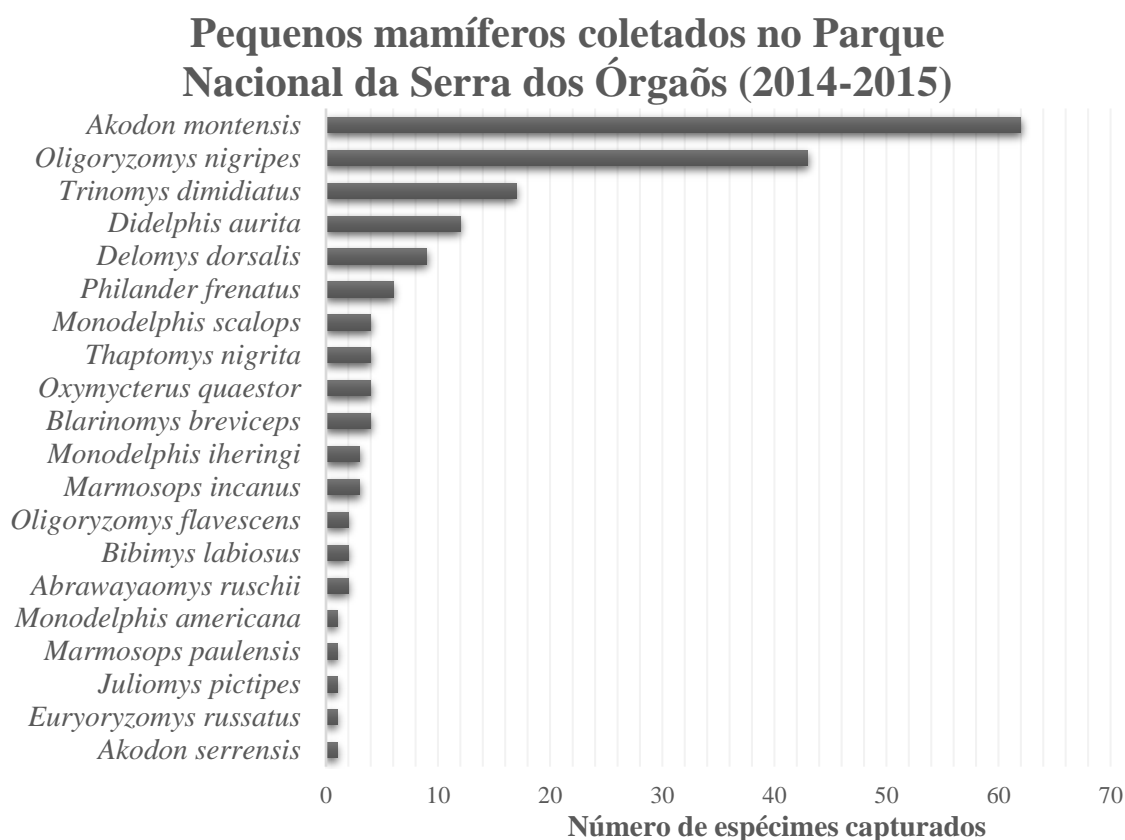


Figura 7. Composição e abundância de pequenos mamíferos capturados no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Fonte: elaborado pelo autor.

Tabela 2. Valores de riqueza média, prevalência total (%) com intervalos de confiança de 95% (IC) e abundância média \pm desvio padrão (DP) de helmintos recuperados de pequenos mamíferos silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Espécies de hospedeiros e helmintos	Riqueza média	Prevalência (95% IC)	Abundância \pm DP
<i>Abrawayaomys ruschii</i> Cunha & Cruz 1979	0,5		
<i>Stilestrongylus aculeata</i> (Travassos 1918)		50 (40,59-59,40)	1,5 \pm 2,12
<i>Akodon montensis</i> Thomas 1913	0,45		
<i>Canaania obesa</i> (Travassos 1944)		4,8 (1-1,35)	0,25 \pm 1,41
<i>Protospirura numidica criceticola</i> (Quentin, Karimi & Rodrigues De Almeida 1968)		4,8 (1-13,5)	0,06 \pm 0,30
<i>Rodentolepis akodontis</i> (Rêgo 1967)		6,5 (1,8-15,7)	0,11 \pm 0,48
<i>Stilestrongylus aculeata</i>		17,7 (9,2-29,5)	8,27 \pm 33,97
<i>Stilestrongylus eta</i> (Travassos 1937)		6,5 (1,8-15,7)	2,19 \pm 14,47
<i>Trichofreitasia lenti</i> Sutton & Durette-Desset 1991		4,8 (1-13,5)	0,04 \pm 0,21
<i>Blarinomys breviceps</i> (Winge 1887)	0,25		
Cestoide1		25 (23,4-26,5)	0,25 \pm 0,5
<i>Delomys dorsalis</i> (Hensel 1872)	0,25		
<i>Alippistrongylus</i> sp.		12,5 (10,1-14,8)	0,37 \pm 1,06
<i>Rodentolepis akodontis</i>		12,5 (11,7-13,2)	0,12 \pm 0,35
<i>Oligoryzomys flavescens</i> (Waterhouse 1837)	1,5		
<i>Guerrerostrongylus zetta</i> (Travassos, 1937) Sutton & Durette-Desset, 1991		50 (46,8-53,1)	0,50 \pm 0,57
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i> Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva & Maldonado Jr., 2009		100 (71-128,2)	13,5 \pm 6,36
<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers 1818)	0,69		
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>		20,9 (17,3-24,5)	1,16 \pm 3,77
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>		48,8 (15,1-82,5)	19,41 \pm 35,21
<i>Oxymycterus quaestor</i> Thomas 1903	0,25		
<i>Litomosoides</i> sp.		25 (0-87,7)	10 \pm 20
<i>Thaptomys nigrita</i> (Lichtenstein 1829)	1		
<i>Protospirura numidica criceticola</i>		50 (39,6-60,3)	2,25 \pm 3,30
<i>Pterygodermatites</i> sp.		25 (21,8-28,1)	0,5 \pm 1
<i>Stilestrongylus</i> sp.		25 (23,4-26,5)	0,25 \pm 0,5
<i>Trinomys dimidiatus</i> (Günther, 1877)	0,35		
<i>Heligmostrongylus</i> sp.		23,5 (17,2-29,8)	1,41 \pm 4,15
<i>Trichuris</i> sp.		17 (16,1-19,1)	0,29 \pm 0,98
<i>Didelphis aurita</i> (Wied-Neuwied 1826)	4,25		
<i>Aspidodera raillieti</i> Travassos 1913		75 (27,16-122,83)	15,58 \pm 26,42
<i>Cruzia tentaculata</i> (Rudolphi 1819) Travassos 1922		91,66 (71,85-111,48)	19 \pm 10,94
<i>Globocephalus marsupialis</i> Freitas & Lent 1936		8,33 (5,19-11,46)	0,5 \pm 1,73
<i>Heterostrongylus heterostrongylus</i> Travassos 1925		58,33 (40,10-76,56)	5 \pm 10,07
<i>Travassostrongylus orloffii</i> Travassos 1935		8,33 (6,24-10,42)	0,5 \pm 1,73
<i>Trichuris didelphis</i> Barrero 1959		8,33 (6,24-10,42)	0,33 \pm 1,15
<i>Trichuris minuta</i> Rudolphi 1819		8,33 (7,81-8,85)	0,08 \pm 0,28
<i>Turgida turgida</i> (Rudolphi, 1819) Travassos 1919		66,66 (51,40-81,93)	7,75 \pm 8,43
<i>Viannaia hamata</i> Travassos 1914		66,66 (0-303,82)	88 \pm 131,01
<i>Rhopalias coronatus</i> (Rudolphi 1819) Stiles & Hassall 1898		25 (15,95-65,95)	7,58 \pm 22,62
Cestoide2		8,33 (6,24-10,42)	0,33 \pm 1,15
<i>Oligacanthorhynchus microcephalus</i> (Rudolphi, 1819) Schmidt 1972		8,33 (7,28-9,37)	0,16 \pm 0,57
<i>Marmosops incanus</i> (Lund 1841)	0,33		
Cestoide3		33,33 (22,88-43,78)	0,33 \pm 0,57
<i>Philander frenatus</i> Olfers 1818	1,66		
<i>Aspidodera raillieti</i>		66,66 (46,80-86,52)	6,16 \pm 7,75
<i>Cruzia tentaculata</i>		33,33 (0-155,12)	21,16 \pm 47,57
<i>Turgida turgida</i>		33,33 (30,23-36,43)	0,66 \pm 1,21
<i>Viannaia</i> sp.		33,33 (30,23-36,43)	0,66 \pm 1,21

Dentre os roedores, maiores valores de prevalência e abundância de helmintos foram observados para as espécies *Stilestrongylus aculeata*, recuperada de *A. montensis*, e

Stilestrongylus lanfrediae, recuperada de *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse 1837) e *O. nigripes* (Tabela 2). Dentre os marsupiais foram observados maiores valores de prevalência e/ou abundância das espécies *Aspidodera raillieti*, *Cruzia tentaculata*, *Turgida turgida*, recuperadas de *D. aurita* e *P. frenatus*, e *Viannaia hamata*, recuperada de *D. aurita* (Tabela 2).

Foram estabelecidas 5.920 armadilhas-noite, com um sucesso de captura de pequenos mamíferos de 3,07%. As curvas de rarefação para pequenos mamíferos e helmintos indicam que outras espécies possivelmente seriam adicionadas à comunidade estudada com o aumento do esforço amostral (Figura 8 A e B).

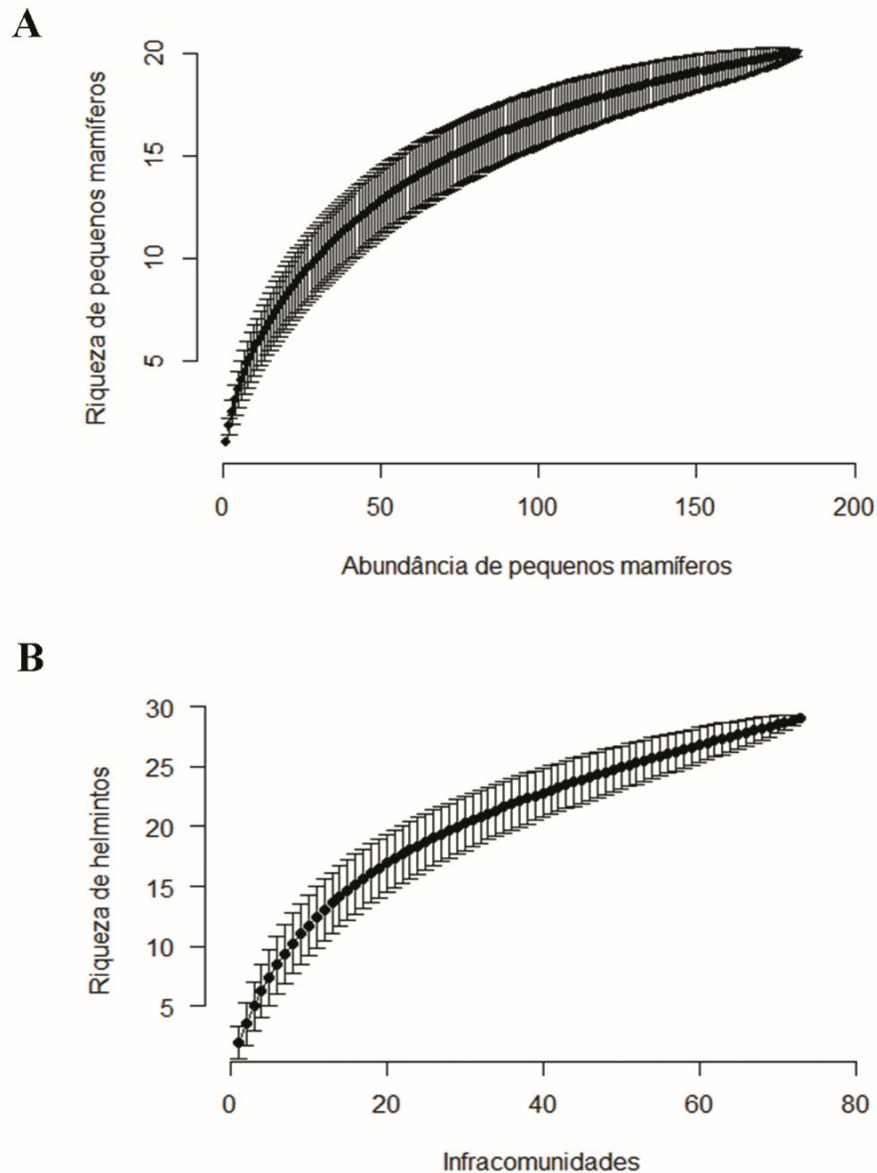


Figura 8. Curva de acúmulo de espécies por rarefação considerando a abundância de pequenos mamíferos (A) e infracomunidades infectadas por helmintos (B), no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Fonte: elaborado pelo autor utilizando o pacote vegan (OKSANEN et al., 2018) do software RStudio versão 1.0.136.

3.2 Helmintofauna dos Pequenos Mamíferos do PARNASO

Os aspectos gerais da taxonomia das espécies de helmintos são apresentados sucintamente a seguir. São descritos aqui apenas caracteres gerais da morfologia que contribuíram para a identificação das espécies, bem como imagens de microscopia de luz e números de depósito na coleção helmintológica de indivíduos identificados a nível específico como registro do material testemunho. A descrição e as fotos das espécies de helmintos recuperadas apenas no marsupial *D. aurita* encontram-se em COSTA-NETO (2017). A dieta e o hábito locomotor dos hospedeiros estão de acordo com PAGLIA et al. (2012).

FILO NEMATODA Rudolphi, 1808

Classe Chromadorea

Ordem Rhabditida

Superfamília Heligmosomoidea Durette-Desset et Chabaud, 1993

Família Heligmonellidae Leiper, 1912

Subfamília Nippostrongylinae Durette-Desset, 1971

Gênero *Alippistrongylus* Digiani & Kinsella, 2014

***Alippistrongylus* sp. (Figura 9)**

Hospedeiros: *Delomys dorsalis*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / granívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 1 macho e 2 fêmeas.

Prevalência total: 12,5% (10,1-14,8)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 48,8"S 43° 05' 20,3"O

Descrição geral: as características da sínlofe (como número e tamanho das cristas) deste gênero é similar aos gêneros *Hassalstrongylus* Durette-Desset, 1971 e *Stilestrongylus* Freitas, Lent e Almeida, 1937, porém diferencia-se destes pela presença de duas cristas orientadas perpendicularmente à superfície do corpo com estruturas de sustentações (*struts*) reduzidas; e fêmeas apresentando morfologia do apêndice dorsal (cauda) consistindo de uma projeção cônica, única entre os Trichostrongylinae.

Comentário: o gênero *Alippistrongylus* foi recentemente proposto por DIGIANI; KINSELLA (2014) a partir da descrição de sua única espécie *Alippistrongylus bicaudatus* encontrada no roedor *D. dorsalis* na Argentina. Os únicos exemplares de *Alippistrongylus* sp. encontrados no presente estudo apresentaram os mesmos caracteres diagnósticos do gênero, incluindo a presença de cristas no quadrante dorsal esquerdo com estruturas de sustentação reduzidas e orientadas perpendicularmente à superfície do corpo, elevada dissimetria da bolsa caudal com lobo direito hipertrofiado, cone genital bem desenvolvido e fêmeas com apêndice cônico característico (DIGIANI; KINSELLA, 2014). Apesar disto, devido a ocorrência de um único exemplar macho no presente estudo, não foi possível relacionar os exemplares encontrados a espécie *A. bicaudatus*.

Ordem Ascaridida

Superfamília Heterakoidea Railliet & Henry, 1912

Família Aspidoderidae (Freitas, 1956) Skrjabin & Schikhobalova, 1947

Subfamília Aspidoderinae Skrjabin & Schikhobalova, 1947

Gênero *Aspidodera* Railliet & Henry, 1912

Aspidodera raillieti Travassos, 1913 (Figura 10)

Hospedeiros: *Didelphis aurita* e *Philander frenatus*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / onívora (*D. aurita*) e insetívora / onívora

(*P. frenatus*)

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 543 machos e 725 fêmeas em *D. aurita* e 14 machos e 23 fêmeas em *P. frenatus*

Prevalência total: 68,4% (36,6-100,2)

Espécime representativo: CHIOC 38322

Local de infecção: intestino grosso

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 58,2"S 43° 04' 59,2"O

Descrição geral: *Aspidodera raillieti* apresenta dilatação cuticular na extremidade anterior do corpo em forma de coifa onde encontram-se os cordões cefálicos. A abertura oral apresenta três lábios, sendo dois lateroventrais e um dorsal. Os machos apresentam uma extremidade posterior cônica com um espinho ao final do corpo e uma ventosa pré-cloacal circular com margens robustas.

Comentário: São conhecidas nove espécies deste gênero no Brasil, porém apenas três foram relatadas em marsupiais: *A. raillieti*, *A. subulata* e *A. lanfredi* (ANDERSON; CHABAUD; WILLMOTT, 2009).

Superfamília Cosmocercoidea Railliet, 1916

Família Kathlaniidae Travassos, 1918

Subfamília Cruzeinae Ortlepp, 1924

Gênero *Cruzia* Travassos, (1917)

Cruzia tentaculata (Rudolphi, 1819) Travassos (1922) (**Figura 11**)

Hospedeiros: *Didelphis aurita* e *Philander frenatus*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / onívora (*D. aurita*) e insetívora / onívora (*P. frenatus*)

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 1539 machos e 2121 fêmeas em *D. aurita* e 55 machos e 72 fêmeas em *P. frenatus*

Prevalência total: 68,4% (29,7-107,1)

Espécime representativo: CHIOC 38323

Local de infecção: intestino grosso

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 58,2"S 43° 04' 59,2"O

Descrição geral: *Cruzia tentaculata* apresenta dimorfismo sexual evidente, onde a região posterior das fêmeas é delgada em formato cônico e dos machos é ventralmente curvada. A região caudal do macho apresenta 10 pares de papilas laterais, sendo três pares equidistantes, três pares ad-cloacais e quatro pós-cloacais. Os espículos apresentam formato similar.

Comentário: o gênero *Cruzia* apresenta apenas duas espécies assinaladas no Brasil, *C. brasiliensis* Costa, 1965 e *C. tentaculata*, sendo esta última a espécie tipo (TRAVASSOS, 1922).

Ordem Rhabditida

Superfamília Trichostrongyloidea Cram, 1927

Família Heligmonellidae Leiper, 1912

Subfamília Nippostrongylinae Durette-Desset, 1971

Gênero *Guerrerostrongylus* Sutton & Durette-Desset, 1991

Guerrerostrongylus zetta (Travassos, 1937) Sutton & Durette-Desset, 1991 (**Figura 12**)

Hospedeiros: *Oligoryzomys flavescens* e *O. nigripes*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / granívora

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 23 machos e 28 fêmeas em *O. nigripes* e 1 macho em *O. flavescens*

Prevalência total: 22,2% (18,7-25,6)

Espécime representativo: CHIOC 38556

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 29' 24,9"S 43° 07' 24,9"W

Descrição geral: os espécimes machos dessa espécie apresentam bolsa caudal do tipo 2-2-1. O segundo raio nasce separadamente do terceiro sendo menor que este. Observa-se um tronco comum para os raios 4 e 5, embora o primeiro seja maior que o segundo no lobo direito da bolsa. No lobo esquerdo, contudo, o raio 4 é menor. Raios 8 simétricos, porém menores que os raios 6, nascendo próximos a base do tronco dorsal. O tronco dorsal divide-se em dois ramos no segundo terço da bolsa. Gubernáculo presente.

Comentário: o gênero *Guerrerostrongylus* foi inicialmente proposto por SUTTON; DURETTE-DESSET (1991) a partir da descrição da espécie *G. uruguayensis* encontrada em *O. flavescens* no Uruguai. Atualmente são conhecidas 4 espécies pertencentes a este gênero: *G. gomesae* Simões, Santos & Maldonado, 2012, *G. uruguayensis*, *G. ulysi* Digiani, Notarnicola & Navone, 2012, e *G. zetta* (DIGIANI; NOTARNICOLA; NAVONE, 2012; SIMÕES; SANTOS; MALDONADO, 2012). Algumas diferenças entre essas espécies incluem variações no número e tamanho das cristas presentes na sínlofe, na disposição dos raios dorsais (6 e 8), na bolsa caudal e no comprimento dos espículos (SUTTON; DURETTE-DESSET, 1991; DIGIANI; NOTARNICOLA; NAVONE, 2012; SIMÕES; SANTOS; MALDONADO, 2012; WERK et al., 2016).

A espécie encontrada *Guerrerostrongylus zetta* foi descrita por TRAVASSOS (1937) como *Longistriata zeta*, posteriormente incluída no gênero *Hassalstrongylus* por DURETTE-DESSET (1971) e definida como o gênero *Guerrerostrongylus* por SUTTON; DURETTE-DESSET (1991). Essa espécie foi relatada infectando diversas espécies de roedores no Brasil, bem como na Argentina (WERK et al., 2016). SIMÕES et al. (2011) registraram a ocorrência desta espécie em *O. nigripes* no PARNASO, município de Teresópolis.

Superfamília Ancylostomatoidea Chabaud, 1965

Família Ancylostomatidae Looss, 1905

Subfamília Ancylostomatinae Looss, 1905

Gênero *Globocephalus* Molin, 1861

Globocephalus marsupialis Freitas & Lent, 1936

Hospedeiros: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 5 machos e 1 fêmea

Prevalência total: 7,6% (4,7-10,5)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro

Coordenada: 22°28'58,51"S e 43°04'50,20"O

Superfamília Trichostrongyloidea Cram, 1927

Família Heligmonellidae Leiper, 1912

Subfamília Pudicinae Durette-Desset, 1971

Gênero *Heligmostrongylus* Travassos, 1917

***Heligmostrongylus* sp. (Figura 13)**

Hospedeiro: *Trinomys dimidiatus*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / granívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 2 machos e 22 fêmeas

Prevalência total: 23,5% (17,2-29,8)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 34,6"S 43° 06' 24,7"O

Descrição geral: o gênero caracteriza-se pela presença de cutícula fina com estriações longitudinais possuindo a estriação dorsal dilatada em relação as demais, machos com bolsa assimétrica e fêmeas com vulva próxima ao ânus.

Comentário: os exemplares recuperados deste gênero apresentam características similares às da espécie *Heligmostrongylus proechimysi* Durette-Desset 1970, tais como presença de bolsa caudal assimétrica com lobo esquerdo mais desenvolvido, ausência de gubernáculo e cone genital bem desenvolvido (VICENTE et al., 1997). Contudo, os espécimes encontrados diferenciam-se de *H. proechimysi* pela presença de raios três mais delgados e pela menor distância observada entre a inserção do tronco dorsal em relação a margem da bolsa. Apesar disso, não foi possível a identificação dos exemplares a nível específico devido a presença de poucos espécimes machos dificultando a observação de caracteres diagnósticos.

Superfamília Metastrongyloidea Lane, 1917

Família Angiostrongylidae Anderson, 1978

Subfamília Heterostrongylinae Schulz, 1951

Gênero *Heterostrongylus* Travassos, 1925

Heterostrongylus heterostrongylus Travassos, 1925

Hospedeiros: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 20 machos e 40 fêmeas

Prevalência total: 53,84% (36,9-70,7)

Local de infecção: brônquios e bronquíolos pulmonares

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: gastrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58.51"S e 43°04'50.20"O

Superfamília Filarioidea Weinland, 1858

Família Onchocercidae Leiper, 1911

Subfamília Onchocercinae Leiper, 1911

Gênero *Litomosoides* Chandler, 1931

***Litomosoides* sp. (Figura 14)**

Hospedeiro: *Oxymycterus quaestor*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: semifossorial

Quantidade de espécimes encontrados: 16 machos e 24 fêmeas

Prevalência total: 25% (0-87,7)

Local de infecção: cavidade abdominal

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: ácaros

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 49,6"S e 43° 05' 18,2"O

Descrição geral: este gênero compreende nematoides com cápsula bucal alongada e tubular com paredes espessas, porém lábios ou papilas ausentes. Machos com a extremidade posterior enrolada, com número variável de papilas pós-anais e espículo esquerdo maior que o espículo direito. Fêmeas com cauda longa não apresentando adorno e vulva distante da extremidade posterior do esôfago.

Comentário: apresentando 43 espécies conhecidas, o gênero *Litomosoides* pode ser subdividido em dois grupos de acordo com características morfológicas de seus espículos: sigmodontis e carinii (BAIN; PETIT; BERTEAUX, 1980). Algumas espécies encontradas em roedores no Brasil são: *Litomosoides chagasfilhoi* Moraes Neto, Lanfredi & De Souza, 1997 em *A. cursor*, *L. carinii* Travassos, 1919 em *Sciurus* sp., *Litomosoides circularis* Von Linstow, 1899 em *Holochilus brasiliensis*, *L. galizai* Bain, Petit & Diagne, 1989 em *Oecomys trinitatis tapajinus*, *L. kohnae* Bain, Petit & Diagne, 1989 em *Nectomys squamipes*, *L. legerae* Bain, Petit & Bertheaux, 1980 em *O. quaestor*, *L. odilae* Notarnicola & Navone, 2002 em *O. nigripes* e *L. silvai* Padilha & Faria, 1977 em *A. cursor* e *A. montensis* (MUNIZ-PEREIRA et al., 2016).

Classe Secernentea

Ordem Spirurida

Superfamília Spiruroidea Oerley, 1885

Família Spiruridae Oerley, 1885

Subfamília Spirurinae Railliet, 1915

Gênero *Protospirura* Seurat, 1914

Protospirura numidica criceticola Quentin, Karimi & Rodriguez de Almeida, 1968 (Figura 15)

Hospedeiro: *Akodon montensis* e *Thaptomys nigrita*

Dieta dos hospedeiros definitivos: insetívora / onívora

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 1 macho e 3 fêmeas em *A. montensis* e 3 machos e 6 fêmeas em *T. nigrita*

Prevalência total: 7,5% (6,8-8,2)

Espécime representativo: CHIOC 38557

Local de infecção: estômago

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: coleópteros

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 36,4"S e 43° 06' 25,3"O

Descrição geral: nematóides com cutícula com estriações evidentes, presença de pseudolábios com pequenos dentes e um lobo central desenvolvido. Machos apresentam dois espículos de tamanho desigual, sendo o direito maior em comprimento, porém o

esquerdo maior em largura, apresentam quatro pares de papilas pré-cloacais e uma papila não pareada na borda anterior da abertura cloacal. Apresentam ainda dois pares grandes de papilas sésseis pós-cloacais e quatro pares de papilas pequenas pareadas localizadas na ponta da cauda.

Comentário: a subespécie *P. numidica criceticola* foi descrita a partir de espécimes coletados do estômago dos roedores *Necromys lasiurus* e *Calomys callosus* no estado de Pernambuco (QUENTIN; KARIMI; RODRIGUEZ DE ALMEIDA, 1968). Esta subespécie tem sido relatada em diferentes espécies de roedores (GRUNDMANN; WARNOCK, 1976; SUTTON, 1989; JIMÉNEZ-RUIZ; GARDNER, 2003; MIÑO, 2008; COSTA, 2017). Além disso, *P. n. criceticola* foi relatada infectando *A. montensis* no PARNASO, município de Teresópolis (SIMÕES et al., 2011).

Classe Adenophorea

Ordem Spirurida

Superfamília Physalopteroidea Railliet, 1893

Família Rictulariidae Railliet, 1916

Subfamília Rictulariinae Hall, 1913

Gênero *Pterygodermatites* Wedl, 1861

***Pterygodermatites* sp. (Figura 16)**

Hospedeiro: *Thaptomys nigrita*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 1 fêmea e 1 espécime sem caracteres sexuais diagnósticos

Prevalência total: 25% (21,8-28,1)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: insetos onívoros (besouros, baratas e grilos, por exemplo)

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 35,7"S e 43° 06' 25,5"O

Descrição geral: este gênero caracteriza-se pelo formato de sua abertura bucal apresentando três dentes esofágicos e número de projeções cuticulares bem visíveis, semelhantes a espinhos na porção ventral.

Comentário: QUENTIN (1969) classificou o gênero *Pterygodermatites* em cinco subgêneros: *Paucipectines*, *Neopaucipectines*, *Pterygodermatites*, *Mesopectines* e *Multiplectines*. Alguns espécimes deste gênero relatados em mamíferos brasileiros são: *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* em *Necromys lasiurus* (QUENTIN, 1967; COSTA et al., 2017), *Pterygodermatites (Paucipectines) jägerskiöldi* em *Gracilinanus agilis* e *Gracilinanus microtarsus* (TORRES; MALDONADO; LANFREDI, 2007), *Pterygodermatites andyraicola* (CARDIA et al., 2015) e *Pterygodermatites elegans* (TRAVASSOS, 1928) em quirópteros, *P. elegans* em *Marmosa paraguayana* (QUENTIN, 1969) e *Pterygodermatites (Multiplectines) pluripectinata* em *Cerdocyon thous* (LUX HOPPE et al., 2010). Os exemplares obtidos no presente estudo apresentaram as mesmas características morfológicas do gênero, porém não foi possível determinar seu subgênero e espécie.

Classe Chromadorea

Ordem Rhabditida

Superfamília Trichostrongyloidea Cram, 1927

Família Heligmonellidae Leiper, 1912

Subfamília Nippostrongylinae Durette-Desset, 1971

Gênero *Stilestrongylus* Freitas, Lent e Almeida, 1937

Os representantes deste gênero são caracterizados pela presença de estrias transversais ao longo do corpo, com sínlofe apresentando cristas de tamanho similares. Fêmeas com vulva situada próximo a extremidade posterior do corpo e machos com bolsa copuladora assimétrica apresentando lobo lateral esquerdo hipertrofiado. Este gênero foi o que apresentou o maior número de espécimes, tal como descrito abaixo.

Stilestrongylus aculeata Travassos, 1918 (**Figura 17**)

Hospedeiro: *Abrawayamys ruschii* e *Akodon montensis*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / granívora (*A. ruschii*) e insetívora / onívora (*A. montensis*)

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: semifossorial (*A. ruschii*) e terrestre (*A. montensis*)

Quantidade de espécimes encontrados: 2 machos e 1 fêmea em *A. ruschii* e 72 machos e 441 fêmeas em *A. montensis*

Prevalência total: 18,7% (0-44,9)

Espécime representativo: CHIOC 38558

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 16,5"S e 43° 07' 09,7"O

Descrição geral: os machos desta espécie apresentam bolsa caudal assimétrica, tipo 2-2-1, lobo direito hipertrofiado e cone genital hipertrofiado. O tronco dorsal apresenta o raio 9 maior que o raio 10.

Comentário: são observadas diferenças entre *S. aculeata* e *Stilestrongylus eta*, tais como maior comprimento e largura do corpo, da região cefálica, assim como da cauda da fêmea na primeira espécie em relação a segunda (SIMÕES, 2009). *Stilestrongylus aculeata* foi inicialmente descrito como *Helligmosomum aculeatum* Travassos, 1918 e posteriormente transferido para o gênero *Stilestrongylus* Durette-Desset, 1971. Esse nematoide foi anteriormente relatado em *Akodon montensis* no PARNASO, município de Teresópolis (SIMÕES et al., 2011), e também em outras espécies deste gênero em outras áreas do estado do Rio de Janeiro (GOMES et al., 2003) e na Argentina (PANISSE et al., 2017).

Stilestrongylus eta (Travassos, 1937) Durette-Dusset, 1971 (**Figura 18**)

Hospedeiro: *Akodon montensis*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre (*A. montensis*)

Quantidade de espécimes encontrados: 10 machos e 126 fêmeas

Prevalência total: 6,5% (1,8-15,7)

Espécime representativo: CHIOC 38559

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 49,4"S 43° 05' 18,09"O

Descrição geral: A espécie *S. eta* se distingue de *S. aculeata*, *S. lanfrediae*, *S. freitasi*, *S. nanni*, *S. inexpectatus*, *S. hidalguensis*, *S. peromysci*, *S. andalgala*, *S. oryzomysi* e *S. flavescens* por apresentar bolsa copuladora tipo 1-4.

Comentário: *Stilestrongylus eta* foi descrita como *Longistriata eta* Travassos (1937) e posteriormente recolocada como representante do gênero *Stilestrongylus* por DURETTE-

DESSET (1971). Essa espécie foi relatada infectando *A. montensis* no PARNASO, município de Teresópolis (SIMÕES et al., 2011).

Stilestrongylus lanfrediae Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva & Maldonado, 2009. (Figura 19)

Hospedeiro: *Oligoryzomys flavescens* e *O. nigripes*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / granívora

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 6 machos e 21 fêmeas em *O. flavescens* e 408 machos e 427 fêmeas em *O. nigripes*

Prevalência total: 51,1% (18,9-83,3)

Espécime representativo: CHIOC 38560

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 38"S 43° 05' 35,9"O

Descrição geral: *Stilestrongylus lanfrediae* se diferencia de *S. stilesi*, *S. freitasi*, *S. inexpectatus* por apresentar os raios 2 e 3 separados em todo o seu comprimento. Além disso, esta espécie se distingue de *S. stilesi*, *S. freitasi*, *S. inexpectatus*, *S. moreli*, e *S. andalgala* por ter os raios 6 pequenos e por ter a inserção, tamanho e largura dos raios 8 distinta, além de ter a maior proporção entre espículo e o comprimento do corpo.

Comentário: Essa espécie foi previamente registrada em *A. montensis* e *O. nigripes* no PARNASO, Município de Teresópolis (SIMÕES et al., 2011).

***Stilestrongylus* sp.**

Hospedeiro: *Thaptomys nigrata*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 1 macho

Prevalência total: 25% (23,4-26,5)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 35,7"S 43° 06' 25,5"W

Comentário: PANISSE et al. (2017) registraram uma nova espécie de *Stilestrongylus* parasitando *T. nigrata* na Argentina. Não foram incluídas fotos deste espécime pois o mesmo não estava bem preservado, e somente um exemplar macho foi recuperado dificultando sua comparação com os demais representantes deste gênero.

Família Viannaiidae Durette-Desset & Chabaud, 1981

Subfamília Viannaiinae Neveau-Lemaire, 1934

Gênero *Travassostrongylus* Orloff, 1933

Travassostrongylus orloffii Travassos, 1935

Hospedeiros: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 5 machos e 1 fêmea

Prevalência total: 53,84% (36,9-70,7)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.
Coordenada: 22°28'58.51"S e 43°04'50.20"O

Família Heligmonellidae Leiper, 1912

Subfamília Nippostrongylinae Durette-Desset, 1971

Gênero *Trichofreitasia* Sutton e Durette-Desset, 1991

Trichofreitasia lenti Sutton & Durette-Desset, 1991 (**Figura 20**)

Hospedeiro: *Akodon montensis*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 2 fêmeas e 1 macho

Prevalência total: 4,8% (1-13,5)

Espécime representativo: CHIOC 38561

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 35,7"S 43° 06' 25,5"W

Descrição geral: nematoides relativamente grandes com estrias longitudinais ao longo do corpo, bolsa caudal simétrica e raios longos e robustos atingindo a bolsa copuladora e extremidade posterior da fêmea apresentando formato cônico.

Comentário: A espécie *T. lenti* Sutton e Durette-Desset (1991) foi descrita parasitando o roedor *Oligoryzomys flavescens* (Rodentia: Sigmodontinae) (= *Oryzomys flavescens*) na Província de Buenos Aires, Argentina. A espécie é a única descrita no gênero e foi previamente relatada em *A. montensis* e *O. nigripes* no PARNASO, município de Teresópolis (SIMÕES et al., 2011).

Classe Adenophorea

Ordem Trichocephalida

Superfamília Trichinelloidea Railliet, 1916

Família Trichuridae Railliet, 1915

Subfamília Trichurinae Ransom, 1911

Gênero *Trichuris* Roederer, 1761

Trichuris didelphis Babero, 1959

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 3 machos e 1 fêmea

Prevalência total: 7,6% (5,7-9,6)

Local de infecção: intestino grosso

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58.51"S e 43°04'50.20"O

Trichuris minuta Rudolphi, 1819

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 1 fêmea

Prevalência total: 7,6% (7,2-8,1)
Local de infecção: intestino grosso
Ciclo de vida: direto
Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.
Coordenada: 22°29'04.99"S 43°07'02.50"W

***Trichuris* sp. (Figura 21)**

Hospedeiro: *Trinomys dimidiatus*
Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / granívora
Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre
Quantidade de espécimes encontrados: 5 fêmeas
Prevalência total: 17,6% (16,1-19,1)
Local de infecção: intestino grosso
Ciclo de vida: direto
Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.
Coordenada: 22° 30' 34,6"S e 43° 06' 24,7"O

Descrição geral: os representantes deste gênero apresentam corpo característico, com uma parte anterior afilada, compreendendo o esôfago e outra posterior dilatada, compreendendo os demais órgãos dos aparelhos digestório e genital.

Comentário: algumas espécies deste gênero previamente relatadas em outros roedores brasileiros foram *Trichuris travassosi* parasitando *Nectomys squamipes* (GOMES et al., 1992), *Trichuris thrichomysi* parasitando *Thrichomys apereoides* (TORRES et al., 2011) e *Trichuris navonae* em *A. montensis* (BOULLOSA, 2018). No presente estudo foram recuperadas apenas exemplares fêmeas dificultando sua identificação a nível específico.

Classe Chromadorea

Ordem Spirurida

Superfamília Physalopteroidea Railliet, 1893

Família Physalopteridae Leiper, 1908

Subfamília Physalopterinae Railliet, 1893

Gênero *Turgida* (Travassos, 1919) Schulz, 1927

Turgida turgida (Rudolphi, 1819) Travassos, 1919 (**Figura 22**)

Hospedeiro: *Didelphis aurita* e *Philander frenatus*

Dieta dos hospedeiros definitivos: frugívora / onívora (*D. aurita*) e insetívora / onívora (*P. frenatus*)

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 48 machos e 45 fêmeas em *D. aurita* e 2 machos e 2 fêmeas em *P. frenatus*

Prevalência total: 47,3% (36,5-58,1)

Espécime representativo: CHIOC 38321

Local de infecção: estômago

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 48,9"S 43° 05' 14,3"O

Descrição geral: nematoides grandes com dimorfismo sexual evidente, porém com extremidade anterior cônica tanto nos machos como nas fêmeas. Além disso, apresenta uma boca composta por dois lábios triangulares fundidos e achatados sobre a parte interna, com quatro papilas na face externa e três pequenos dentes na extremidade apical da margem interna de cada lábio. Os machos possuem espículos quase iguais, pequenos

e pouco quitinizados, bem como bolsa caudal com 21 papilas, quatro pares de papilas pedunculadas e 13 papilas sésseis que são divididas em pré-cloacais e pós-cloacais.

Comentário: A espécie *T. turgida* apresenta alta prevalência em gambás brasileiros (TRAVASSOS, 1920; COSTA-NETO et al., 2018). Este parasito possui várias espécies de mamíferos como hospedeiros definitivos e insetos como hospedeiros intermediários (ANDERSON, 2000).

Ordem Rhabditida

Superfamília Trichostrongyloidea Cram, 1927

Família Viannaiidae Durette-Desset & Chabaud, 1981

Subfamília Viannaiinae Neveau-Lemaire, 1934

Gênero *Viannaia* Travassos, 1914

Viannaia hamata Travassos, 1914

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 645 machos e 411 fêmeas

Prevalência total: 61,5% (0-283,7)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58.51"S e 43°04'50.20"O

Viannaia sp. Travassos, 1914

Hospedeiro: *Philander frenatus*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 2 fêmeas

Prevalência total: 33,3% (32,0-34,6)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: direto

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 28,7"S 43° 06' 23,3"O

Descrição geral: este gênero é representado por nematoides com ligeira estriação transversal ao longo do corpo, extremidade cefálica com dilatação cuticular desenvolvida, fêmeas com vulva imediatamente anterior ao ânus e machos com bolsa copuladora desenvolvida com lobos laterais pouco assimétricos e lobo dorsal acentuado, além de raio ventro lateral mais longo que os demais. Não foram incluídas fotos destes espécimes pois os mesmos não estavam bem preservados.

Comentário: espécies do gênero *Viannaia* foram previamente relatadas em *Philander opossum*, congênera a *P. frenatus*: *V. hamata* (NORONHA; VICENTE; PINTO, 2001), *V. viannai* (GOMES et al., 2003), *V. conspícua* e *V. skrjabini* (VICENTE et al., 1997). Foram recuperados no presente estudo apenas dois espécimes fêmeas de *Viannaia*, dificultando sua identificação a nível específico.

FILO PLATYHELMINTHES

Classe Cestoda Rudolphi, 1808

Cestoide – exemplar 1

Hospedeiro: *Blarinomys breviceps*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: semifossorial

Quantidade de espécimes encontrados: 1

Prevalência total: 25% (23,4-26,5)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 29' 38,9"S 43° 07' 06,1"O

Comentário: não foram incluídas fotos deste espécime pois o mesmo não apresentou estruturas que possibilitassem sua identificação a menores níveis taxômicos.

Cestoide – exemplar 2

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 4

Prevalência total: 7,6% (5,7-9,6)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58.51"S, 43°04'50.20"O

Comentário: não foi possível a identificação a nível de gênero e espécie devido ao baixo número de espécimes encontrados na amostra.

Cestoide – exemplar 3

Hospedeiro: *Marmosops incanus*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 1

Prevalência total: 33,33% (22,88-43,78)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 13,9"S 43° 07' 07,5"O

Comentário: não foram incluídas fotos deste espécime pois o mesmo não apresentou estruturas que possibilitassem sua identificação a menores níveis taxômicos.

Ordem Cyclophyllidea

Superfamília Hymenolepidoidea Spasskii, 1949

Família Hymenolepididae Railliet e Henry, 1909

Subfamília Rictulariinae Hall, 1913

Gênero *Rodentolepis* Spassky, 1954

Rodentolepis akodontis Rêgo, 1967 (**Figura 23**)

Hospedeiro: *Akodon montensis* e *Delomys dorsalis*

Dieta dos hospedeiros definitivos: insetívora / onívora (*A. montensis*) e frugívora / granívora (*D. dorsalis*)

Hábito locomotor dos hospedeiros definitivos: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 7 espécimes em *A. montensis* e 1 em *D. dorsalis*

Prevalência total: 7,14% (6,79-7,49)

Espécime representativo: CHIOC 38563

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 27' 48,8"S 43° 05' 20,3"O

Descrição geral: esta espécie possui quatro ventosas ovais sem espinhos em seu escólex e coroa com 20 a 28 ganchos em seu rostelo, além de proglotes contendo três testículos e bolsa do cirro externa ao canal excretor.

Comentário: o gênero *Rodentolepis* pode ser considerado um dos mais ricos dentre os pertencentes da família Hymenolepididae, sendo encontrado em roedores, marsupiais, morcegos e primatas (HAUKISALMI et al., 2010). A espécie *R. akodontis* foi descrita em *Akodon cursor* (citada como *Akodon arviculoides*) no estado do Espírito Santo (RÊGO, 1967), tendo sido relatada em outros roedores no Rio de Janeiro (SIMÕES et al., 2011), Minas Gerais (COSTA, 2017) e Santa Catarina (BOULLOSA, 2018).

Classe Trematoda Rudolphi, 1808

Ordem Plagiorchiida

Superfamília Dicrocoelioidea Faust, 1929

Família Dicrocoeliidae Odhner, 1910

Gênero *Canaania* Travassos, 1944

Canaania obesa Travassos, 1944 (**Figura 24**)

Hospedeiro: *Akodon montensis*

Dieta do hospedeiro definitivo: insetívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: terrestre

Quantidade de espécimes encontrados: 16

Prevalência total: 4,8% (1-1,35)

Espécime representativo: CHIOC 38562

Local de infecção: ducto biliar

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: formigas e gastrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22° 30' 17,3"S e 43° 07' 10,4"O

Descrição geral: este trematódeo apresenta corpo redondo com extremidades cônicas e largura máxima ao nível do acetábulo, abertura bucal subterminal e acetábulo situado no meio do corpo. O ovário é único, localizado lateralmente e oposto aos testículos. O formato oval do corpo, freqüentemente visto em Dicrocoeliidae, pode ser atribuído a grande quantidade de ovos em seu útero.

Comentário: *Canaania obesa* foi descrita no ducto biliar de *Akodon cursor* no estado do Espírito Santo, Brasil. Outros relatos de ocorrência desta espécie são de MALDONADO JUNIOR et al. (2010) que registraram infecção em *A. montensis*, *A. cursor*, *O. nigripes* e *Nectomys squamipes* e de SIMÕES et al. (2011) que relataram infecção deste parasito em *A. cursor* e *A. montensis*, ambos no estado do Rio de Janeiro.

Superfamília Echinostomatoidea Looss, 1899

Família Rhopaliidae Looss, 18

Gênero *Rhopalias* Stiles & Hassall, 1898

Rhopalias coronatus (Rudolphi, 1819) Stiles & Hassall, 1898

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 91

Prevalência total: 23,0% (14,7-60,9)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: invertebrados

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58,51"S e 43°04'50,20"O

FILO ACANTHOCEPHALA Rudolphi, 1802

Classe Archiacanthocephala

Ordem Oligacanthorhynchida

Família Oligacanthorhynchidae Southwell & Macfie, 1925

Gênero *Oligacanthorhynchus* (Rudolphi, 1819) Schmidt, 1972

Oligacanthorhynchus microcephalus (Rudolphi, 1819) Schmidt,
1972

Hospedeiro: *Didelphis aurita*

Dieta do hospedeiro definitivo: frugívora / onívora

Hábito locomotor do hospedeiro definitivo: escansorial

Quantidade de espécimes encontrados: 1 macho e 1 fêmea

Prevalência total: 7,6 (6,7-8,6)

Local de infecção: intestino delgado

Ciclo de vida: indireto

Hospedeiro intermediário: artrópodes

Proveniência: município de Petrópolis, Rio de Janeiro.

Coordenada: 22°28'58,51"S e 43°04'50,20"O

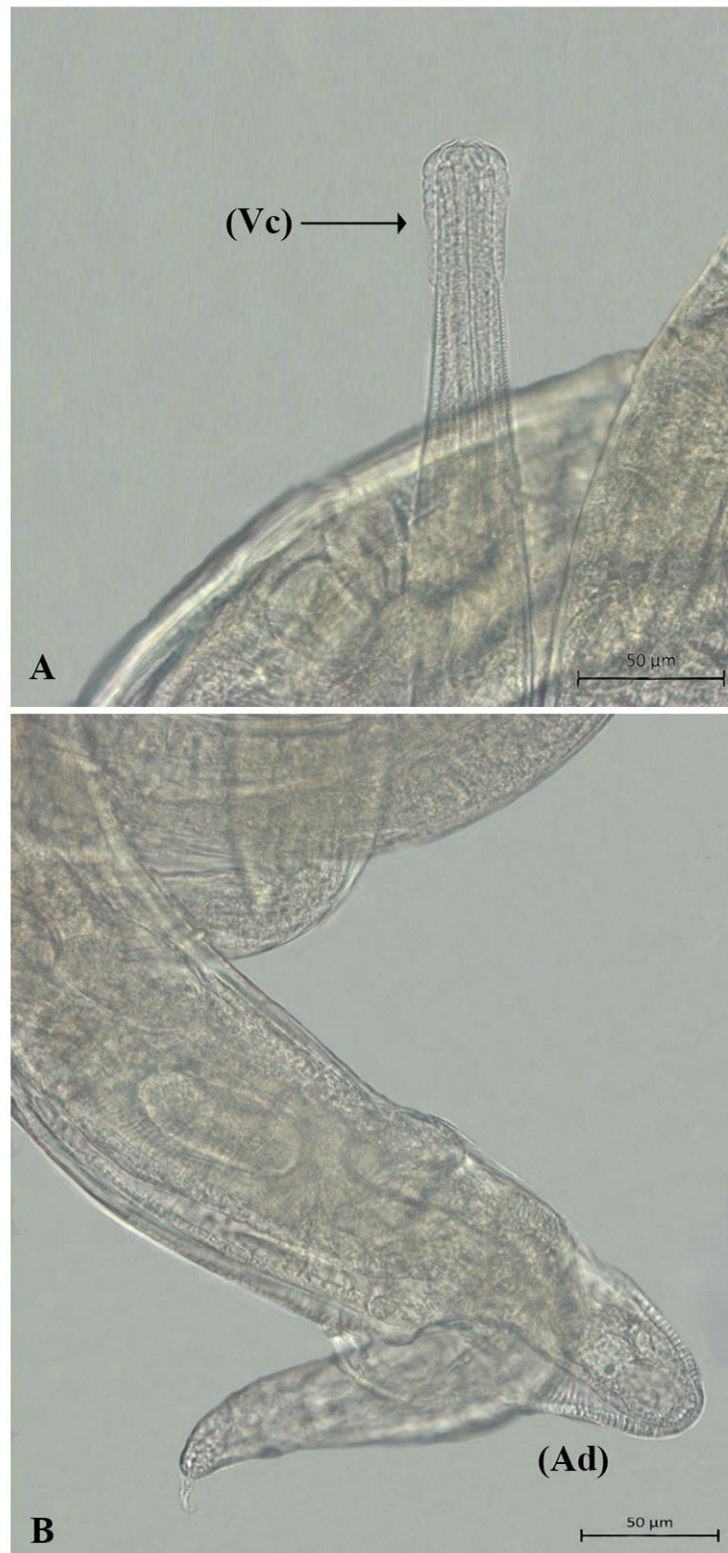


Figura 9. Microscopia de Luz de espécime fêmea adulta de *Alippistrongylus* sp. (A) Região anterior da fêmea mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior da fêmea mostrando o apêndice dorsal (Ad).

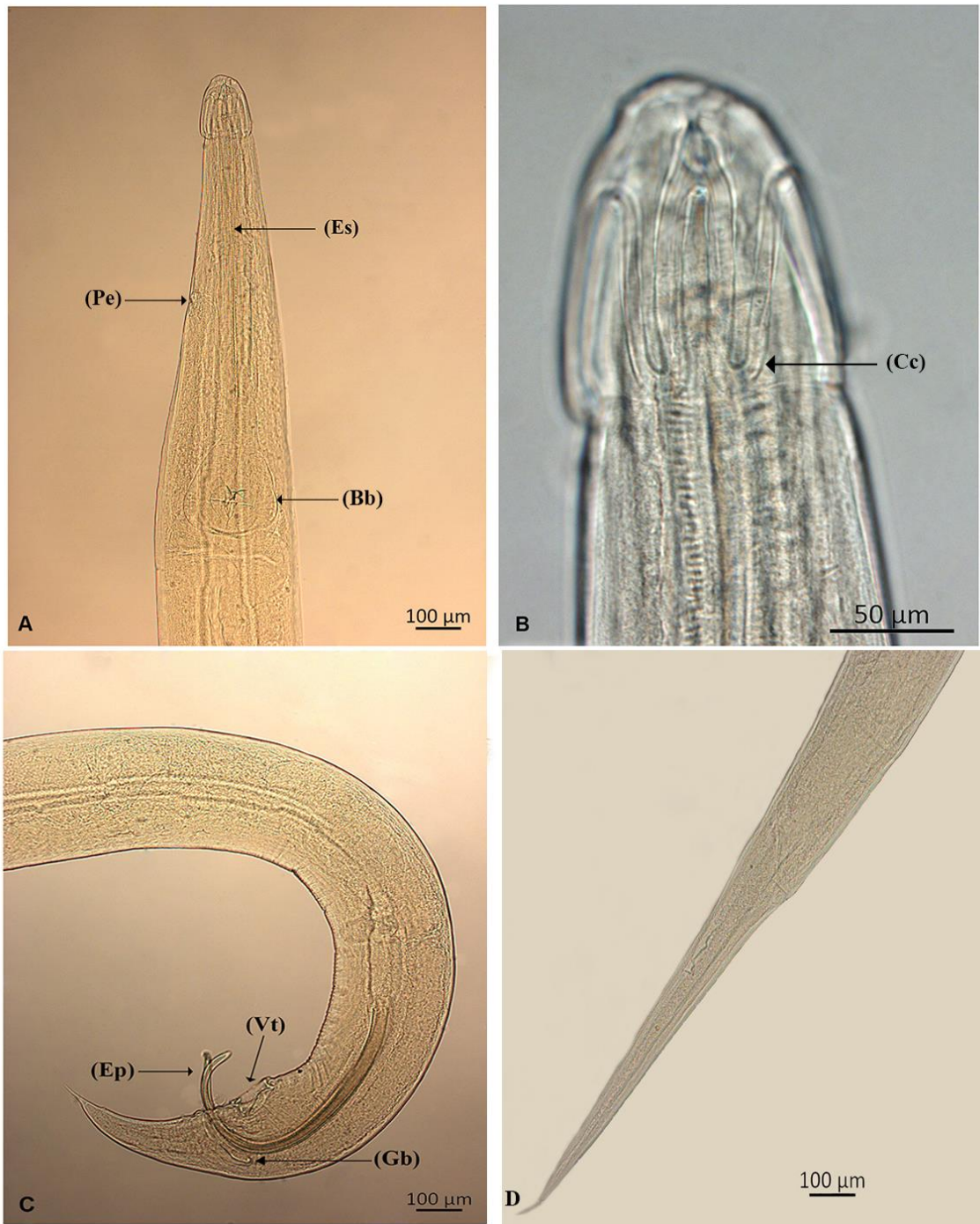


Figura 10. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Aspidodera raillieti*. (A) Região anterior do macho mostrando o esôfago (Es), poro excretor (Pe) e bulbo (Bb); (B) Detalhe dos cordões cefálicos (Cc); (C) Região posterior do macho mostrando espículos (Ep), gubernáculo (Gb) e ventosa (Vt); (D) Região posterior da fêmea.

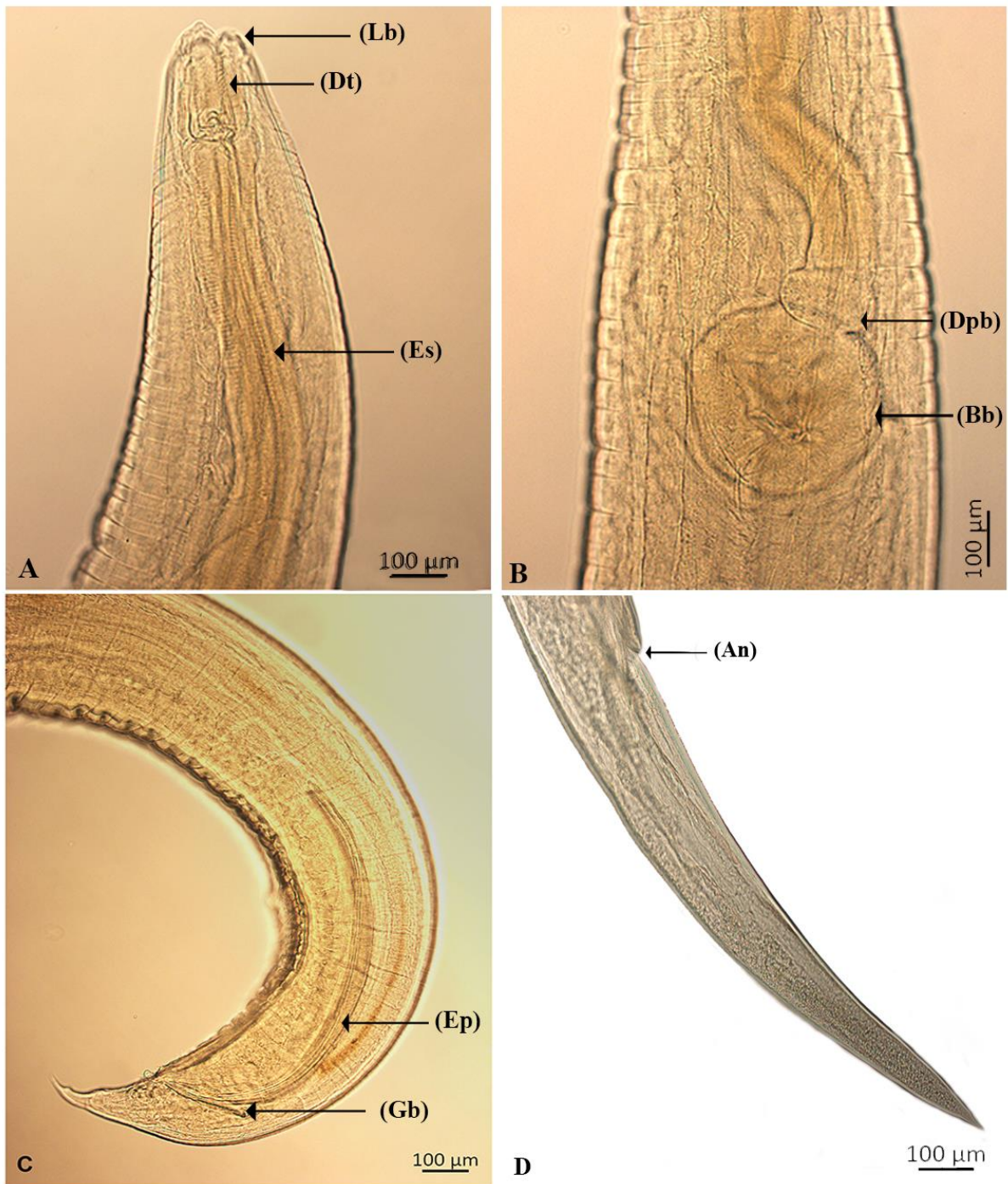


Figura 11. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Cruzia tentaculata*. (A) Região anterior do macho com três lábios (Lb), esôfago (Es) e dentículos (Dt); (B) Esôfago com detalhe da dilatação pré-bulbar (Dpb) e bulbo (Bb); (C) Visão lateral da parte posterior do macho mostrando gubernáculo (Gb) e espículos (Ep); (D) Região posterior da fêmea mostrando o ânus (An).

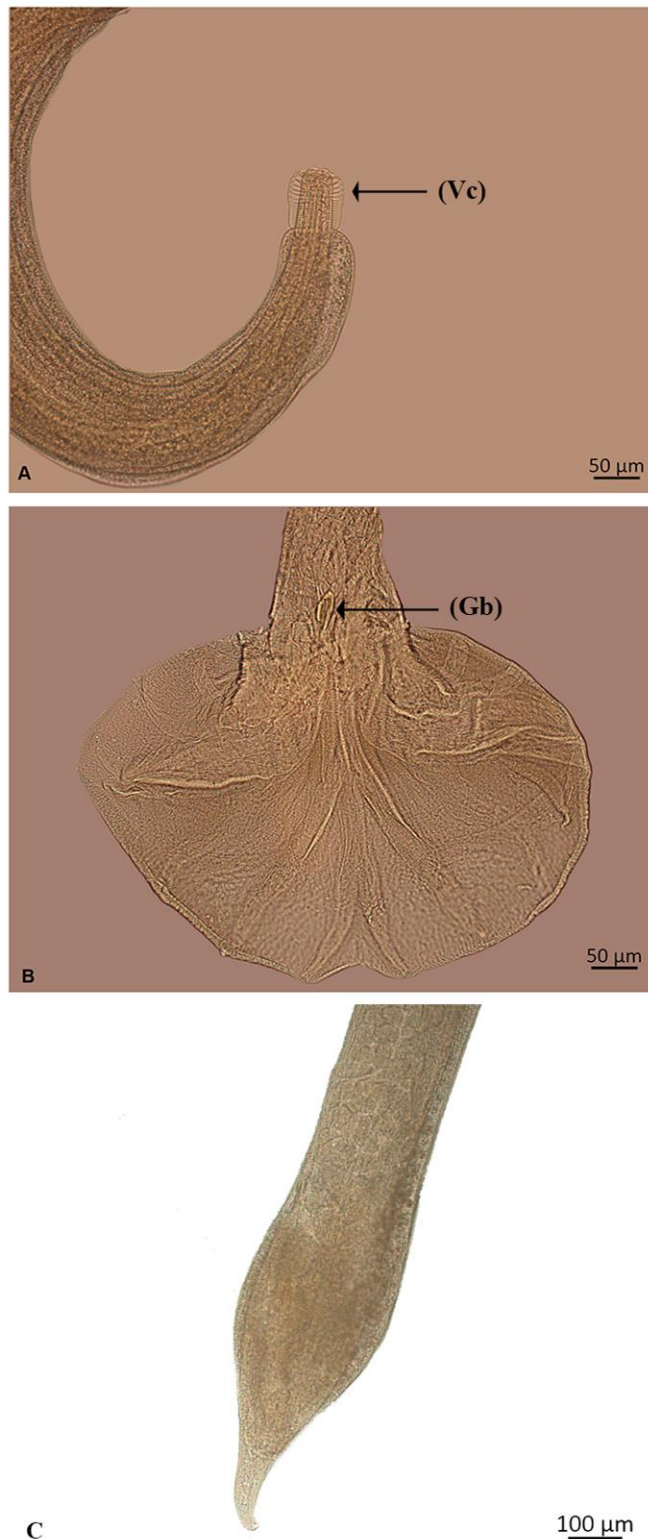


Figura 12. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Guerrerostrongylus zetta*. (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o gubernáculo (Gb), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea.

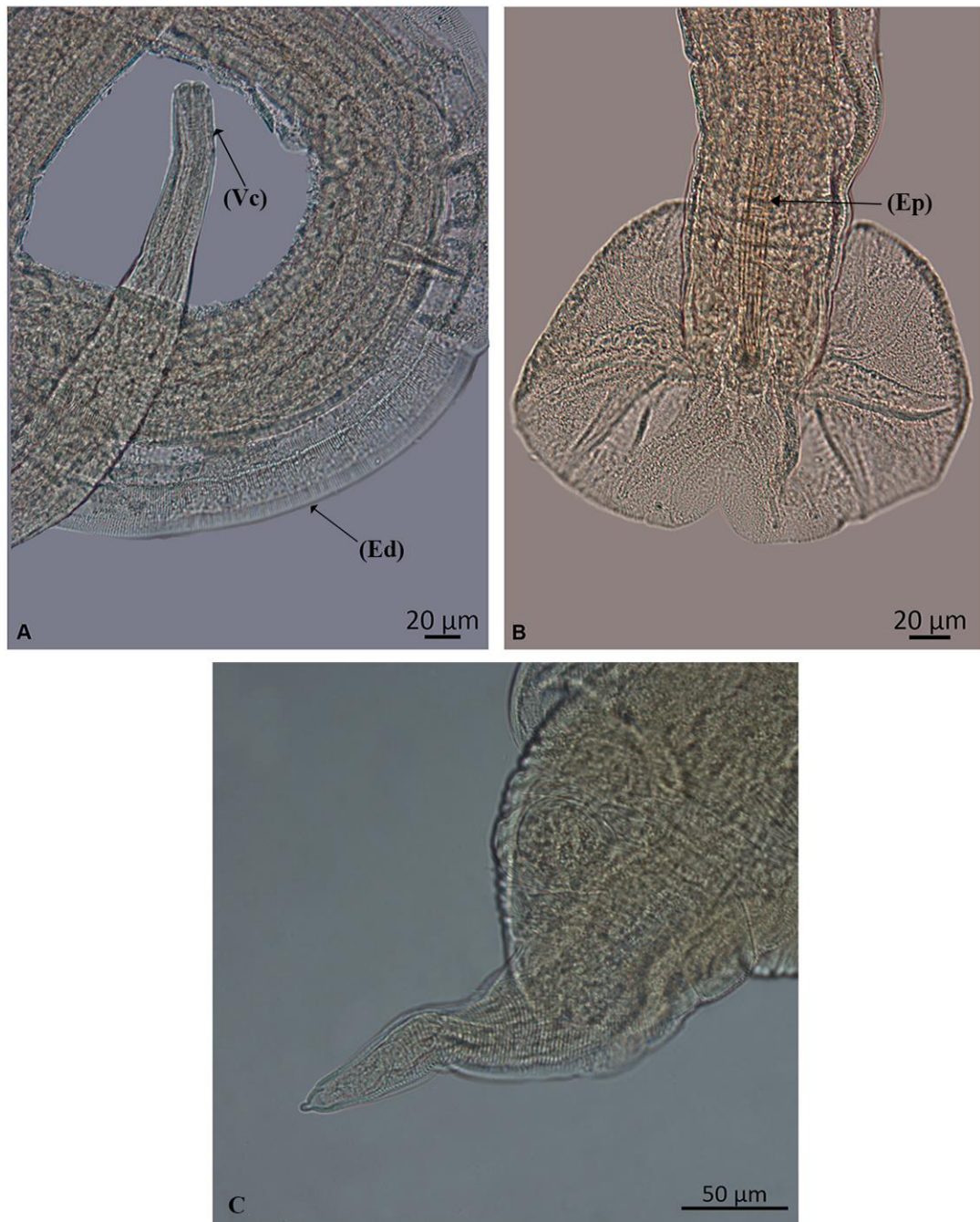


Figura 13. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Heligmostrongylus* sp. (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc) e a estriação dorsal dilatada (Ed); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea.

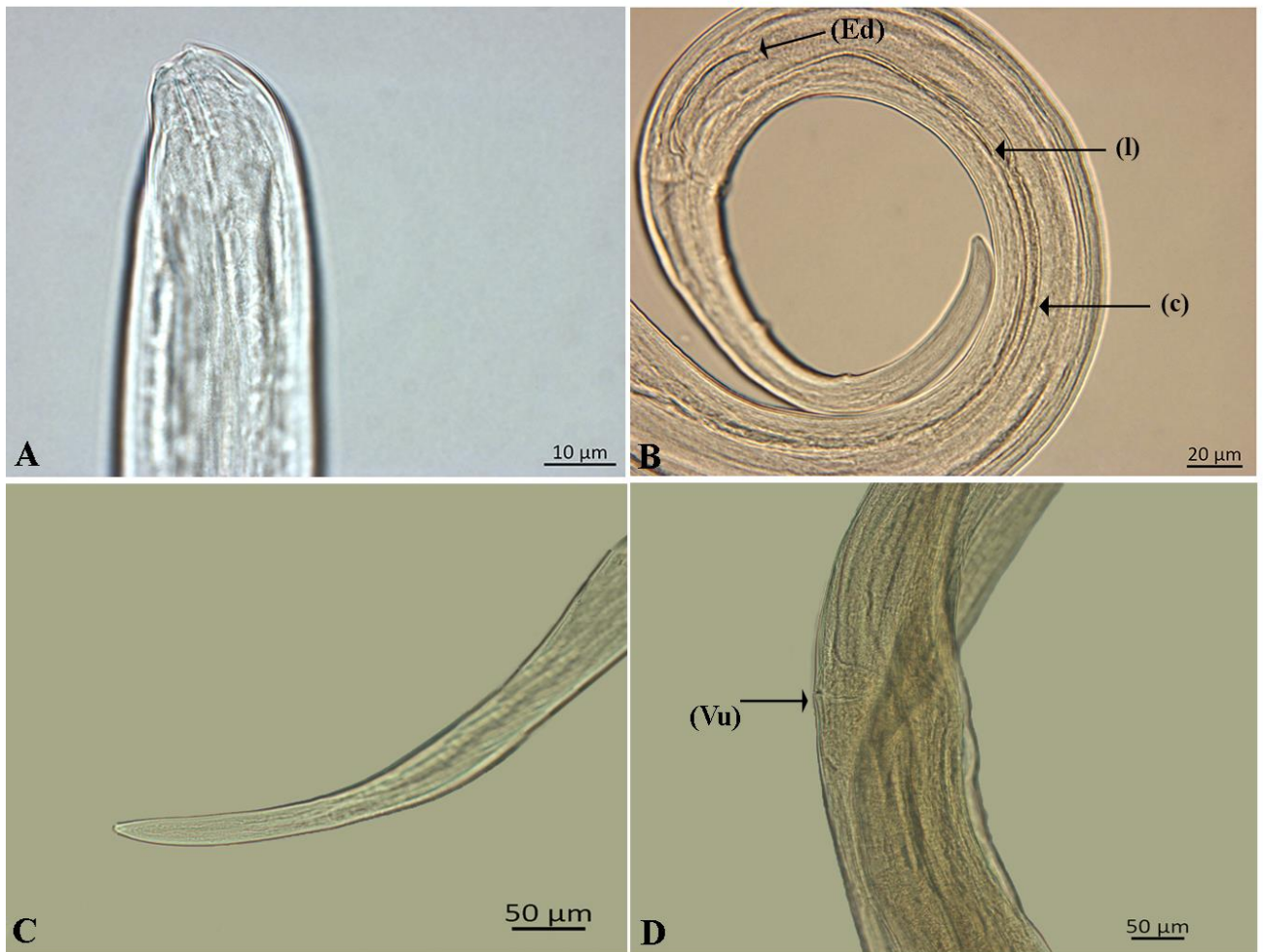


Figura 14. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Litomosoides* sp. (A) Região anterior do macho; (B) Região posterior do macho mostrando o cabo (c) e a lâmina (l) do espículo esquerdo, além do espículo direito (Ed); (C) Região posterior da fêmea; (D) Detalhe da vulva (Vu) da fêmea.

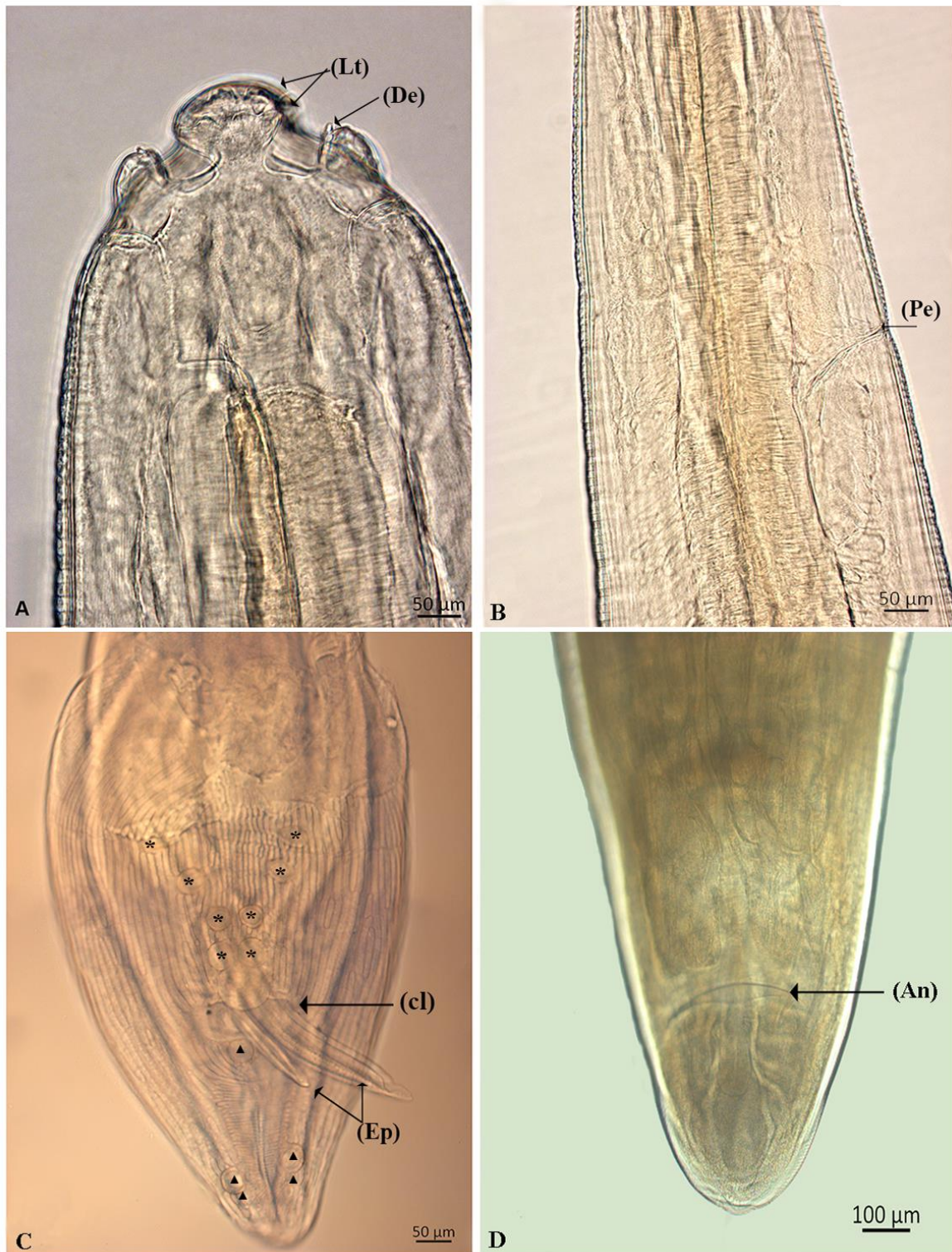


Figura 15. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Protospirura numidica criceticola*. (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe dois pseudolábios trilobados (Lt) e dente (De); (B) Detalhe do poro excretor (Pe); (C) Região posterior do macho mostrando em detalhe os espículos (Ep), quatro pares de papilas pré-cloacais (asteriscos), além de papilas pós-cloacais (triângulos), sendo visível uma papila imediatamente posterior a cloaca e outros dois pares localizados na ponta da cauda; (D) Região posterior da fêmea mostrando em detalhe o ânus (An).

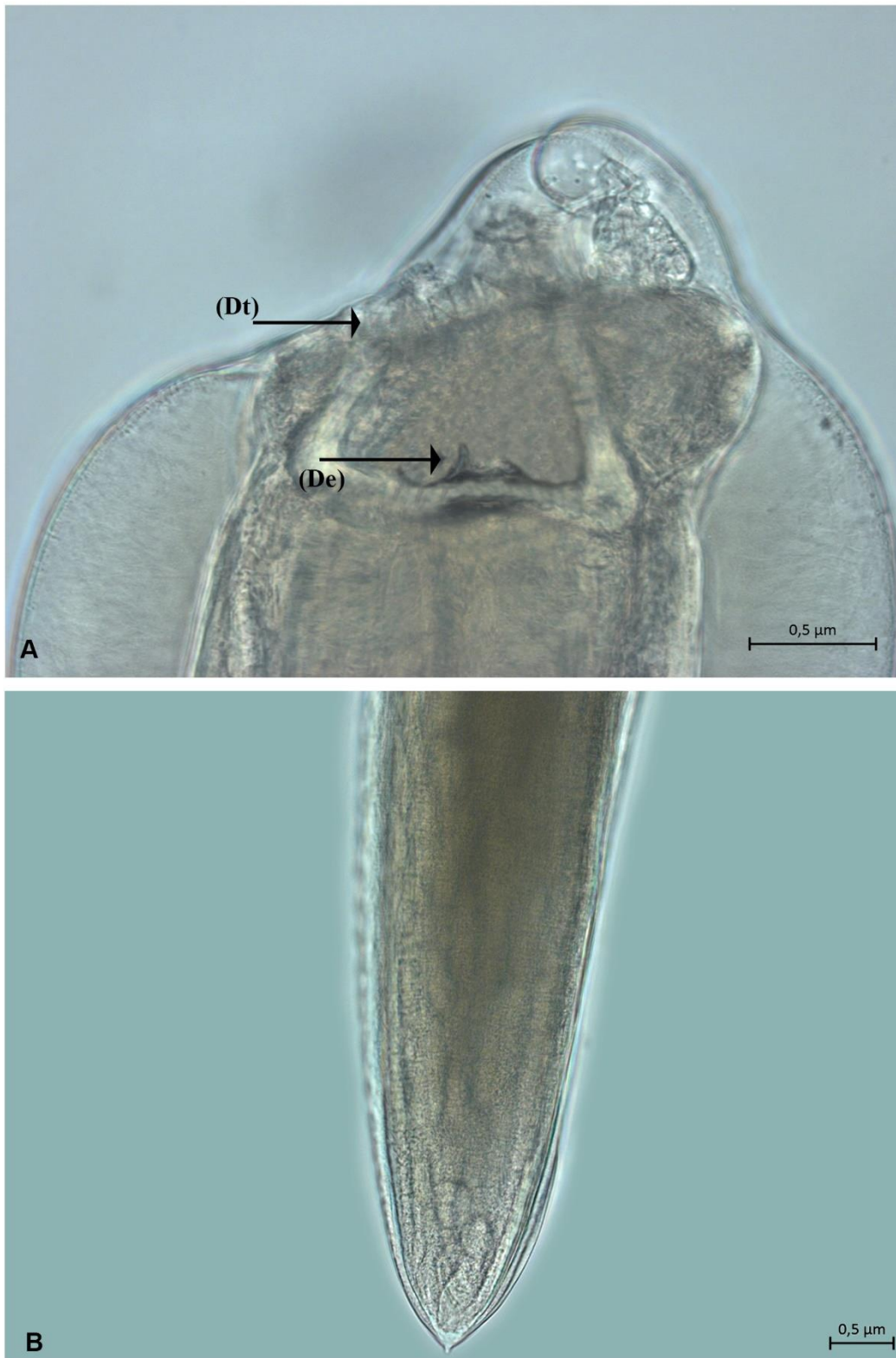


Figura 16. Microscopia de Luz de espécime adulto fêmea de *Pterygodermatites* sp. (A) Região anterior da fêmea mostrando denticulos (Dt) e dentes esofagianos (De); (B) Região posterior da fêmea.

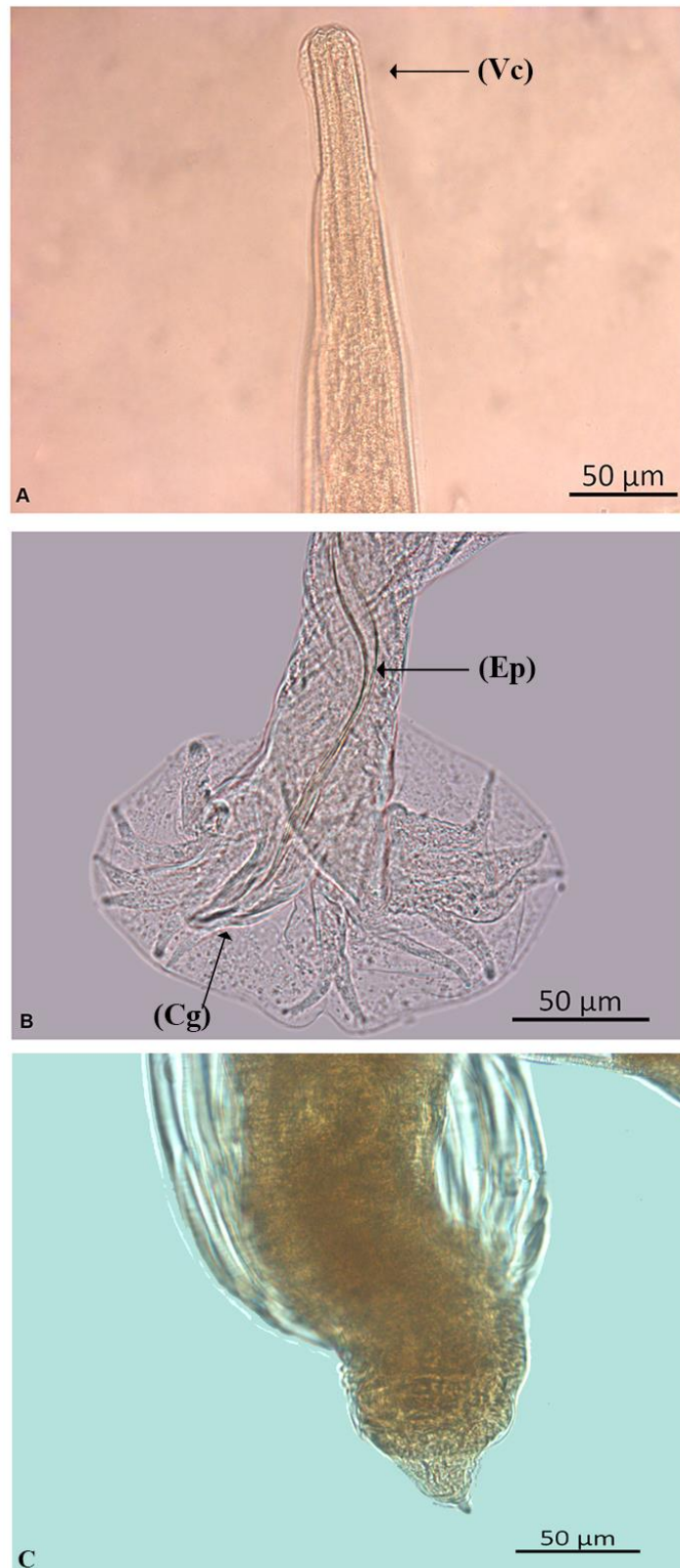


Figura 17. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Stilestrongylus aculeata*. (A) Região anterior do macho mostrando a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital hipertrofiado (Cg), espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais. (C) Região posterior da fêmea.

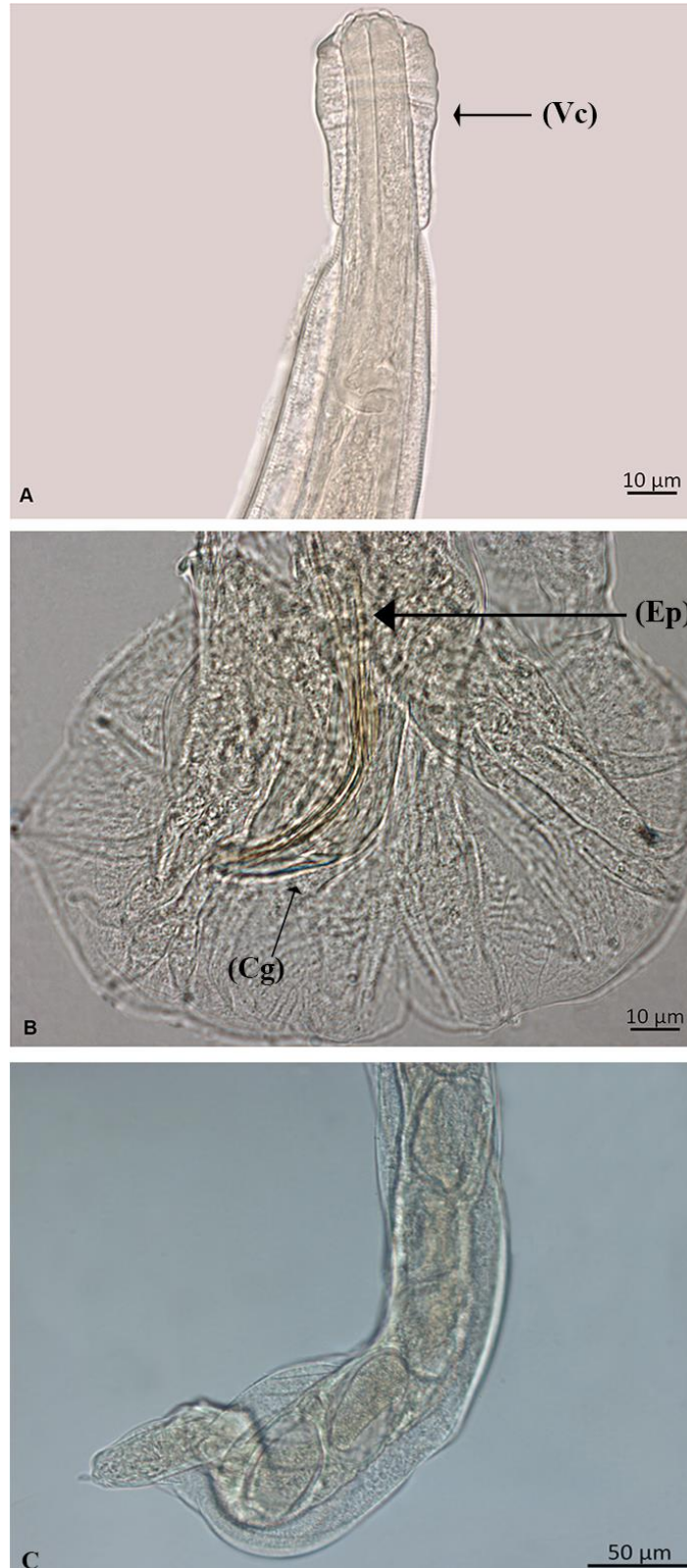


Figura 18. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Stilestrongylus eta*. (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg) e os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais. (C) Região posterior da fêmea.

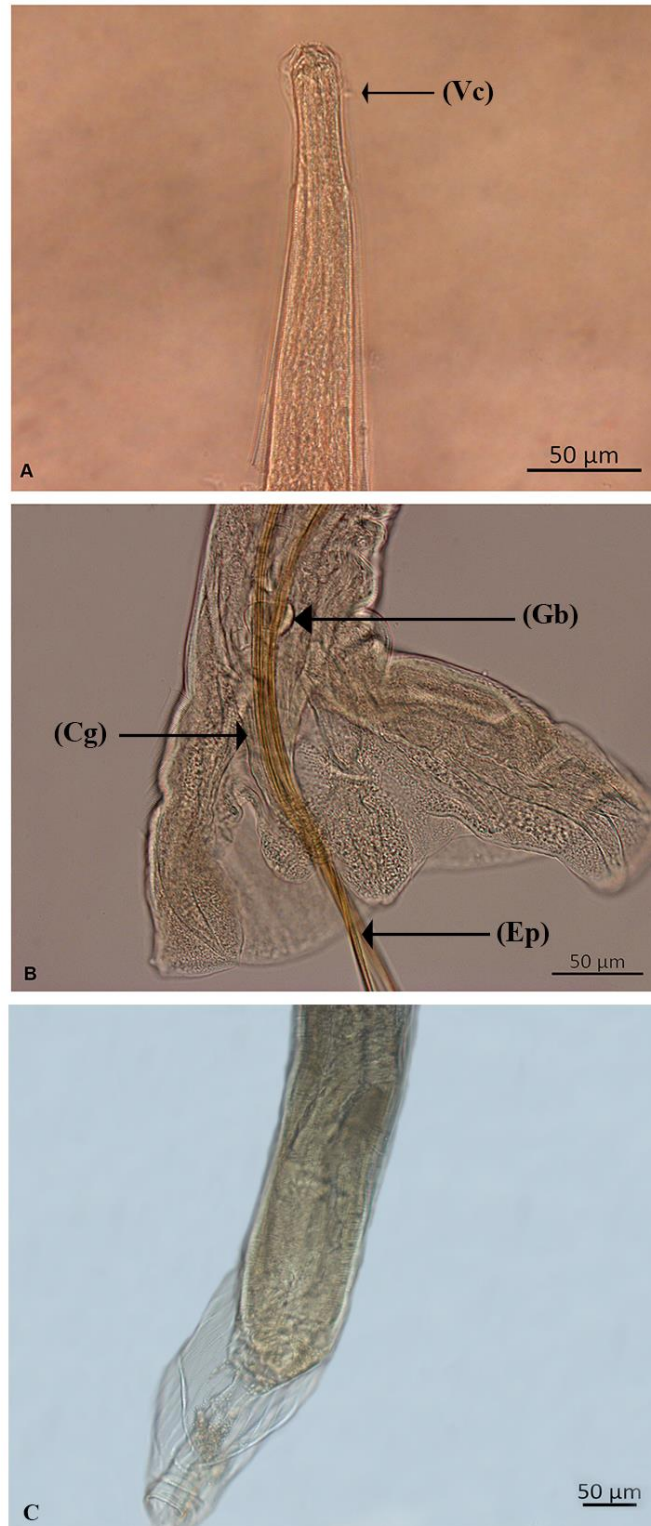


Figura 19. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Stilestrongylus lanfrediae*. (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg), Gubernáculo (Gb) e os espículos (Ep), além de alguns raios ventrais e laterais; (C) Região posterior da fêmea.

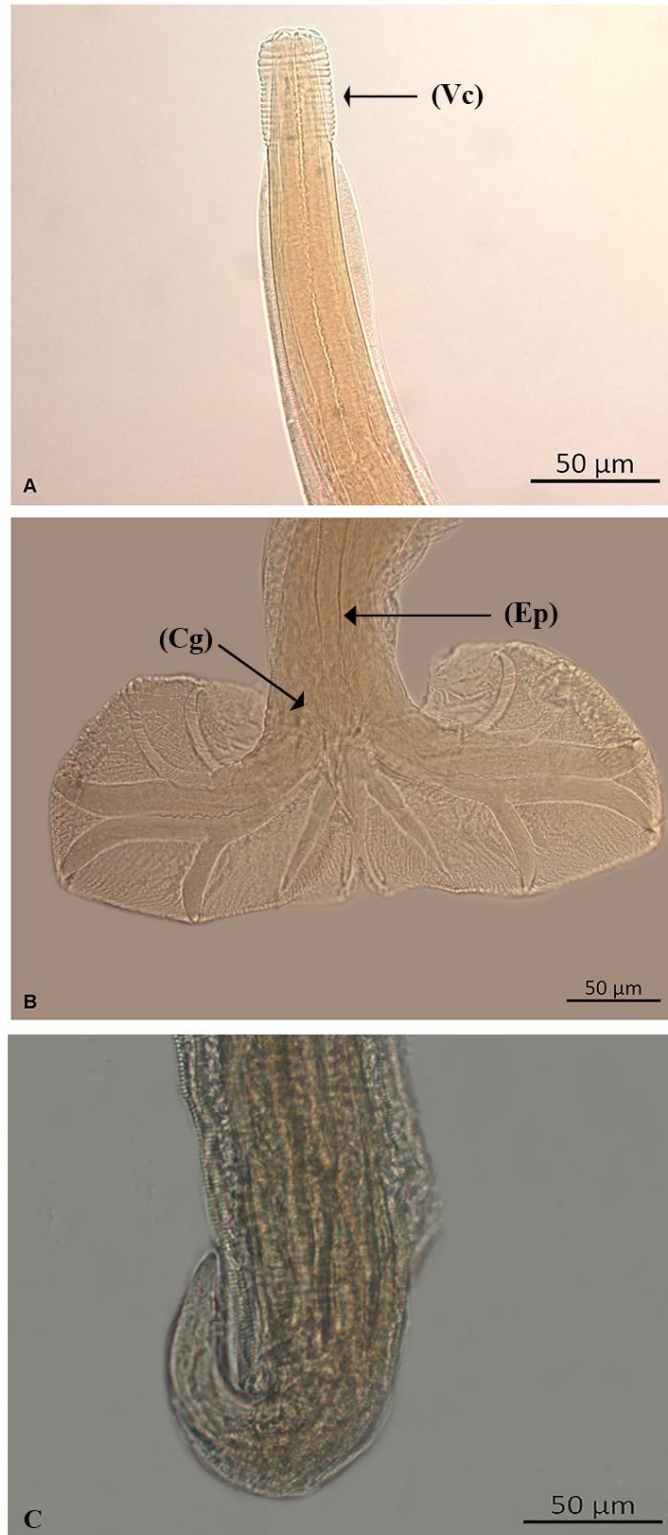


Figura 20. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Trichofreitasia lenti*. (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe a vesícula cefálica (Vc); (B) Região posterior do macho mostrando em detalhe o cone genital (Cg) e os espículos (Ep), além dos raios ventrais, laterais e dorsais; (C) Região posterior da fêmea.

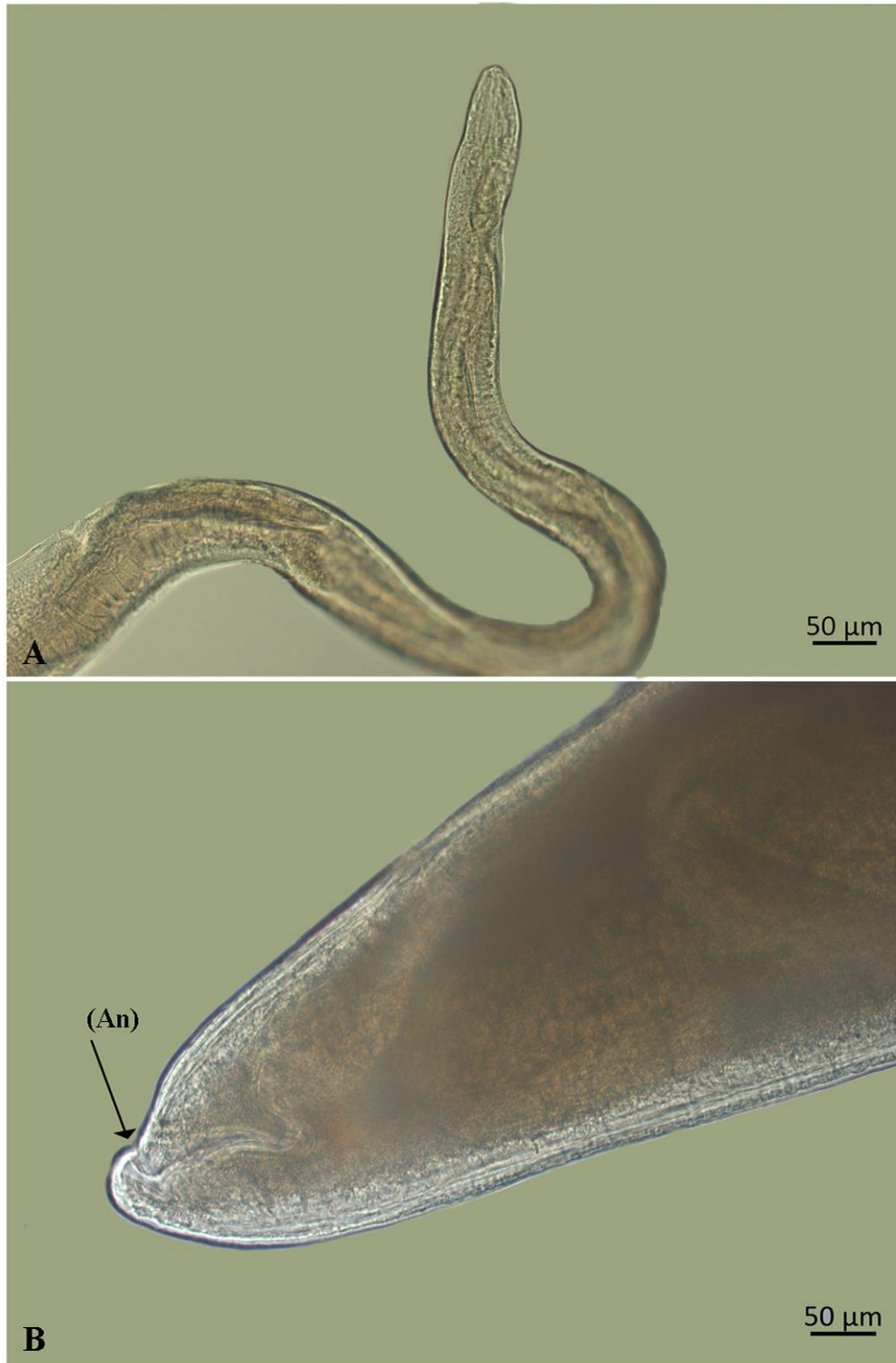


Figura 21. Microscopia de Luz de espécimes adultos fêmeas de *Trichuris* sp. (A) Região anterior da fêmea; (B) Região posterior da fêmea mostrando em detalhe o ânus (An).

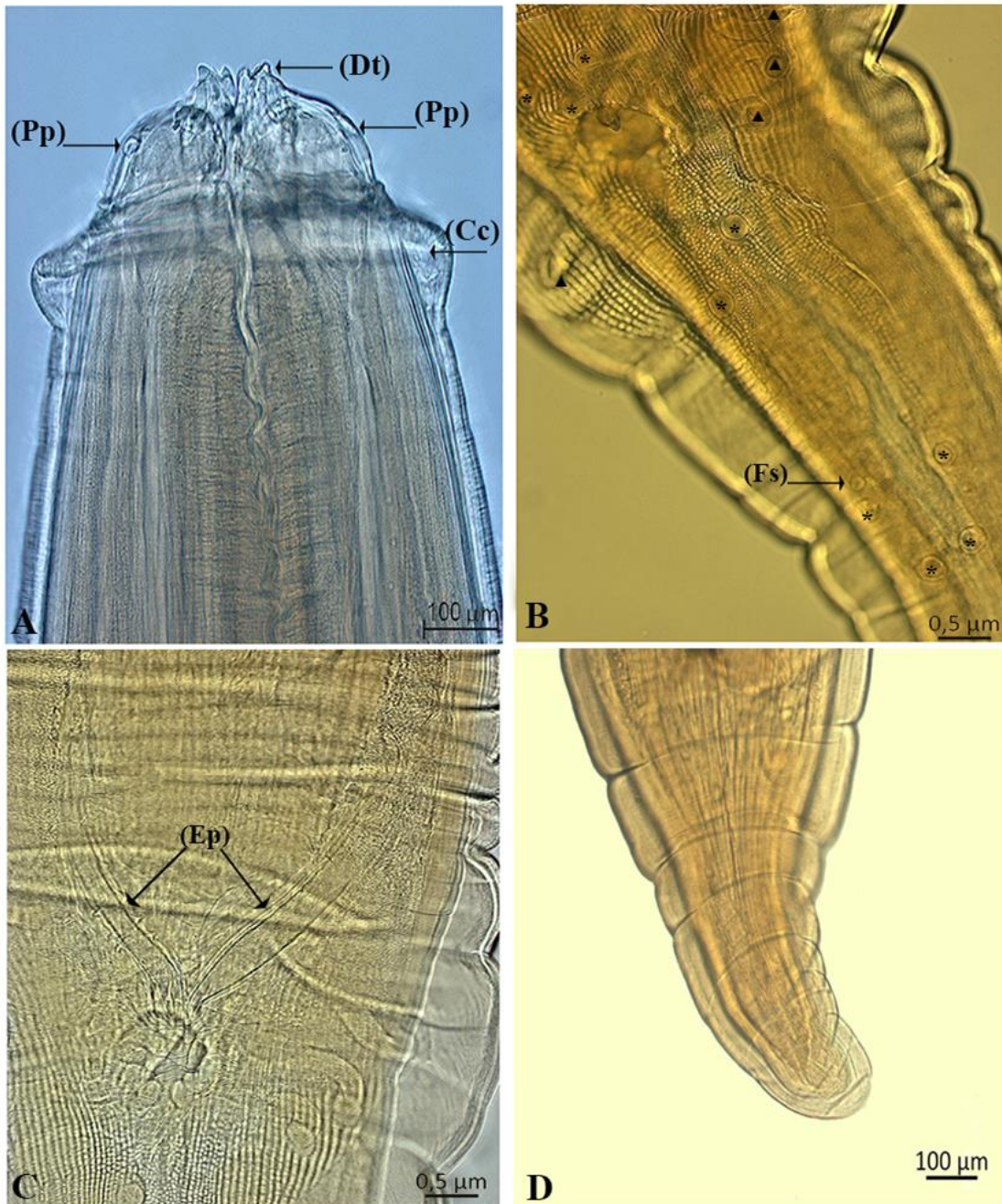


Figura 22. Microscopia de Luz de espécimes adultos de *Turgida turgida*. (A) Região anterior do macho mostrando em detalhe as papilas (Pp), dentículos (Dt) e colar cefálico (Cc); (B) Região posterior do macho mostrando papilas (asteriscos), papilas penduculadas (triângulos) e fasmídeo (Fs); (C) Região posterior do macho com detalhe dos espículos (Ep); (D) Região posterior da fêmea.

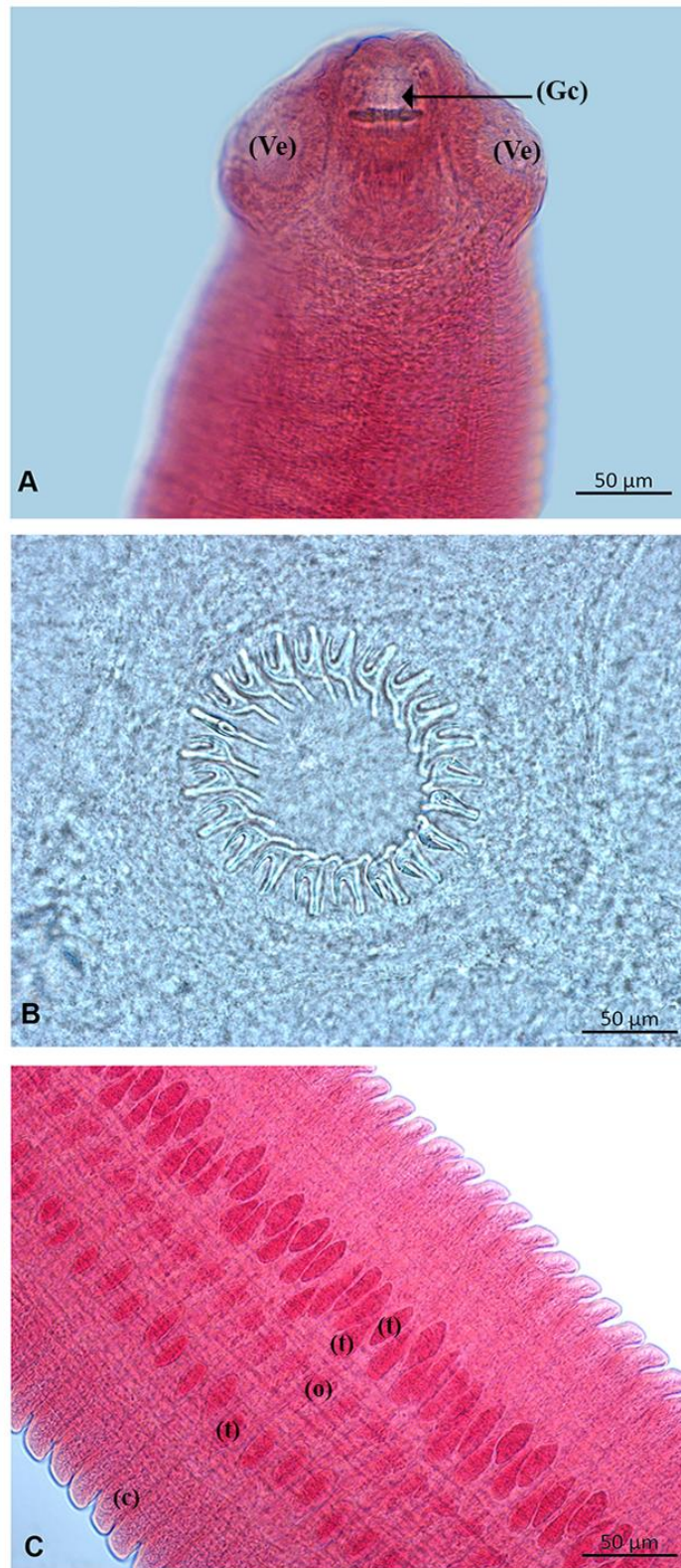


Figura 23. Microscopia de Luz de espécime de *Rodentolepis akodontis*. (A) Região anterior mostrando escólex com ventosa (Ve) e o rostellum invaginado e armado com ganchos (Gc); (B) Ganchos do rostellum; (C) Proglotes mostrando testículos (t), ovário (ov) e cirro (c).

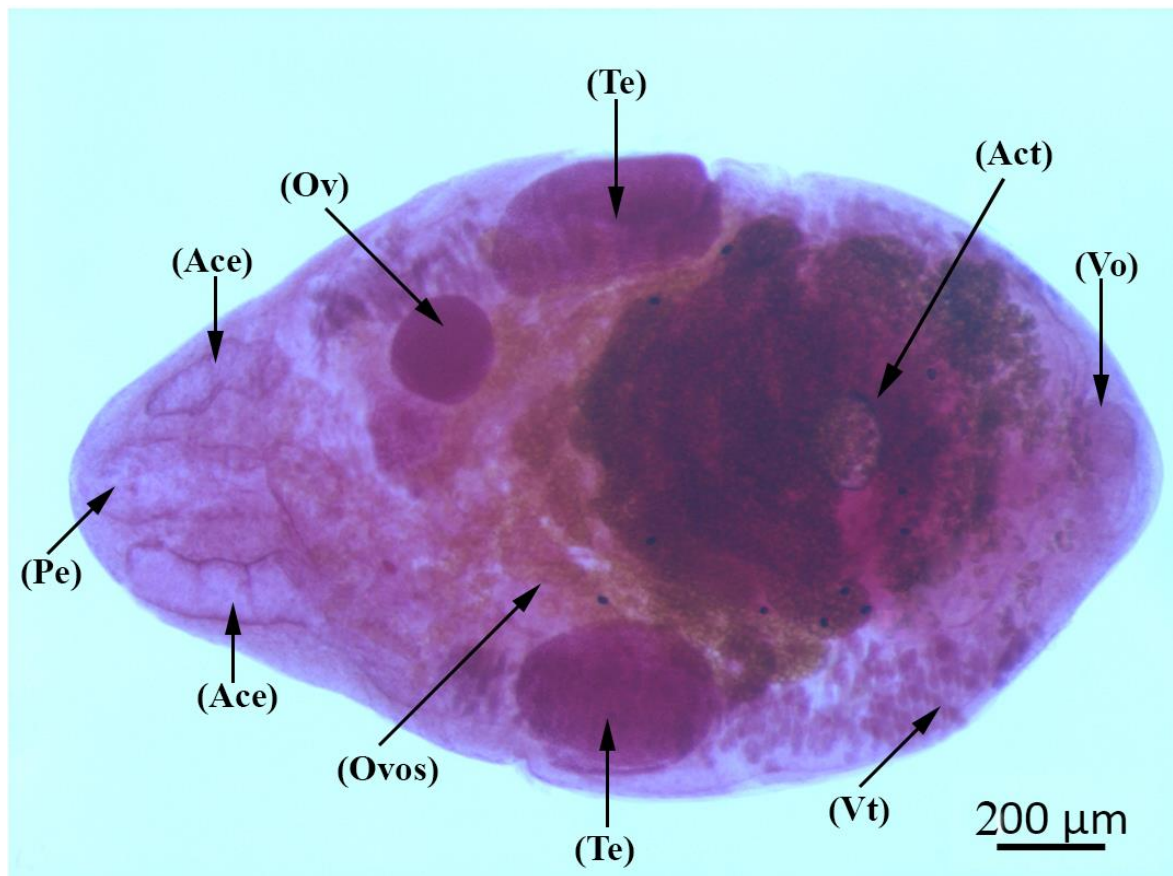


Figura 24. Microscopia de Luz de espécime de *Canaania obesa*. Detalhe da ventosa oral (Vo), acetábulo (Act), testículos (Te), ovário (Ov), ovos (Ovos), alças cecais (Ace), poro excretor (Pe) e vitelária (Vt).

4 DISCUSSÃO GERAL SOBRE A HELMINTOFAUNA

O filo Nematoda foi o mais abundante dentre a helmintofauna de toda comunidade de pequenos mamíferos no PARNASO. Outros estudos desenvolvidos com helmintos de pequenos mamíferos na Mata Atlântica também registraram este mesmo padrão (MALDONADO et al., 2006; NOTARNICOLA; NAVONE, 2009; SIMÕES et al., 2011; PANISSE et al., 2017). De fato, nematoides são um grupo evolutivamente bem sucedido representando os metazoários mais abundantes (BONGERS; FERRIS, 1999; BLAXTER; KOUTSOVOULOS, 2015), sendo, contudo, um grupo ainda desconhecido apresentando registros contínuos de descoberta de novas espécies. Foram observadas diferenças na razão sexual dos parasitos com o considerável registro de mais fêmeas em relação aos espécimes machos. Tal fato pode estar relacionado a uma provável estratégia ecológica dos parasitos, uma vez que o viés sexual para fêmeas pode aumentar a probabilidade de acasalamentos em sistemas poligâmicos (POULIN, 2007b), elevando a produção de ovos e conseqüentemente, aumentando as chances de infecção de um novo hospedeiro permitindo a manutenção do ciclo de vida do parasito.

O marsupial *D. aurita* apresentou os maiores valores de riqueza total e média de helmintos no presente estudo. *Didelphis aurita* é uma espécie relacionada a ambientes com acentuada alteração antrópica (D'ANDREA et al., 1999; COSTA-NETO et al., 2018), embora também tenha sido previamente encontrada em áreas preservadas da Mata Atlântica (OLIFIERS et al., 2007; COSTA-NETO et al., 2018). A maior riqueza de parasitos neste marsupial pode estar relacionada ao seu comportamento generalista, alimentando-se de uma variedade de itens disponíveis no ambiente, tais como vertebrados, invertebrados e frutas (CARVALHO et al., 1999; LESSA; GEISE, 2010; DELFOENTE, 2016), além de seu hábito escansorial, ocorrendo em diversos estratos da vegetação (LEITE; COSTA; STALLINGS, 1996; GRELE, 2003). Com isso, este marsupial pode ter maiores chances de contato com diversas espécies de helmintos no ambiente (COMBES, 2001; COSTA-NETO et al., 2018). Dentre as espécies de helmintos que infectaram este marsupial e que apresentaram maiores valores de prevalência e abundância no presente estudo destacam-se *A. raillieti*, *C. tentaculata*, *T. turgida* e *V. hamata*. Outros estudos relatando a helmintofauna de marsupiais do gênero *Didelphis* na Mata Atlântica também encontraram maior prevalência e/ou abundância destes parasitos (GOMES et al., 2003; ANTUNES, 2005; CASTRO et al., 2017; COSTA-NETO et al., 2018).

Outras espécies de helmintos registradas em *D. aurita*, porém não no presente estudo ou nos demais representantes do gênero *Didelphis* no Brasil são: o nematoide *Aspidodera lanfredi* em *D. aurita* no Rio de Janeiro (CHAGAS-MOUTINHO et al., 2014); o cestóide *Hymenolepis nana* em *D. aurita* em São Paulo (RONDON, 2010), os nematoides *Capillaria* sp., *Gongylonema* sp. e *Toxocara cati*, e o trematodeo *Brachylaema migrans* em *D. albiventris* em Belo Horizonte (DA GLÓRIA QUINTÃO E SILVA; DE ARAÚJO COSTA, 1999; PINTO; MATI; MELO, 2014); os nematoides *Viannaia viannai*, *Ascaris* sp., *Ancylostoma* sp. e *Strongyloides stercoralis* em *D. albiventris* em Pernambuco (MELO, 2017; SIMÕES et al., 2017); o trematodeo *Zonorchis* spp. em *D. marsupialis* em Cuiabá (RAMOS et al., 2016); o acantocéfalo *Hamanniella microcephala* em *D. albiventris* no Paraná (ZABOTT et al., 2017); o trematodeo *Schistosoma mansoni* em *D. albiventris* em São Paulo (KAWAZOE; DIAS; PIZA, 1978); o nematoide *Lagochilascaris turgida* de *D. marsupialis* no Rio de Janeiro (SPRENT, 1982).

Duas outras espécies de helmintos apresentaram elevados valores de prevalência e abundância em seus hospedeiros, sendo *S. aculeata*, recuperada de *A. montensis*, e *S. lanfrediae*, recuperada de *O. flavescens* e *O. nigripes*. Espécies do gênero *Stilestrongylus* são comuns entre

roedores (BOULLOSA et al., 2018) e *S. aculeata* e *S. lanfrediae* são espécies que ocorrem em *A. montensis* e *O. nigripes* em distintos ambientes, respectivamente (SIMÕES et al., 2011). Por sua vez, a ocorrência de *S. lanfrediae*, e também de *G. zetta*, em *O. flavescens* representa um novo relato de infecção neste hospedeiro. Similarmente, dada a raridade de *A. ruschii* em inventários com pequenos mamíferos (CERBONCINI et al., 2014) e, deste modo, escassez de estudos de parasitismo neste roedor, sua infecção por *S. aculeata* representa um novo relato de hospedeiro para este parasito. Finalmente, o presente estudo registrou a ocorrência de *C. obesa* e *R. akodontis*, espécies não registradas anteriormente no PARNASO (SIMÕES et al., 2011), o que indica a importância de estudos em maiores escalas espaciais de modo a compreender o padrão de distribuição de espécies de helmintos em pequenos mamíferos silvestres.

5 CAPÍTULO I

ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE DOIS ROEDORES SIGMODONTÍNEOS NO PARQUE NACIONAL DA SERRA DOS ÓRGÃOS, ESTADO DO RIO DE JANEIRO, BRASIL

Artigo aceito para publicação na revista *Oecologia Australis* em 01 de abril de 2019.

Autores: Thiago dos Santos Cardoso, Carla Elizabeth Macabu, Raquel de Oliveira Simões, Arnaldo Maldonado Júnior, José Luis Luque e Rosana Gentile.

RESUMO

A fauna e estrutura da comunidade de helmintos de duas espécies simpátricas de roedores sigmodontíneos hospedeiros, *Akodon montensis* (Thomas, 1913) e *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia, Cricetidae) foram estudadas em áreas de uma reserva de Floresta Atlântica, o Parque Nacional da Serra dos Órgãos, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Durante o estudo, 127 roedores foram coletados, dentre os quais 63 estavam parasitados (aproximadamente 50%). Os helmintos recuperados de *A. montensis* foram os nematoides *Protospirura numidica criceticola*, *Stilestrongylus aculeata*, *S. eta*, *S. lanfrediae* e *Trichofreitasia lenti*, além do trematódeo *Canaania obesa* e do cestóide *Rodentolepis akodontis*. *Oligoryzomys nigripes* foi infectado com *Avellaria* sp., *Guerrerostrongylus zetta*, *T. lenti* e *S. lanfrediae*. Foi observada total especificidade em todas as espécies de helmintos em apenas uma área; *T. lenti* e *S. lanfrediae* foram compartilhados entre as espécies hospedeiras na outra área. *Stilestrongylus aculeata*, *S. eta* e *S. lanfrediae* apresentaram os maiores valores de abundância, considerando todos os hospedeiros analisados, e intensidade, considerando apenas hospedeiros infectados. *Stilestrongylus lanfrediae* e *G. zetta* foram as espécies mais prevalentes. *Guerrerostrongylus zetta* e *S. lanfrediae* apresentaram maiores valores de abundância e prevalência em hospedeiros adultos; a segunda também apresentou maior abundância e prevalência em hospedeiros machos. *Stilestrongylus aculeata* e *S. eta* apresentaram maior prevalência em hospedeiros jovens e fêmeas, e *T. lenti* maior abundância em machos e maior prevalência em espécimes fêmeas e adultas de *A. montensis*. Apenas a comunidade de helmintos de *O. nigripes* em Teresópolis seguiu um padrão aninhado de distribuição de espécies. A maioria das comunidades de helmintos de *A. montensis* e *O. nigripes* apresentaram padrões aleatórios de distribuição de espécies. Isso sugere a existência de características intrínsecas entre hospedeiros e parasitos, bem como diferentes padrões de associação nessa interação com o ambiente.

ABSTRACT

The fauna and community structure of helminths of two sympatric sigmodontine rodent host species, *Akodon montensis* (Thomas, 1913) and *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia, Cricetidae) were studied in areas of an Atlantic Forest reserve, the Serra dos Órgãos National Park, in the State of Rio de Janeiro, Brazil. During the study, 127 rodents were collected; among which 63 were parasitized (approximately 50%). The helminths recovered from *A. montensis* were the nematodes *Protospirura numidica criceticola*, *Stilestrongylus aculeata*, *S. eta*, *S. lanfrediae* and *Trichofreitasia lenti*, the trematode *Canaania obesa* and the cestode *Rodentolepis akodontis*. *Oligoryzomys nigripes* was infected by *Avellaria* sp., *Guerrerostrongylus zetta*, *T. lenti* and *S. lanfrediae*. Complete host specificity was observed in all helminth species only in one area; *T. lenti* and *S. lanfrediae* were shared between host species in the other one. *Stilestrongylus aculeata*, *S. eta* and *S. lanfrediae* had the greatest abundance, *i.e.* considering all hosts, and intensity, *i.e.* considering only infected hosts, in the study. *Stilestrongylus lanfrediae* and *G. zetta* were the most prevalent species. *Guerrerostrongylus zetta* and *S. lanfrediae* had higher abundance and prevalence in adult hosts. The latter also had higher abundance and prevalence in male hosts. *Stilestrongylus aculeata* and *S. eta* had higher prevalence in young female hosts, and *T. lenti*, higher abundance in males and prevalence in adult female specimens of *A. montensis*. Only the helminth community of *O. nigripes* in Teresópolis followed a nested pattern of species distribution. Most of the helminth communities of *A. montensis* and *O. nigripes* had random patterns of species distribution. This suggests the existence of intrinsic characteristics between hosts and parasites as well as different patterns of association in this interaction with the environment.

5.1 Introdução

Os parasitos são organismos altamente diversos e importantes componentes dos ecossistemas (COMBES, 2001; POULIN, 2007b). Eles podem mudar a fisiologia e a dinâmica populacional de seus hospedeiros, mediar outras interações, como competição e predação, e influenciar a diversidade de espécies em um ecossistema através do efeito cascata (THOMAS; BONSALL; DOBSON, 2005). Assim, o estudo de populações e comunidades de parasitos é importante para a compreensão de vários processos ecológicos locais e regionais, considerando-se infracomunidades (comunidades dentro de um indivíduo hospedeiro) e comunidades componentes (comunidades incluindo toda a população hospedeira) (POULIN, 2007b).

A ocorrência e abundância de parasitos e seus padrões de distribuição variam de acordo com vários atributos do hospedeiro, como história filogenética, sexo, idade, comportamento, massa corpórea, resposta imune à infecção e também em resposta a variações temporais e espaciais nas populações hospedeiras (BEHNKE et al., 1999). As características do ambiente também influenciam a ocorrência de parasitos, como clima, sazonalidade e habitat (SIMÕES et al., 2010; CASTRO et al., 2017). Além disso, um aumento na diversidade de hospedeiros pode refletir um aumento na diversidade de parasitos no ambiente (POULIN, 2014).

Os helmintos são um grupo de parasitos considerados bons indicadores de mudanças ambientais; como tal, eles são excelentes modelos para estudos de interações parasito-hospedeiro. No entanto, existe uma grande lacuna em relação aos levantamentos de faunas de helmintos de mamíferos silvestres e estudos de estruturas de comunidade de helmintos.

Roedores sigmodontíneos compreendem um dos grupos de mamíferos neotropicais que apresentam maior diversidade de espécies (PATTON; PARDIÑAS; D'ELÍA, 2015). Além disso, muitos roedores são reservatórios de patógenos de importância médica e veterinária e podem compartilhar vários parasitos com humanos e outros mamíferos (HAN; KRAMER; DRAKE, 2016).

Embora existam vários estudos relatando a fauna de helmintos de roedores brasileiros, compilada em PINTO et al. (2011), poucos estudos investigaram as estruturas de suas comunidades e a influência de aspectos ecológicos sobre os parâmetros populacionais dos helmintos (MALDONADO et al., 2006; PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; SIMÕES et al., 2010, 2011).

O objetivo do presente estudo foi descrever a composição de espécies de helmintos e analisar a estrutura da comunidade destes parasitos recuperados de dois roedores sigmodontíneos simpátricos, *Akodon montensis* (Thomas, 1913) e *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia, Cricetidae), em áreas de floresta de montanha no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), Municípios de Petrópolis e Teresópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. Ainda, foi investigada a influência do sexo e idade do hospedeiro e das áreas (Petrópolis e Teresópolis) na abundância e prevalência dos helmintos. Dados da fauna de helmintos do PARNASO-Teresópolis foram publicados anteriormente por SIMÕES et al. (2011) e incluídos na análise de estrutura da comunidade. Este estudo faz parte de um projeto abrangente sobre biodiversidade que visa o levantamento da fauna da Mata Atlântica em áreas preservadas, incluindo aspectos taxonômicos, evolutivos, ecológicos e parasitológicos.

5.2 Material e Métodos

5.2.1 Área de estudo

O PARNASO é uma floresta preservada com uma área de 20.024 ha compreendendo os municípios de Teresópolis, Petrópolis, Magé e Guapimirim, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. A área de estudo apresenta vegetação contínua, densa e ombrófila da Mata Atlântica. O clima

da região é mesotérmico de altitude (Cwb), de acordo com a classificação de Köppen, com temperaturas amenas, verões chuvosos e uma estação seca entre junho e agosto (Ayoade, 1986). As coletas foram realizadas em diferentes localidades e anos: Bonfim (22°27'38.8" S, 43°05'35.3" W, datação WGS84), Barragem do Caxambú (22 ° 30'19.2" S, 43°07'12.3" W, datação WGS84), e Uricanal (22°29'41.9" S, 43°07'31.0" W, datum WGS84) no município de Petrópolis no final da primavera de 2014 (estação chuvosa) e inverno 2015 (estação seca), e na sede do PARNASO no município de Teresópolis (22 ° 27 '17 .17 "S, 42 ° 59'59.10" W, data WGS84) no inverno de 2004 (estação seca) e final do verão de 2005 (estação chuvosa).

5.2.2 Coleta de roedores e helmintos

Para a captura dos roedores foram estabelecidos seis transectos lineares contendo 15 estações de captura em Petrópolis e quatro transectos contendo 20 estações de captura em Teresópolis usando armadilhas da marca Tomahawk (40,64 cm x 12,70 cm) e da marca Sherman (7,62 cm x 9,53 cm x 30,48 cm) no solo e no sub-bosque. Todos estes transectos apresentaram 300 metros de extensão e as armadilhas foram iscadas com uma mistura manteiga de amendoim, banana, aveia e bacon. Adicionalmente, foram estabelecidos em Petrópolis outros quatro transectos compostos por 20 estações de captura equidistantes em 10 metros e com uma armadilha de queda (*pitfall*) em cada estação de captura. Os roedores foram eutanasiados e necropsiados, e seus dados bionômicos registrados, tais como idade, sexo, atividade reprodutiva, massa corporal e medidas externas. A idade dos roedores foi baseada na massa corporal (em gramas) dos espécimes, dividindo-os em duas classes: jovens (< 28 g para *A. montensis* e < 18 g para *O. nigripes*) e adultos (\geq 28 g para *A. montensis* e \geq 18 g para *O. nigripes*) (adapted from Teixeira et al., 2014). Roedores foram identificados por morfologia externa e craniana e por análises citogenéticas (número diplóide) (Bonvicino et al., 2008).

Os animais foram capturados sob autorização do Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, licenças 061/2003, 064/2004, 129/2004 e 068/2005 e, do Instituto Chico Mendes de Biodiversidade e Conservação (ICMBIO, número 45839- 1). Todos os procedimentos seguiram as diretrizes de captura, manuseio e cuidado dos animais do Comitê de Ética em Uso Animal da Fundação Oswaldo Cruz (licenças CEUA P-0083-01 e LW-39/14). Técnicas de biossegurança e equipamentos de segurança pessoal foram utilizados durante todos os procedimentos envolvendo manipulação de animais e coleta das amostras biológicas.

As vísceras, cavidades torácicas e abdominais e órgãos, pelve e musculatura dos roedores foram examinados para a presença de helmintos. Os nematoides, trematódeos e cestoides recuperados foram lavados em solução salina (NaCl 0,85%) e fixados em AFA (ácido acético a 2%, formaldeído a 3% e etanol a 95%). Os nematoides foram clarificados em lactofenol e os trematódeos e cestoides foram corados com carmim clorídrico. Os helmintos foram identificados com auxílio de microscópio de luz Zeiss Standard 20 (Zeiss, Jena, Alemanha). A identificação taxonômica foi realizada seguindo Travassos (1937), Yamaguti (1961), Khalil et al. (1994), Vicente et al. (1997) e Bray et al. (2008). Espécimes-testemunhos dos roedores foram depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro, e de helmintos foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (números CHIOC 38556, 38557, 38558, 38559, 38560, 38561, 38562 e 38563).

5.2.3 Análise dos dados

A riqueza total das espécies de helmintos foi considerada como o número de espécies encontradas, e a riqueza média de helmintos foi considerada como o número de espécies de helmintos em cada infracomunidade dividido pelo número de indivíduos hospedeiros

analisados. A riqueza estimada de espécies foi calculada usando o método Jackknife 1 para cada espécie hospedeira, considerando-se as duas áreas juntas. A diversidade de helmintos entre as duas espécies de hospedeiros e áreas foi comparada usando-se o índice de Shannon (H') e a equitabilidade usando-se o índice de Pielou (J). O índice qualitativo de Jaccard foi utilizado para investigar a similaridade na composição de espécies de helmintos entre hospedeiros, entre áreas e no total.

A abundância média foi considerada como o número total de indivíduos de uma espécie de helminto dividido pelo número de roedores analisados. A intensidade média foi considerada como o número total de indivíduos de uma espécie de helminto dividido pelo número de roedores infectados com esta espécie. A prevalência de cada espécie de helminto foi calculada como a proporção de roedores infectados para uma determinada espécie de helminto em relação ao número total de roedores analisados. Estes parâmetros foram calculados para cada espécie de helminto de acordo com BUSH et al. (1997). A influência do sexo e da idade do hospedeiro, assim como das áreas de amostragem (Teresópolis e Petrópolis) na abundância e prevalência foram testadas utilizando-se modelos lineares generalizados (GLM). Adicionalmente, para espécies de helmintos compartilhadas entre os roedores, a espécie de hospedeiro também foi considerada como uma variável explicativa nesta análise. Os melhores modelos foram escolhidos utilizando-se o critério de informação de Akaike corrigido (AICc), onde os modelos plausíveis apresentaram $\Delta AICc \leq 2$. A significância de cada modelo considerado plausível foi analisada comparando-os ao modelo nulo por análise de variância (ANOVA). A GLM para abundância das espécies de helmintos seguiu uma distribuição gaussiana, e para a prevalência, uma distribuição binomial. Estes testes foram realizados apenas para as espécies de helmintos cuja prevalência total apresentou valores próximos ou superiores a 10%

Análises de aninhamento (*nestedness*) foram usadas para examinar se os padrões de distribuição das espécies de helmintos em suas comunidades de cada hospedeiro seguiam um padrão aninhado (PATTERSON; ATMAR, 1986), considerando-se uma matriz de presença ou ausência de espécies em cada infracomunidade. Esta análise foi realizada para as infracomunidades de *A. montensis* e *O. nigripes* separadamente utilizando-se o índice NODF (*Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fills Metric*), de acordo com ALMEIDA-NETO et al. (2008). O padrão observado foi comparado com o modelo nulo, a partir da geração de 1000 matrizes aleatórias. Esta análise foi realizada para cada área separadamente (PARNASO-Petrópolis e PARNASO-Teresópolis) e para ambas as áreas juntas. Índices de importância das espécies de helmintos foram calculados de acordo com THUL; FORRESTER; ABERCROMBIE (1985) para helminto em cada hospedeiro. Cada espécie de helminto foi classificada na comunidade como dominante ($I \geq 1,0$), co-dominante ($0,01 \leq I < 1,0$) ou subordinada ($0 < I < 0,01$).

Todas as análises foram realizadas com o software RStudio versão 1.0.136, considerando-se um nível de significância de 5%. Para os testes ANOVA, foi utilizado o pacote *stats* (R CORE TEAM, 2017); para GLM, método Jackknife 1, índices de diversidade Shannon – Wiener e equitabilidade foi utilizado o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2018); e para a análise de aninhamento, o pacote *bipartite* (DORMANN; GRUBER; FRÜND, 2008).

5.3 Resultados

Ao todo, foram coletados 127 hospedeiros: 8 *A. montensis* e 14 *O. nigripes* em Teresópolis e 62 *A. montensis* e 43 *O. nigripes* em Petrópolis. Considerando-se as duas áreas, 63 roedores foram parasitados por uma ou mais espécies de helmintos, com 26 espécimes de *A. montensis* e 37 de *O. nigripes* infectados. Um total de 2606 espécimes de helmintos foram coletados, sendo 70 de *A. montensis* e 972 de *O. nigripes* em Teresópolis, e 679 de *A. montensis* e 885 de *O. nigripes* em Petrópolis.

A especificidade por hospedeiro foi observada para todas as espécies de helmintos apenas em Petrópolis, com seis espécies de helmintos recuperadas de *A. montensis* (Tabela 3) e duas de *O. nigripes* (Tabela 4). Os helmintos recuperados de *A. montensis*, considerando-se ambas as áreas, foram os nematoides *Protopirura numidica criceticola* (Quirin, Karimi e Rodrigues De Almeida, 1968) (Spirurida, Spiruridae), *Stilestrongylus aculeata* (Travassos, 1918), *Stilestrongylus eta* (Travassos, 1937), *Stilestrongylus lanfrediae* Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva e Maldonado Jr., 2009 e *Trichofreitasia lenti* Sutton & Durette-Desset, 1991 (Rhabditida, Heligmonellidae), além do trematódeo *Canaania obesa* (Travassos, 1944) (Digenea, Dicrocoeliidae) e do cestóide *Rodentolepis akodontis* (Rêgo, 1967) (Cyclophyllidea, Hymenolepididae). Quatro espécies de helmintos foram recuperadas de *O. nigripes*, sendo os nematoides *Avellaria* sp. (Rhabditida, Viannaiinae), *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) Sutton & Durette-Desset, 1991 (Rhabditida, Heligmonellidae), *S. lanfrediae* e *T. lenti*.

Tabela 3. Parâmetros parasitológicos abundância média + desvio padrão, intensidade média + desvio padrão e prevalência (intervalo de confiança) observados para a fauna de helmintos de *Akodon montensis* em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Parâmetros	Espécies de helmintos						
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	<i>Stilestrongylus eta</i>	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	<i>Protopirura n. criceticola</i>	<i>Trichofreitasia lenti</i>	<i>Canaania obesa</i>	<i>Rodentolepis akodontis</i>
Abundância	7,54 ± 32,03	2,07 ± 13,63	0,01 ± 0,11	0,11 ± 0,55	0,62 ± 2,36	0,22 ± 1,33	0,10 ± 0,45
Machos	6,30 ± 34,38	0,13 ± 0,83	0,01 ± 0,13	0,05 ± 0,30	0,77 ± 2,68	0,30 ± 1,52	0,07 ± 0,43
Fêmeas	11,41 ± 23,72	8,11 ± 27,35	-	0,29 ± 0,98	0,17 ± 0,52	-	0,17 ± 0,52
Jovens	10,12 ± 20,77	5,66 ± 23,14	-	-	0,16 ± 0,81	-	0,12 ± 0,44
Adultos	6,19 ± 36,71	0,19 ± 0,85	0,02 ± 0,14	0,17 ± 0,67	0,86 ± 2,83	0,34 ± 1,63	0,08 ± 0,46
Petrópolis	8,27 ± 33,97	2,19 ± 14,47	-	0,06 ± 0,30	0,04 ± 0,21	0,25 ± 1,41	0,11 ± 0,48
Teresópolis	1,87 ± 3,94	1,12 ± 2,23	0,12 ± 0,35	0,50 ± 1,41	5,12 ± 5,33	-	-
Intensidade	27,78 ± 66,68	24,16 ± 43,87	1	2,00 ± 1,41	4,40 ± 4,92	5,33 ± 4,50	1,75 ± 0,95
Machos	47,71 ± 89,11	3,50 ± 3,53	1	1,50 ± 0,70	5,12 ± 5,30	5,33 ± 4,50	2,00 ± 1,41
Fêmeas	32,33 ± 31,45	34,50 ± 52,69	-	2,50 ± 2,12	1,50 ± 0,70	-	1,5 ± 0,70
Jovens	30,37 ± 26,73	45,33 ± 58,85	-	-	4	-	1,50 ± 0,70
Adultos	57,00 ± 107,44	3,00 ± 2,00	1	2,00 ± 1,41	4,44 ± 5,22	5,33 ± 4,50	2 ± 1,41
Petrópolis	46,64 ± 71,23	34,00 ± 53,10	-	1,33 ± 0,57	1 ± 0	5,33 ± 4,50	1,75 ± 0,95
Teresópolis	7,50 ± 4,94	4,50 ± 2,12	1	4	5,85 ± 5,30	-	-
Prevalência	18,6 (10,3-29,7)	8,6 (3,2-17,7)	1,4 (0-7,7)	5,7 (1,6-14,0)	14,3 (7,1-24,7)	4,3 (0,9-12)	5,7 (1,6-14,0)
Machos	13,2 (5,5-25,3)	3,8 (0,5-13,0)	1,9 (0-10,1)	3,8 (0,5-13,0)	15,1 (6,7-27,6)	5,7 (1,2-15,7)	3,8 (0,5-13,0)
Fêmeas	35,3 (14,2-61,0)	23,5 (6,8-49,9)	-	11,8 (1,5-36,4)	11,8 (1,5-36,4)	-	11,8 (1,5-36,4)
Jovens	33,3 (15,6-55,3)	12,5 (2,7-32,4)	-	-	4,2 (0,1-21,1)	-	8,3 (1,0-27,0)
Adultos	10,9 (3,6-23,6)	6,5 (1,4-17,9)	2,2 (0,1-11,5)	8,7 (2,4-20,8)	19,6 (9,4-33,9)	6,5 (1,4-17,9)	4,3 (0,5-14,8)
Petrópolis	17,7 (9,2-29,5)	6,5 (1,8-15,7)	-	4,8 (1-13,5)	4,8 (1-13,5)	4,8 (1-1,35)	6,5 (1,8-15,7)
Teresópolis	25,0 (16,2-33,7)	25,0 (20,0-29,9)	12,5 (11,7-13,2)	12,5 (9,3-15,6)	87,5 (75,6-163,1)	-	-

Oligoryzomys nigripes apresentou maior riqueza média em relação a *A. montensis*, considerando-se Teresópolis (1,92 e 1,62, respectivamente), Petrópolis (0,69 e 0,45, respectivamente) ou ambas as áreas juntas (1 e 0,58, respectivamente). A riqueza estimada de espécies de helmintos foi de $8,5 \pm 0,5$ para *A. montensis* e 5 ± 1 para *O. nigripes*, considerando-se as duas áreas simultaneamente. Teresópolis foi a área com maior diversidade e equitabilidade de helmintos, tanto para *A. montensis* (Teresópolis: $H' = 1,13$ e $J = 0,70$; Petrópolis: $H' = 0,72$ e $J = 0,40$) quanto para *O. nigripes* (Teresópolis: $H' = 0,75$ e $J = 0,54$; Petrópolis: $H' = 0,21$ e $J = 0,31$). Os índices de Jaccard indicaram que a composição de espécies de helmintos foi mais semelhante dentro de uma mesma espécie de hospedeiro quando comparados entre áreas (0,57 para *A. montensis* e 0,50 para *O. nigripes*) do que entre espécies hospedeiras em uma mesma área (0,28 em Teresópolis; 0 em Petrópolis). Baixa similaridade também foi observada para a composição de espécies de helmintos entre os dois roedores considerando-se ambas as áreas (0,22).

Tabela 4. Parâmetros parasitológicos abundância média + desvio padrão, intensidade média + desvio padrão e prevalência (intervalo de confiança) observados para a fauna de helmintos de *Oligoryzomys nigripes* em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Parâmetros	Espécies de helmintos			
	<i>Avellaria sp.</i>	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	<i>Trichofreitasia lenti</i>
Abundância	0,29 ± 2,25	7,33 ± 25,04	24,91 ± 41,15	0,03 ± 0,18
Machos	0,39 ± 2,59	8,53 ± 28,53	28,04 ± 42,42	0,02 ± 0,15
Fêmeas	-	3,64 ± 7,22	15,28 ± 36,74	0,07 ± 0,26
Jovens	-	1 ± 4,38	11,40 ± 20,96	-
Adultos	0,53 ± 3,00	12,28 ± 32,57	29,66 ± 43,47	0,06 ± 0,24
Petrópolis	-	1,16 ± 3,77	19,41 ± 35,21	-
Teresópolis	1,21 ± 4,54	26,28 ± 46,30	41,78 ± 53,71	0,14 ± 0,36
Intensidade	17	20,90 ± 39,38	41,76 ± 46,36	1
Machos	17	22,93 ± 43,90	43,07 ± 46,13	1
Fêmeas	-	12,75 ± 8,46	35,66 ± 51,36	1
Jovens	-	6,25 ± 10,50	23,75 ± 25,27	-
Adultos	17	24,56 ± 43,25	51,59 ± 52,50	1
Petrópolis	-	5,55 ± 6,87	39,76 ± 41,88	-
Teresópolis	17	33,45 ± 50,23	45,00 ± 54,48	1
Prevalência	1,7 (0-3,6)	35,0 (14,2-55,8)	59,6 (25,4-93,8)	3,5 (3,3-6,8)
Machos	2,3 (0-4,8)	37,2 (9,9-64,4)	65,1 (24,5-105,6)	2,3 (2,1-2,4)
Fêmeas	-	28,6 (8,4-58,1)	42,9 (17,7-71,1)	7,1 (0,2-33,9)
Jovens	-	16,0 (10,4-21,5)	48,8 (21,7-74,2)	-
Adultos	3,1 (0,1-16,2)	50,0 (31,9-68,1)	68,8 (50,0-83,9)	6,2 (0,8-20,8)
Petrópolis	-	20,9 (17,3-24,5)	48,8 (15,1-82,5)	-
Teresópolis	7,1 (0,4-14,7)	78,6 (0,9-156,1)	92,8 (2,8-182,8)	14,3 (13,6-14,8)

A intensidade média foi maior para as três espécies do gênero *Stilestrongylus*, sendo elas *S. aculeata* e *S. eta* em *A. montensis* (Tabela 3) e *S. lanfrediae* em *O. nigripes* (Tabela 4). A intensidade de helmintos foi maior nos hospedeiros machos adultos coletados em Teresópolis para a maioria das espécies, com exceção de *S. eta* que apresentou maior intensidade em hospedeiros jovens e fêmeas capturados em Petrópolis, de *P. n. criceticola* com maior intensidade em fêmeas e para *S. aculeata* e *S. eta* com maiores valores em Petrópolis (Tabelas 3 e 4). As espécies de helmintos mais abundantes foram *S. aculeata* para *A. montensis* (Tabela 3) e *S. lanfrediae* para *O. nigripes* (Tabela 4). A análise de GLM mostrou que *G. zetta* apresentou maiores valores de abundância e prevalência nos hospedeiros adultos, coletados em Teresópolis (Tabela 5). Para a prevalência de *S. aculeata* e de *S. eta*, foram observados modelos plausíveis em relação ao sexo e idade do hospedeiro e à área de coleta, de modo que hospedeiros jovens e fêmeas coletados em Teresópolis apresentaram maior prevalência destes parasitos (Tabela 5). A abundância de *S. eta* também foi maior em fêmeas jovens (Tabela 5). A abundância de *S. aculeata* não foi influenciada por nenhuma das variáveis analisadas, uma vez que o modelo nulo foi o único plausível na análise GLM (Tabela 5). *Stilestrongylus lanfrediae* apresentou maiores valores de abundância e prevalência em espécimes adultos e machos de *O. nigripes* coletados em Teresópolis (Tabela 5).

Trichofreitasia lenti apresentou maior abundância em espécimes machos de *A.*

montensis coletados em Teresópolis, e maior prevalência em fêmeas adultas de *A. montensis* também em Teresópolis (Tabela 5). *Canaania obesa* e *Avellaria* sp. e ocorreram apenas em hospedeiros adultos e machos coletados em Petrópolis e Teresópolis, respectivamente (Tabelas 3 e 4). *Protopirura n. criceticola* foi encontrada apenas em hospedeiros adultos e *R. akodontis* em hospedeiros coletados em Petrópolis (Tabela 3). *Stilestrongylus lanfrediae* e *G. zetta* foram dominantes na comunidade componente de *O. nigripes*, considerando-se cada área separadamente ou em conjunto (Tabela 6). Contudo, *T. lenti* em *O. nigripes* foi a única espécie subordinada em ambas as áreas conjuntamente (Tabela 6). Em *A. montensis*, *S. aculeata* e *S. eta* foram consideradas espécies dominantes em cada área e no total (Tabela 6). Além disso, *P. n. criceticola* em Teresópolis e *T. lenti* em ambas as áreas foram dominantes em *A. montensis*. Todas as outras espécies de helmintos foram co-dominantes (Tabela 6).

Tabela 5. Modelos Lineares Generalizados (GLM) para abundância e prevalência das espécies de helmintos mais prevalentes, recuperadas de *Akodon montensis* e/ou *Oligoryzomys nigripes* em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, estado do Rio de Janeiro, Brasil. AICc = versão corrigida do critério de informação de Akaike; Peso = pesos de Akaike, K = número de parâmetros do modelo. Com exceção do modelo nulo, apenas modelos estatisticamente significativos foram mostrados.

Espécies de helmintos	Modelos	AICc	Delta AICc	Peso de Akaike	K
Abundância					
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	Área	522,4	0	0,500	3
	Idade+Área	523,8	1,37	0,252	4
	Nulo	532,1	9,76	0,004	2
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	Nulo	687,2	0	0,380	2
<i>Stilestrongylus eta</i>	Sexo	565,2	0	0,323	3
	Idade+Sexo	565,9	0,79	0,217	4
	Nulo	567,6	2,44	0,095	2
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	Idade+Hospedeiro+Área	1203,6	0	0,283	5
	Idade+Hospedeiro	1204,3	0,75	0,195	4
	Hospedeiro+Área	1204,6	1,06	0,167	4
	Idade+Sexo+Hospedeiro+Área	1205,5	1,95	0,107	6
	Nulo	1228,5	24,88	0	2
<i>Trichofreitasia lenti</i>	Hospedeiro+Área	480,7	0	0,517	4
	Sexo+Hospedeiro+Área	482,5	1,85	0,205	5
	Nulo	509,4	28,66	0	2
Prevalência					
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	Idade+Área	61,6	0	0,489	3
	Área	62,9	1,30	0,256	2
	Nulo	75,9	14,35	0	1
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	Idade+Sexo	66,3	0	0,250	3
	Idade	66,4	0,07	0,241	2
	Sexo	67,6	1,34	0,128	2
	Idade+Área	67,6	1,34	0,127	3
	Idade+Sexo+Área	67,6	1,36	0,127	4
	Nulo	69,3	2,96	0,057	1
<i>Stilestrongylus eta</i>	Sexo+Área	39,4	0	0,320	3
	Sexo	39,8	0,38	0,265	2
	Idade+Sexo+Área	40,9	1,54	0,148	4
	Nulo	43,0	3,63	0,052	1
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	Hospedeiro+Área	79,8	0	0,337	3
	Sexo+Hospedeiro+Área	80,4	0,54	0,258	4
	Idade+Hospedeiro+Área	80,4	0,57	0,253	4
	Idade+Sexo+Hospedeiro+Área	81,5	1,68	0,146	5
	Nulo	151,6	71,72	0	1
<i>Trichofreitasia lenti</i>	Idade+Hospedeiro+Área	47,7	0	0,378	4
	Hospedeiro+Área	47,8	0,15	0,350	3
	Idade+Sexo+Hospedeiro+Área	49,6	1,90	0,146	5
	Nulo	81,5	33,81	0	1

Tabela 6. Índices de importância para espécies de helmintos coletados de *Oligoryzomys nigripes* e *Akodon montensis* em áreas do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis e Petrópolis, Estado do Rio de Janeiro, Brasil.

Hospedeiros e helmintos	Índice de importância	Classificação
<i>Oligoryzomys nigripes</i>		
Petrópolis		
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	2,50	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	97,49	Dominante
Teresópolis		
<i>Avellaria</i> sp.	0,14	Co-dominante
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	34,67	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	65,14	Dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	0,03	Co-dominante
Teresópolis e Petrópolis		
<i>Avellaria</i> sp.	0,03	Co-dominante
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	14,75	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	85,20	Dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	< 0,01	Subordinada
<i>Akodon montensis</i>		
Petrópolis		
<i>Canaania obesa</i>	0,76	Co-dominante
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	0,19	Co-dominante
<i>Rodentolepis akodontis</i>	0,44	Co-dominante
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	89,79	Dominante
<i>Stilestrongylus eta</i>	8,65	Dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	0,14	Co-dominante
Teresópolis		
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	1,17	Dominante
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	8,82	Dominante
<i>Stilestrongylus eta</i>	5,29	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	0,29	Co-dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	84,41	Dominante
Teresópolis e Petrópolis		
<i>Canaania obesa</i>	0,57	Co-dominante
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	0,38	Co-dominante
<i>Rodentolepis akodontis</i>	0,33	Co-dominante
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	82,86	Dominante
<i>Stilestrongylus eta</i>	10,50	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	0,01	Co-dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	5,31	Dominante

Apenas a comunidade componente de *O. nigripes* em Teresópolis seguiu um padrão aninhado de distribuição de espécies (NODF = 39,08, $p < 0,01$) (Figura 25). Todas as outras comunidades componentes analisadas seguiram um padrão aleatório de distribuição de espécies, seja dentro de cada área ou considerando-se Petrópolis e Teresópolis simultaneamente ($p > 0,05$ em todos os casos).

JIMÉNEZ-RUIZ; GARDNER, 2003; MIÑO, 2008). *Guerrerostrongylus zetta* foi relatado anteriormente em diferentes espécies de roedores do norte ao sudeste do Brasil, assim como na Argentina (WERK et al., 2016). A espécie *S. lanfrediae* foi relatada anteriormente em *O. nigripes* na Argentina (PANISSE et al., 2017). O gênero *Avellaria* foi originalmente descrito em *Agouti paca* no Rio de Janeiro por FREITAS; LENT (1934). SIMÕES et al. (2010) também registraram uma espécie desse gênero, *Avellaria intermedia*, infectando o roedor *Trichomys pachiurus* no Pantanal. O trematódeo *C. obesa* foi originalmente descrito a partir de espécimes de *A. cursor* na Mata Atlântica (TRAVASSOS, 1944). MALDONADO JUNIOR et al. (2010) relataram a ocorrência desta espécie em *A. montensis*, *A. cursor*, *O. nigripes* e *Nectomys squamipes* na região serrana do estado do Rio de Janeiro, e sugeriram que o gênero *Akodon* é o hospedeiro mais importante deste parasito. O nematoide *T. lenti* e o cestóide *R. akodontis* foram previamente encontrados parasitando *A. montensis* na Argentina (PANISSE et al., 2017).

Considerando-se a helmintofauna de *A. montensis* descrita em literatura, várias espécies e gêneros foram previamente registrados para este hospedeiro e não foram observados no PARNASO-Petrópolis ou no PARNASO-Teresópolis. A lista de espécies de helmintos para este hospedeiro também inclui *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp., *Tapironema coronatum* e *Trichuris navonae* na Argentina (ROBLES, 2011; PANISSE et al., 2017). Para *O. nigripes*, *Echinoparyphium scapteromae*, *Litomosoides bonaerensis*, *Litomosoides navonae*, *Stilestrongylus flavescens*, *Hassalstrongylus epsilon* e *T. coronatum* foram registrados na Argentina (NAVONE et al., 2009; PANISSE et al., 2017) e *Trichuris travassosi* foi registrado no estado do Rio Grande do Sul (GOMES et al., 1992). No entanto, muitos desses registros sugerem variações regionais na composição da comunidade de helmintos dessas espécies de roedores.

Dentre as nove espécies de helmintos registradas no presente estudo, três são do gênero *Stilestrongylus* e apresentaram maior abundância e intensidade em seus hospedeiros. Este gênero foi previamente relatado como um grupo de parasitos comuns de roedores sigmodontíneos, sugerindo um processo co-evolutivo entre eles (DIGIANI; DURETTE-DESSET, 2003; SIMÕES et al., 2011). CARDOSO et al. (2016) também observaram maior abundância de *S. aculeata* e *S. eta* em *A. montensis* e *S. lanfrediae* em *O. nigripes* em fragmentos florestais ao redor do PARNASO. O gênero *Stilestrongylus* é considerado o táxon de helmintos mais comum nesses roedores (DIGIANI; DURETTE-DESSET, 2003).

A maior intensidade média em hospedeiros machos e adultos para a maioria das espécies de helmintos corrobora o padrão mais comumente observado em estudos de helmintos de mamíferos (ZUK; MCKEAN, 1996; BEHNKE et al., 1999; POULIN, 2007b). A maior prevalência e abundância de *S. lanfrediae* e de *G. zetta* em hospedeiros machos e adultos de *O. nigripes*, bem como a maior abundância de *T. lenti* em machos de *A. montensis*, podem estar relacionadas ao comportamento mais explorador de machos destes roedores (PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2006; OWEN et al., 2010). Além disso, mamíferos hospedeiros adultos ou mais velhos podem ter maior probabilidade de encontrar e acumular parasitos, elevando suas taxas de infecção ao longo da vida (BEHNKE et al., 1999). No entanto, os maiores valores para prevalência de *S. aculeata* e prevalência e abundância de *S. eta* em hospedeiros jovens e fêmeas sugerem maior suscetibilidade ou exposição de animais jovens e fêmeas a estes parasitos.

O padrão aninhado de distribuição de espécies encontrado para a comunidade de helmintos de *O. nigripes* em Teresópolis indica que espécies raras ocorreram somente em algumas poucas infracomunidades ricas em espécies, e algumas espécies com alta prevalência, como *G. zetta* e *S. lanfrediae*, ocorreram na maioria das infracomunidades deste hospedeiro. O padrão aleatório observado nas outras comunidades componentes analisadas pode estar relacionado a características intrínsecas entre hospedeiros e parasitos em cada área. No estudo anterior realizado no PARNASO-Teresópolis e também em vários fragmentos próximos

(CARDOSO et al., 2016), foi registrada uma fraca estrutura aninhada para a comunidade de helmintos desses roedores com dominância de *S. aculeata* e *S. lanfrediae*.

Estudos sobre a influência de características locais e de atributos do hospedeiro em populações de parasitos ajudam a compreender os fatores associados ao processo de infecção e aos ciclos de vida em ecossistemas naturais (POULIN, 2007b). O compartilhamento de espécies de helmintos entre espécies de hospedeiros observado somente no PARNASO-Teresópolis pode ser devido a existência de diferentes condições locais associadas com a infecção destes parasitos em roedores entre os municípios. Contudo, diferenças temporais não devem ser excluídas. Além disso, a ocorrência de duas espécies de helmintos (*C. obesa* e *R. akodontis*) não registradas anteriormente no PARNASO dá suporte para a importância de estudos em ambas escalas, regional e temporal. O padrão aleatório de distribuição de espécies observado para a maioria das estruturas das comunidades de helmintos sugere a existência de características intrínsecas entre hospedeiros e parasitos, e pode refletir padrões distintos de associação com o ambiente no PARNASO.

6 CAPÍTULO II

ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE HELMINTOS DE ROEDORES SILVESTRES EM UMA ÁREA PRESERVADA DA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL

Artigo aceito para publicação na Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária em 10 de agosto de 2018.

Autores: Thiago dos Santos Cardoso, Caryne Aparecida de Carvalho Braga, Carla Elizabeth Macabu, Raquel de Oliveira Simões, Sócrates Fraga da Costa-Neto, Arnaldo Maldonado Júnior, Rosana Gentile e José Luis Luque.

RESUMO

Foram investigadas a helmintofauna e suas estruturas da metacomunidade em oito roedores sigmodontíneos simpátricos ao longo do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, uma reserva de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Roedores das espécies *Abrawayaomys ruschii*, *Akodon montensis*, *Blarinomys breviceps*, *Delomys dorsalis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus quaestor* e *Thaptomys nigrita* foram encontrados infectados por helmintos. *Akodon montensis* apresentou a maior riqueza total de espécies de helmintos, com seis espécies. O nematoide *Stilestrongylus lanfrediae* foi a espécie de helminto com maior abundância e prevalência. A análise de rede parasito-hospedeiro mostrou poucas interações entre as espécies hospedeiras e *A. montensis* atuou como uma espécie-chave na comunidade de roedores. Esta espécie compartilhou os nematoides *Stilestrongylus aculeata* com *A. ruschii* e *Protospirura numidica criceticola* com *T. nigrita*, e o cestóide *Rodentolepis akodontis* com *D. dorsalis*. As espécies congêneres *O. flavescens* e *O. nigripes* compartilharam os nematoides *Guerrerostrongylus zetta* e *S. lanfrediae*. Os roedores *B. breviceps* e *O. quaestor* não compartilharam helmintos com outros hospedeiros. A metacomunidade de helmintos mostrou um padrão aleatório em ambos os níveis, comunidade componente e infracomunidade, indicando diferentes respostas de cada espécie de helminto ao gradiente ambiental.

ABSTRACT

The helminth fauna and metacommunity structure of eight sympatric sigmodontine rodents were investigated at the Serra dos Órgãos National Park, an Atlantic Forest reserve located in the State of Rio de Janeiro, southeast Brazil. Rodents of the species *Abrawayaomys ruschii*, *Akodon montensis*, *Blarinomys breviceps*, *Delomys dorsalis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oxymycterus quaestor* and *Thaptomys nigrita* were found infected with helminths. *Akodon montensis* presented the highest total helminth species richness, with six different species of helminths. The nematode *Stilestrongylus lanfrediae* was the most abundant and prevalent helminth species observed. The host-parasite network analysis showed little interactions among host species. *Akodon montensis* seems to act as a keystone-species in the rodent community. This species shared the nematodes *Stilestrongylus aculeata* with *A. ruschii* and *Protospirura numidica criceticola* with *T. nigrita*, and the cestode *Rodentolepis akodontis* with *D. dorsalis*. The congeners host species *O. flavescens* and *O. nigripes* shared the nematodes *Guerrerostrongylus zetta* and *S. lanfrediae*. The rodents *B. breviceps* and *O. quaestor* did not share any helminths with other hosts. The helminth metacommunity showed a random pattern on both infracommunity and component community levels, indicating different responses by each helminth species to the environmental gradient.

6.1 Introdução

Os parasitos têm importantes papéis ecológicos nos ecossistemas porque afetam a aptidão ou “*fitness*” de seus hospedeiros, promovem mudanças em sua fisiologia e dinâmica populacional, regulam populações hospedeiras, mediam a competição e a predação, e influenciam a diversidade por meio de efeito cascata (POULIN, 2007b). A ocorrência e distribuição de parasitos em populações hospedeiras dependem de vários fatores que incluem atributos do hospedeiro e do parasito, tais como relações filogenéticas, comportamento do hospedeiro e suscetibilidade a parasitos (BROUAT et al., 2007; WOLINSKA; KING, 2009), bem como características do ambiente como sazonalidade e habitat (WOLINSKA; KING, 2009; SIMÕES et al., 2010; CASTRO et al., 2017).

Devido as suas características biológicas e ecológicas, roedores e helmintos são um bom modelo para estudos ecológicos de interações parasito-hospedeiro em diferentes ecossistemas (MALDONADO et al., 2006; CARDOSO et al., 2016; SIMÕES et al., 2016). Os roedores são o grupo mais diversificado de mamíferos (PATTON; PARDIÑAS; D’ELÍA, 2015), podem abrigar um grande número de parasitos e são reservatórios de várias zoonoses (HAN et al., 2015). Os helmintos podem apresentar altos índices de biomassa dentro de uma comunidade biológica (POULIN, 2007b), e podem ser utilizados como indicadores de mudanças ambientais (VIDAL-MARTÍNEZ; WUNDERLICH, 2017). Além disso, muitas espécies de helmintos têm ciclos de vida complexos, nos quais os roedores atuam como hospedeiros intermediários e / ou definitivos (CHASIRI et al., 2017).

Portanto, informações sobre a ocorrência, distribuição e estrutura da comunidade de parasitos são fundamentais para se entender a dinâmica dos ecossistemas, as interações parasito-hospedeiro e são essenciais para o conhecimento da biodiversidade. Além disso, estudos de ecologia de comunidade e análises de redes ajudam a descrever e avaliar os padrões de distribuição, abundância e interações entre as espécies. Esses padrões ocorrem em diferentes escalas espaciais, com comunidades locais interagindo e afetando umas às outras em escala regional (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010).

A abordagem de metacomunidade tem sido usada recentemente na ecologia para entender como as espécies estão distribuídas nas comunidades e como essas espécies respondem às mudanças ecológicas em diferentes escalas espaciais (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; DÜMMER; RISTAU; TRAUNSPURGER, 2016; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017). Uma metacomunidade é um conjunto de comunidades locais que potencialmente interagem por dispersão de espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). A aplicação da teoria da metacomunidade na ecologia parasitária auxilia na compreensão das interações parasito-hospedeiro tanto na escala de infracomunidade (indivíduos hospedeiros) quanto nas comunidades componentes (populações de uma espécie hospedeira) (DALLAS; PRESLEY, 2014).

As comunidades de helmintos de animais silvestres ainda são pouco compreendidas, dada a diversidade de espécies que este grupo apresenta e seus padrões distintos de especificidade e suscetibilidade dos hospedeiros (HUGOT; BAUJARD; MORAND, 2001; POULIN, 2007b). A maioria dos estudos sobre helmintos de roedores no Brasil relata helmintofaunas ou ocorrências de parasitos específicos (MALDONADO JUNIOR et al., 2010; PINTO et al., 2011; ARAUJO et al., 2014; WERK et al., 2016). Poucos estudos relataram a estrutura da comunidade de helmintos de pequenos mamíferos silvestres (MALDONADO et al., 2006; PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; SIMÕES et al., 2010, 2011). Além disso, estudos utilizando a abordagem de metacomunidade para esta interação são escassos (COSTA, 2017; COSTA-NETO et al., 2018).

O presente estudo faz parte de um projeto de pesquisa sobre biodiversidade e tem como objetivo investigar a fauna de diversos táxons em áreas da Mata Atlântica, incluindo aspectos

taxonômicos, evolutivos, ecológicos e parasitológicos. Aqui foi descrita a fauna de helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), estado do Rio de Janeiro, sudeste do Brasil. Adicionalmente, este estudo teve como objetivo compreender a estrutura das comunidades de helmintos em hospedeiros roedores. Considerando-se o gradiente ambiental na escala de infracomunidade sendo os indivíduos hospedeiros e na escala de comunidade componente sendo as espécies hospedeiras, foram testadas as seguintes hipóteses: 1) Espécies hospedeiras com maior similaridade biológica e ecológica tendem a compartilhar espécies de parasitos devido aos processos evolutivos envolvendo adaptação entre parasitos e hospedeiros; 2) A metacomunidade de helmintos é estruturada de forma não aleatória em ambas as escalas, pois espera-se uma maior similaridade de espécies de parasitos dentro de cada espécie hospedeira e um certo grau de similaridade entre espécies de hospedeiros mais relacionadas.

6.2 Material e Métodos

6.2.1 Área de estudo e coleta de roedores e helmintos

Roedores foram capturados no PARNASO que representa uma área de floresta preservada possuindo 20.024 ha. Este Parque é um dos mais importantes remanescentes de Floresta Atlântica no Brasil. A coleta foi realizada no município de Petrópolis que abrange 43% da área do PARNASO, o qual compreende também os municípios de Teresópolis, Magé e Guapimirim (ICMBIO, 2018). A área de estudo apresenta vegetação contínua, densa e ombrófila da Mata Atlântica. O clima desta região é tropical de altitude (Cwb), de acordo com a classificação de Köppen, com temperaturas amenas, verões chuvosos e uma estação seca entre junho e agosto (AYOADE, 1986). As armadilhas foram realizadas em três localidades do parque: Bonfim (22°27'36,2"S 43°05'37"W; 1074m de altura), Barragem do Caxambú (22 ° 30'20"S 43°06'47,5"W; 1117m de altura) e Uricanal (22°29'20,5"S 43°07'27,8"W; 1056m de altura) no final da primavera de 2014 (estação chuvosa) e inverno 2015 (estação seca).

As amostragens consistiram em 10 transectos lineares, cada uma com duração de 10 dias consecutivos. Seis desses transectos tiveram 15 pontos de captura com duas armadilhas no solo, uma armadilha da marca Tomahawk (40,64 cm x 12,70 cm x 12,70 cm) e uma armadilha da marca Sherman (7,62 cm x 9,53 cm x 30,48 cm), além de seis armadilhas adicionais no sub-bosque, sendo três de cada marca de forma intercalada. Estas armadilhas foram iscadas com uma mistura de manteiga de amendoim, banana, aveia e bacon. Quatro transectos tiveram 20 pontos de captura, com armadilhas de queda (*pitfall*) equidistantes em 10 m. Os roedores foram eutanasiados e necropsiados, e seus dados biônicos foram registrados (idade, sexo, atividade reprodutiva, massa corporal e medidas externas). Roedores foram identificados com base em suas características externas, morfologia craniana e análise citogenética (número diplóide).

Os animais foram capturados sob autorização do Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBIO, número de licença 45839-1). Todos os procedimentos seguiram as diretrizes de captura, manuseio e cuidado dos animais da Comissão de Ética no Uso de Animais da Fundação Oswaldo Cruz (número de licença CEUA LW - 39/14). Técnicas de biossegurança e equipamentos de segurança pessoal foram utilizados durante todos os procedimentos envolvendo manipulação de animais e amostragem biológica.

Os nematóides, trematódeos e cestóides foram recuperados dos pulmões, ductos biliares, estômago, intestino delgado, ceco, e cavidades torácica e abdominal, sendo posteriormente lavados em solução salina (NaCl 0,85%). Alguns dos espécimes foram fixados em AFA (ácido acético a 2%, formaldeído a 3% e etanol a 95%) e alguns foram armazenados em etanol a 70% para posterior análise molecular. Os nematóides foram diafanizados em lactofenol. Trematódeos e cestóides foram corados com carmim clorídrico. A identificação taxonômica desses parasitos foi realizada com base em TRAVASSOS (1937), YAMAGUTI (1961),

KHALIL; JONES; BRAY (1994), VICENTE et al. (1997), BRAY; GIBSON; JONES (2008). Espécimes-testemunhos de roedores foram depositados no Museu Nacional do Rio de Janeiro, Brasil. Espécimes-testemunhos de helmintos foram depositados na Coleção Helminológica do Instituto Oswaldo Cruz, no Rio de Janeiro, Brasil (números CHIOC 38556, 38557, 38558, 38559, 38560, 38561, 38562 e 38563).

6.2.2 Análise dos dados

Parâmetros parasitológicos foram calculados para cada espécie de helminto de acordo com BUSH et al. (1997) para infracomunidades (comunidades dentro de um hospedeiro individual) e comunidades componentes (comunidades incluindo toda a população hospedeira). A abundância média foi considerada como o número total de helmintos recuperados dividido pelo número de roedores examinados. A prevalência de cada espécie foi calculada como a proporção de roedores infectados para uma determinada espécie de helminto em relação ao número total de roedores analisados. Intervalos de confiança para a prevalência foram calculados baseados no desvio padrão considerando $\alpha = 95\%$. Os índices de importância das espécies de helmintos (cada comunidade componente) foram calculados de acordo com THUL; FORRESTER; ABERCROMBIE (1985), considerando-se o número de hospedeiros infectados e a abundância total de cada espécie de helminto. Cada espécie de helmintos foi classificada na comunidade como espécie dominante ($I \geq 1,0$), representando as espécies mais abundantes e prevalentes na comunidade, co-dominante ($0,01 \leq I < 1,0$), as quais contribuem significativamente para a comunidade, porém em um menor grau que as espécies dominantes, e subordinada ($0 < I < 0,01$), as quais ocorrem com menor frequência.

A análise de rede ecológica foi realizada para verificar as interações entre as espécies de hospedeiros e de helmintos. A análise foi baseada em uma matriz de presença e ausência de cada espécie de helminto em cada hospedeiro. Uma rede bipartida foi construída entre espécies de roedores e espécies de helmintos, indicando a conexão entre estes organismos (POULIN, 2010).

A estrutura da metacomunidade dos helmintos encontrados nos roedores sigmodontíneos foi investigada no nível de infracomunidade, considerando-se cada hospedeiro como um sítio e também no nível da comunidade componente, considerando-se cada espécie hospedeira como um sítio. De acordo com esta análise, sítios sem ocorrência de espécies não devem ser incluídos na matriz de incidência de espécies (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002). Os três elementos da estrutura de metacomunidade (EEM) (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) foram avaliados de acordo com o método descrito por LEIBOLD; MIKKELSON (2002) e PRESLEY; HIGGINS; WILLIG (2010). O elemento “coerência” testa se as espécies respondem ao mesmo gradiente ambiental, quantificando o número de ausências embutidas (ausências localizadas entre duas ocorrências de espécies) numa matriz de incidência de espécies ordenada por Média Recíproca. Quando o elemento “coerência” é estatisticamente significativo, os demais elementos também são avaliados. O elemento “substituição de espécies” determina se os processos que estruturam a diversidade levam à substituição ou perda de espécies ao longo do gradiente, e é calculado pelo número de substituições de espécies na matriz de incidência. A “coincidência de limites” é o terceiro elemento e quantifica a sobreposição dos limites de distribuição de espécies no gradiente ambiental, que pode ser agregada (quando o índice é maior que 1), hiperdispersa (quando o índice é menor que 1) ou aleatória, quando o resultado não é estatisticamente significativo (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017).

A análise de rede foi realizada no software RStudio versão 1.0.136 utilizando-se o pacote *bipartite* (DORMANN; GRUBER; FRÜND, 2008). A matriz de interação parasito-hospedeiro foi visualizada utilizando-se a função "plotweb". A análise da estrutura de

metacomunidade foi realizada no software Matlab R2018a (MathWorks) utilizando-se o Script EEM (HIGGINS, 2008). O nível de significância adotado foi de 5% em todas as análises.

6.3 Resultados

Oito espécies de roedores sigmodontíneos foram infectadas com helmintos: *Abrawayaomys ruschii* Cunha & Cruz, 1979 (n=2), *Akodon montensis* Thomas, 1913 (n=62), *Blarinomys breviceps* (Winge, 1887) (n=4), *Delomys dorsalis* (Hensel, 1872) (n=8), *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837) (n=2), *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (n=43), *Oxymycterus quaestor* Thomas, 1903 (n=4) e *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829) (n=4) (Rodentia: Cricetidae) (Tabela 7). A espécie de hospedeiro que apresentou a maior riqueza total de espécies de helmintos foi *A. montensis*. No entanto, *O. flavescens* e *T. nigrita* apresentaram a maior riqueza média de espécies de helmintos (Tabela 7).

Akodon montensis foi encontrado infectado por seis espécies de helmintos: os nematoides *Protospirura numidica criceticola* (Quentin, Karimi e Rodrigues De Almeida, 1968), *Stilestrongylus aculeata* (Travassos, 1918), *Stilestrongylus eta* (Travassos, 1937) e *Trichofreitasia lenti* Sutton e Durette-Desset 1991, o trematódeo *Canaania obesa* (Travassos, 1944), e o cestóide *Rodentolepis akodontis* (Rêgo, 1967). A espécie mais prevalente e abundante neste roedor foi *S. aculeata* (Tabelas 7 e 8). *Delomys dorsalis* foi parasitado apenas por duas espécies de helmintos: o nematoide *Alippistrongylus* sp. e *Rodentolepis akodontis*, ambos mostrando valores intermediários de prevalência e baixa abundância (Tabelas 7 e 8). Três espécies de nematoides ocorreram em *T. nigrita*: *P. n. criceticola*, *Pterygodermatites* sp. e *Stilestrongylus* sp. *Oligoryzomys nigripes* e *O. flavescens* apresentaram duas espécies de helmintos com alta prevalência: os nematoides *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) Sutton e Durette-Desset, 1991 e *Stilestrongylus lanfrediae* Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva e Maldonado Jr., 2009, sendo este o que apresentou maior abundância nestes hospedeiros (Tabelas 7 e 8).

Abrawayaomys ruschii, *O. quaestor* e *B. breviceps* apresentaram a menor riqueza de helmintos, com apenas uma espécie em cada comunidade componente: *S. aculeata*, *Litomosoides* sp. e um cestóide, respectivamente, todos eles com apenas um espécime infectado (Tabelas 7 e 8).

Alguns helmintos não foram identificados ao nível de espécie. O espécime do gênero *Pterygodermatites* não foi identificado a nível específico devido a ocorrência de apenas uma fêmea na amostra. Para o gênero *Alippistrongylus* e *Stilestrongylus*, foram recuperados poucos espécimes machos. O único espécime de cestóide recuperado de *B. breviceps* não estava bem preservado.

Tabela 7. Prevalência (%) com intervalos de confiança de 95% e riqueza média de espécies de helmintos recuperados de roedores silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Abaixo das espécies de mamíferos encontra-se o número total de hospedeiros capturados e o número de hospedeiros infectados entre parênteses.

Espécies de helmintos	<i>A. ruschii</i>	<i>A. montensis</i>	<i>B. breviceps</i>	<i>D. dorsalis</i>	<i>O. flavescens</i>	<i>O. nigripes</i>	<i>O. quaestor</i>	<i>T. nigrita</i>
	2(1)	62(19)	4(1)	8(2)	2(2)	43(23)	4(1)	4(2)
Riqueza média	0,5	0,45	0,25	0,25	1,5	0,69	0,25	1
<i>Alippistrongylus</i> sp.	-	-	-	12,5 (10,1-14,8)	-	-	-	-
<i>G. zetta</i>	-	-	-	-	50 (46,8-53,1)	20,9 (17,3-24,5)	-	-
<i>Litomosoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	25 (0-87,7)	-
<i>P. n. criceticola</i>	-	4,8 (1-13,5)	-	-	-	-	-	50 (39,6-60,3)
<i>Pterygodermatites</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	25 (21,8-28,1)
<i>S. aculeata</i>	50 (40,5-59,4)	17,7 (9,2-29,5)	-	-	-	-	-	-
<i>S. eta</i>	-	6,5 (1,8-15,7)	-	-	-	-	-	-
<i>S. lanfrediae</i>	-	-	-	-	100 (71-128,2)	48,8 (15,1-82,5)	-	-
<i>Stilestrongylus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	25 (23,4-26,5)
<i>T. lenti</i>	-	4,8 (1-13,5)	-	-	-	-	-	-
<i>R. akodontis</i>	-	6,5 (1,8-15,7)	-	12,5 (11,7-13,2)	-	-	-	-
Cestoda	-	-	25 (23,4-26,5)	-	-	-	-	-
<i>C. obesa</i>	-	4,8 (1-1,35)	-	-	-	-	-	-

Tabela 8. Abundância média e desvio padrão de espécies de helmintos recuperados de roedores silvestres no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Abaixo das espécies de mamíferos encontra-se o número total de hospedeiros capturados e o número de hospedeiros infectados entre parênteses.

Espécies de helmintos	<i>A. ruschii</i>	<i>A. montensis</i>	<i>B. breviceps</i>	<i>D. dorsalis</i>	<i>O. flavescens</i>	<i>O. nigripes</i>	<i>O. quaestor</i>	<i>T. nigrita</i>
	2(1)	62(19)	4(1)	8(2)	2(2)	43(23)	4(1)	4(2)
<i>Alippistrongylus</i> sp.	-	-	-	0,37±1,06	-	-	-	-
<i>G. zetta</i>	-	-	-	-	0,50±0,57	1,16±3,77	-	-
<i>Litomosoides</i> sp.	-	-	-	-	-	-	10,00±20,00	-
<i>P. n. criceticola</i>	-	0,06±0,30	-	-	-	-	-	2,25±3,30
<i>Pterygodermatites</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	0,5±10
<i>S. aculeata</i>	1,5±2,12	8,27±33,97	-	-	-	-	-	-
<i>S. eta</i>	-	2,19±14,47	-	-	-	-	-	-
<i>S. lanfrediae</i>	-	-	-	-	13,5±6,36	19,41±35,21	-	-
<i>Stilestrongylus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	0,25±0,50
<i>T. lenti</i>	-	0,04±0,21	-	-	-	-	-	-
<i>R. akodontis</i>	-	0,11±0,48	-	0,12±0,35	-	-	-	-
Cestoda	-	-	0,25±0,50	-	-	-	-	-
<i>C. obesa</i>	-	0,25±1,41	-	-	-	-	-	-

6.3.1 Estrutura da comunidade de helmintos

Apenas os nematoides *P. n. criceticola* e *T. lenti*, o cestóide *R. akodontis* e o trematódeo *C. obesa*, recuperados de *A. montensis*, foram co-dominantes no estudo. Todas as demais espécies de helmintos, incluindo aquelas nas comunidades componentes que apresentaram apenas uma espécie, sendo elas as de *A. ruschii*, *B. breviceps* e *O. quaestor*, foram consideradas dominantes (Tabela 9).

Tabela 9. Índices de importância para os helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Espécies de hospedeiros e helmintos	Índices de Importância	Classificação
<i>Akodon montensis</i>		
<i>Canaania obesa</i>	0,76	Co-dominante
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	0,19	Co-dominante
<i>Rodentolepis akodontis</i>	0,44	Co-dominante
<i>Stilestrongylus aculeata</i>	89,79	Dominante
<i>Stilestrongylus eta</i>	8,65	Dominante
<i>Trichofreitasia lenti</i>	0,14	Co-dominante
<i>Delomys dorsalis</i>		
<i>Alippistrongylus</i> sp.	75,00	Dominante
<i>Rodentolepis akodontis</i>	25,00	Dominante
<i>Oligoryzomys nigripes</i>		
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	2,50	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	97,49	Dominante
<i>Oligoryzomys flavescens</i>		
<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	1,81	Dominante
<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	98,18	Dominante
<i>Thaptomys nigrita</i>		
<i>Stilestrongylus</i> sp.	4,76	Dominante
<i>Protospirura numidica criceticola</i>	85,71	Dominante
<i>Pterygodermatites</i> sp.	9,52	Dominante

A análise de rede parasito-hospedeiro mostrou poucas interações entre as espécies de roedores quanto à metacomunidade de helmintos (Figura 26). *Akodon montensis* compartilhou três espécies de helmintos com outros hospedeiros: *S. aculeata* com *A. ruschii*, *R. akodontis* com *D. dorsalis* e *P. n. criceticola* com *T. nigrita* (Figura 26). *Oligoryzomys nigripes* e *O. flavescens* compartilharam entre si as duas espécies de helmintos encontradas: *G. zetta* e *S. lanfrediae* (Figura 26). *Blarinomys breviceps* e *O. quaestor* não compartilharam helmintos com outros hospedeiros (Figura 26).

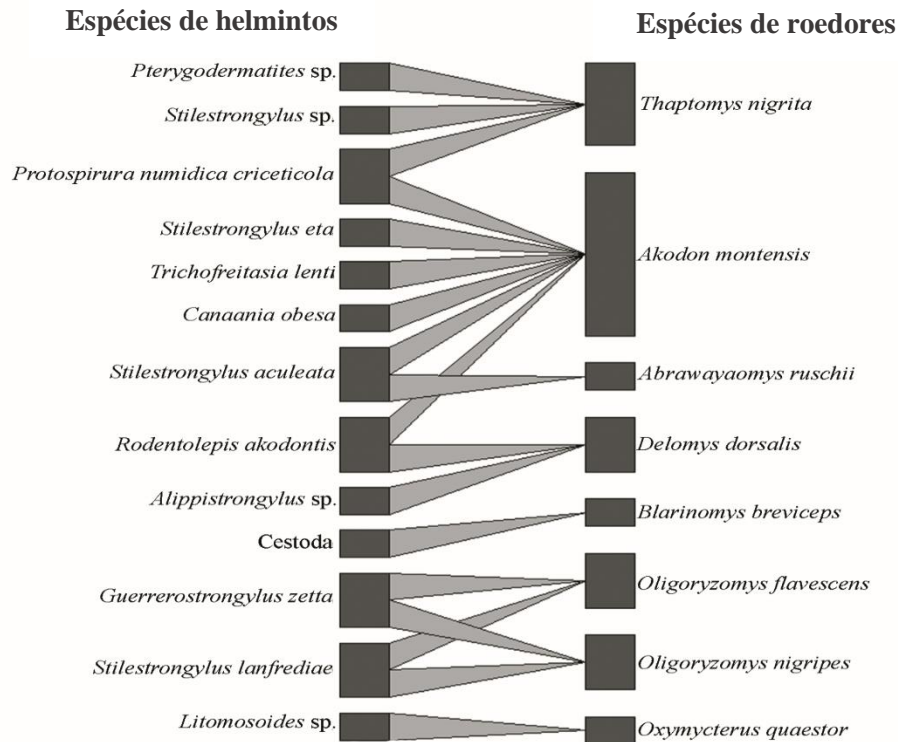


Figura 26. Análise de rede bipartida ilustrando a interação roedor-helminto no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

A estrutura da metacomunidade de helmintos foi aleatória em ambos os níveis (sem coerência estatisticamente significativa), considerando-se as infracomunidades (Ausências embutidas = 71, $p = 0,27$, média = 155,75, desvio padrão = 77,23) ou comunidade componente (Ausências embutidas = 12, $p = 0,71$, média = 9,83, desvio padrão = 5,97), de acordo com a análise de EEM. Esse padrão é caracterizado por respostas independentes de cada espécie ao gradiente ambiental, isto é, as espécies de helmintos se distribuem independentemente umas das outras. A Figura 27 mostra a ocorrência de cada espécie de helminto em cada espécime de roedor, representando as infracomunidades (A), e em cada espécie de roedor, representando as comunidades componentes (B), indicando que as espécies de helmintos estão distribuídas aleatoriamente ao longo de ambos os gradientes.

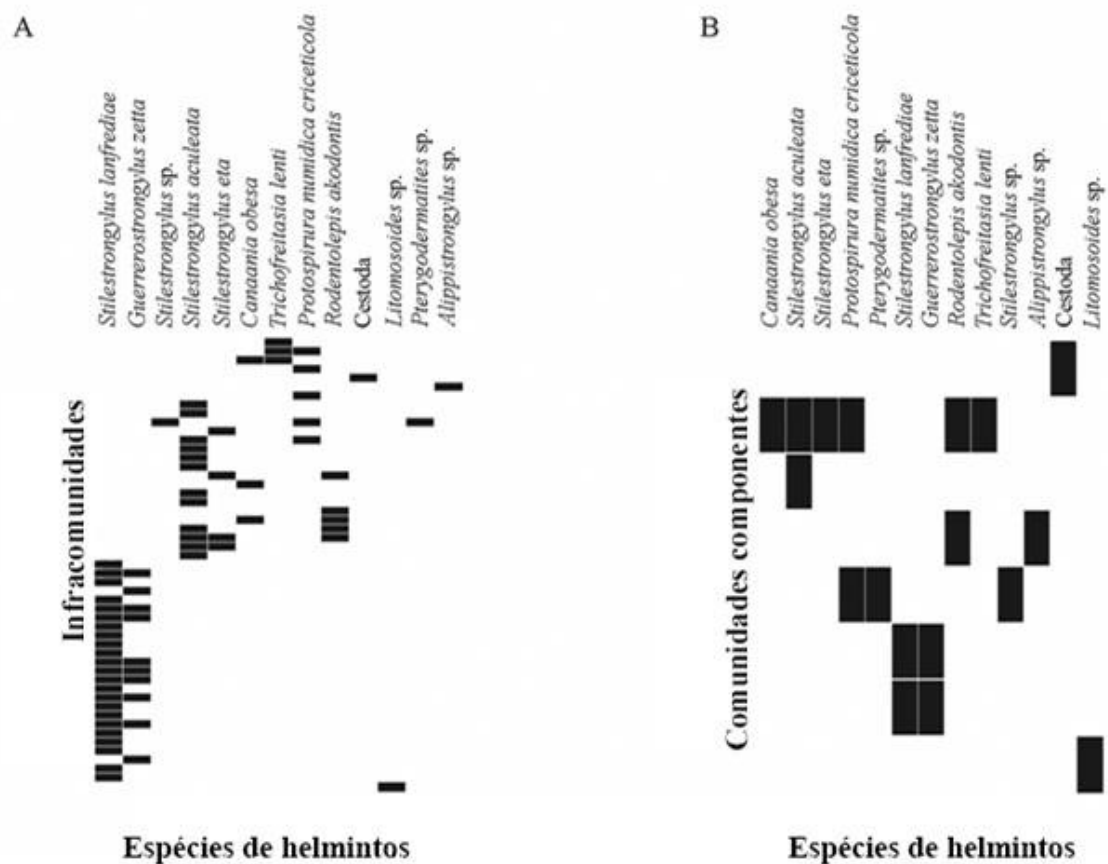


Figura 27. Matrizes ordenadas para as metacomunidades de helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil: A) infracomunidades e B) comunidades componentes.

6.4 Discussão

6.4.1 Fauna de helmintos dos roedores

A maior riqueza total de espécies de helmintos em *A. montensis* (seis) em comparação com outros roedores corrobora os resultados de outros estudos que também encontraram maior riqueza neste hospedeiro (PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; PANISSE et al., 2017). No entanto, a riqueza total de espécies de helmintos encontrada para esse roedor foi menor que a relatada nestes estudos; PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER (2008) observaram sete morfotipos neste hospedeiro no estado de São Paulo, Brasil; PANISSE et al. (2017) relataram oito espécies de helmintos para este roedor na Província de Misiones, na Argentina. Em estudo anterior realizado em uma localidade diferente no PARNASO (Teresópolis) e em fragmentos florestais em seu entorno, SIMÕES et al. (2011) relataram doze espécies de helmintos em *A. montensis*, considerando 13 localidades. Apesar disso, foi observada maior riqueza média de espécies de helmintos para *O. flavescens* e *T. nigrita*, indicando maior suscetibilidade de suas infracomunidades à infecção e refletindo co-ocorrência entre suas espécies de helmintos.

Considerando-se a fauna de helmintos de *A. montensis*, todas as espécies de helmintos encontradas no presente estudo foram previamente relatadas (MALDONADO JUNIOR et al., 2010; SIMÕES et al., 2011; PANISSE et al., 2017). Outros gêneros e espécies já registrados

para este hospedeiro incluem *Angiostrongylus lenzii*, *S. lanfrediae*, *Syphacia carlitosi*, *Litomosoides silvai*, *Trichuris* sp., *Echinostoma luisreyi* no Brasil (SIMÕES et al., 2011; GRESSLER et al., 2017), *Eucoleus* sp., *Platynosomoides* sp., *Tapironema coronatum* e *Trichuris navonae* na Argentina (ROBLES, 2011; PANISSE et al., 2017).

As espécies *S. lanfrediae* e *G. zetta* já foram registradas em *O. nigripes* (SOUZA et al., 2009; SIMÕES et al., 2011; WERK et al., 2016; PANISSE et al., 2017). Outras espécies de helmintos relatadas para este hospedeiro são *Avellaria* sp., *S. aculeata*, *S. eta*, *S. lanfrediae*, *Syphacia kinsellai*, *T. lenti*, *Litomosoides odilae*, *C. obesa*, *Cysticercus faciolaris*, *Railletina* sp. e *R. akodontis* no PARNASO e em áreas fragmentadas no seu entorno (SIMÕES et al., 2011), *Echinoparyphium scapteromae*, *Litomosoides bonaerensis*, *Litomosoides navonae*, *Stilestrongylus flavescens*, *Hassalstrongylus epsilon* e *T. coronatum* na Argentina (NAVONE et al., 2009; PANISSE et al., 2017) e *Trichuris travassosi* no estado do Rio Grande do Sul, Brasil (GOMES et al., 1992).

Da mesma forma, *O. flavescens* foi infectado apenas por *S. lanfrediae* e *G. zetta*. Este é um novo achado para este hospedeiro. SUTTON; LUNASCHI (1990) relataram a ocorrência de *Urotrema scabridum* em *O. flavescens* (sin. *Oryzomys flavescens*) no Uruguai. SUTTON; DURETTE-DESSET (1991) registraram *T. lenti* e *Stilestrongylus oryzomisi* na Argentina e *Guerrerostrongylus uruguayensis* e *S. flavescens* no Uruguai nesta espécie hospedeira. NAVONE et al. (2009) relataram neste roedor a ocorrência de *E. scapteromae*, *L. bonaerensis*, *P. n. criceticola*, *S. flavescens*, *Syphacia* sp. e *Stilestrongylus* sp. na Argentina.

Litomosoides sp. foi o único helminto a infectar o roedor semifossorial *O. quaestor*. Espécies do gênero *Litomosoides* foram previamente relatadas em roedores do gênero *Oxymycterus*: *L. legerae* foi registrado em *O. quaestor* em Teresópolis, Brasil (BAIN; PETIT; BERTEAUX, 1980), *Litomosoides oxymycteri* foi observado em *Oxymycterus rufus* (NOTARNICOLA; BAIN; NAVONE, 2000; NAVONE et al., 2009) e *Litomosoides anguyai* em *Oxymycterus misionalis* (NOTARNICOLA; BAIN; NAVONE, 2002), ambos na Argentina. *Litomosoides nasuti* foi registrado em *Oxymycterus nasutus* no Uruguai (NOTARNICOLA; NAVONE, 2009). Além dessas espécies de helmintos, NAVONE et al. (2009) também observaram *E. scapteromae*, *Levinseniella (Monarrhenos) cruzi*, *Zoonorchis oxymycterae*, *Rodentolepis* sp., *Pseudocapillaria* sp., *Nematomystes rodentiphilus* e *Suttonema* sp. em *O. rufus* na Argentina. JIMÉNEZ-RUIZ; GARDNER (2003) registraram três espécies de nematoides infectando *Oxymycterus paramensis* na Bolívia, *Caroloxyluris boliviensis*, *N. rodentiphilus* e *P. n. criceticola*.

A fauna de helmintos de *T. nigrita* foi descrita anteriormente por PANISSE et al. (2017). Esses autores relataram a ocorrência de uma nova espécie do gênero *Stilestrongylus* na Argentina. No presente estudo, o único espécime de *Stilestrongylus* encontrado em *T. nigrita* parece ser a mesma espécie encontrada por PANISSE et al. (2017) com base na característica morfológica observada. No entanto, os autores não forneceram mais informações. Os nematoides *T. navonae* e *Syphacia alata* foram também relatados neste roedor na Argentina (ROBLES, 2010; ROBLES; NAVONE, 2014; PANISSE et al., 2017).

A fauna de helmintos de *D. dorsalis* é ainda pouco conhecida. O estudo conduzido por DIGIANI; KINSELLA (2014) descreveu um novo gênero e espécie de helminto neste roedor, o nematoide *Alippistrongylus bicaudatus*. No presente estudo, os espécimes encontrados em *D. dorsalis* apresentaram as mesmas características diagnósticas do gênero *Alippistrongylus* (DIGIANI; KINSELLA, 2014).

Os demais hospedeiros capturados, *A. ruschii* e *B. breviceps*, apresentaram abundância reduzida e são considerados raros em inventários de pequenos mamíferos quando comparados a outros roedores como *A. montensis* (PEREIRA et al., 2008; CERBONCINI et al., 2014; MACHADO et al., 2016). Assim, para essas espécies, não existem registros de infecção por helmintos publicados na literatura. Portanto, a ocorrência de *S. aculeata* em *A. ruschii*

representa um novo hospedeiro para este helminto.

6.4.2 Estrutura da comunidade de helmintos

Entre as espécies de helmintos dominantes com os maiores valores de importância, duas pertencem ao gênero *Stilestrongylus*, sendo *S. aculeata* em *A. montensis* e *S. lanfrediae* em *O. flavescens* e *O. nigripes*. Espécies do gênero *Stilestrongylus* são comuns entre roedores, já que das 23 espécies neste gênero, 21 foram relatadas infectando roedores das famílias Cricetidae, Muridae e Echimyidae (BOULLOSA et al., 2018). O fato das espécies *P. n. criceticola* e *R. akodontis* terem sido dominantes em seus respectivos hospedeiros, *T. nigrita* e *D. dorsalis*, e co-dominantes em *A. montensis* pode ser devido à menor riqueza de espécies de helmintos nos hospedeiros anteriores. De fato, os parasitos podem apresentar maior abundância em infracomunidades com poucas espécies de helmintos quando comparados a infracomunidades ricas em espécies (POULIN, 1997b, 2007b). Estas últimas, por sua vez, podem apresentar saturação de espécies ou interações negativas entre os parasitos, como competição por exemplo, o que pode ter reduzido a carga parasitária de cada espécie de helminto nos hospedeiros (POULIN, 1997b; MORAND et al., 1999).

As redes ecológicas representam uma ferramenta útil para aprofundar nossa compreensão sobre as diversas interações parasito-hospedeiro (POULIN, 2010; DALLAS; PARK; DRAKE, 2017). Elas podem ser usadas para identificar potenciais rotas de transmissão de parasitos entre hospedeiros, espécies-chave em uma comunidade (POULIN, 2010; BELLAY et al., 2015; CHAISIRI et al., 2017) e também para investigar especificidade parasito-hospedeiro e as consequências de perdas de espécies (BELLAY et al., 2015). No presente estudo, a análise de rede bipartida das interações entre roedores e helmintos sugere que *A. montensis* atue como uma espécie-chave na comunidade de roedores compartilhando parasitos com outras espécies. O compartilhamento de parasitos é mais provável de ocorrer entre espécies hospedeiras biologicamente, ecologicamente ou filogeneticamente relacionadas (DALLAS; PRESLEY, 2014; BELLAY et al., 2015).

Akodon montensis, pertencente à tribo Akodontini (LEITE et al., 2014), é uma espécie terrestre e oportunista em relação à ocupação do habitat (MELO et al., 2013; CARDOSO et al., 2016), e insetívora (PAGLIA et al., 2012). *Thaptomys nigrita* e *D. dorsalis*, que compartilharam espécies de helmintos com *A. montensis*, também têm hábitos terrestres. O primeiro também pertence à tribo Akodontini (LEITE et al., 2014) e possui dieta insetívora / onívora (PAGLIA et al., 2012), enquanto *D. dorsalis* é uma espécie frugívora / granívora (PAGLIA et al., 2012) e, embora seja considerada *incertae sedis* (VILELA et al., 2014), é também um roedor sigmodontíneo. Essas similaridades ecológicas permitem que esses roedores explorem recursos no ambiente em um padrão semelhante ao de *A. montensis*, o que pode ter facilitado a infecção pela mesma espécie de helminto. Embora *A. ruschii* tenha um hábito semifossorial (PAGLIA et al., 2012), a única espécie de helminto encontrada neste roedor, *S. aculeata*, que também estava presente em *A. montensis*, apresenta um ciclo de vida direto. Ovos de helmintos são encontrados no solo (URQUHART et al., 1998), o que favorece a infecção de ambas as espécies hospedeiras. *Oligoryzomys nigripes* e *O. flavescens*, que compartilharam helmintos apenas entre si, são ambos da tribo Oryzomyini (VILELA et al., 2014) e as únicas espécies escansoriais da comunidade hospedeira estudada (PAGLIA et al., 2012).

Metacomunidades formadas por parasitos podem responder coerentemente ao gradiente ambiental se os hospedeiros apresentarem condições similares adequadas à infecção, dentro e entre as espécies hospedeiras, promovendo o estabelecimento, desenvolvimento e reprodução das populações de parasitos. Os padrões aleatórios observados para as infracomunidades e comunidades componentes dos helmintos indicam que as distribuições de espécies estão associadas a diferentes gradientes, o que pode estar relacionado à ocorrência de

espécies de helmintos com diferentes exigências ambientais e heterogeneidade do habitat (DALLAS; PRESLEY, 2014; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). O baixo número de espécies de helmintos compartilhadas entre os hospedeiros e a presença de parasitos com diferentes ciclos de vida (diretos e indiretos) sustentam o padrão aleatório encontrado neste estudo. No entanto, deve-se também levar em conta que quando os hospedeiros têm pouca riqueza de espécies de helmintos e o número de hospedeiros examinados (número de sítios) é limitado, como no presente estudo, o padrão aleatório é provável de ocorrer.

O presente trabalho é um novo estudo de estrutura de metacomunidade de helmintos de roedores sigmodontíneos no Brasil. Este é o primeiro registro de uma análise de rede bipartida para roedores brasileiros e sua helmintofauna. A primeira hipótese foi aceita, pois espécies de roedores com maior similaridade biológica e ecológica compartilharam mais espécies de helmintos entre si, tais como *A. montensis* com *T. nigrita*, *A. ruschii* e *D. dorsalis*, e *O. nigripes* com *O. flavescens*. O resultado encontrado para a estrutura da metacomunidade de helmintos de roedores sigmodontíneos contradizem em parte a segunda hipótese, pois foram observadas estruturas aleatórias com diferentes respostas das espécies ao gradiente ambiental (hospedeiros) em ambas escalas analisadas. É provável que o número reduzido de espécies de helmintos compartilhados entre os hospedeiros tenha resultado no padrão aleatório das metacomunidades estudadas, dado que diferenças locais na composição de espécies de helmintos entre hospedeiros podem fornecer respostas diferentes ao gradiente ambiental.

7 CAPÍTULO III

ESTRUTURA DA METACOMUNIDADE DE HELMINTOS DE PEQUENOS MAMÍFEROS SILVESTRES EM UMA ÁREA PRESERVADA DA FLORESTA ATLÂNTICA, SUDESTE DO BRASIL

RESUMO

Parasitas representam um grupo de organismos amplamente distribuído no mundo. Estudos de ecologia de comunidades de parasitos têm contribuído para a compreensão destes organismos para a biodiversidade de uma dada área, considerando diferentes escalas espaciais. O presente estudo buscou compreender o padrão de estruturação das metacomunidades de pequenos mamíferos silvestres (roedores e marsupiais) e de seus helmintos parasitos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, uma reserva de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Além disso, foi investigada a influência de gradientes ambientais e espaciais na composição das espécies de helmintos dos pequenos mamíferos. Os pequenos mamíferos foram coletados em armadilhas das marcas Sherman e Tomahawk e os helmintos foram coletados de todos os espécimes de pequenos mamíferos capturados. Em cada estação de captura foram medidas variáveis de habitat, representando o gradiente ambiental, e as coordenadas geográficas foram utilizadas para gerar os vetores de um gradiente espacial. As metacomunidades foram avaliadas utilizando os Elementos de Estrutura de Metacomunidade, separadamente para pequenos mamíferos e seus helmintos, de modo a comparar estes dois subgrupos taxonômicos. Para os helmintos foram avaliadas as escalas de infracomunidade, considerando-se cada hospedeiro individual como um sítio, e comunidade componente, considerando-se cada espécie hospedeira como um sítio. Sete espécies de pequenos mamíferos, sendo cinco roedores e dois marsupiais, apresentaram infecção por parasitos, sendo recuperadas ao todo 17 espécies de helmintos. Apenas a metacomunidade de helmintos recuperados de infracomunidades de roedores e marsupiais apresentou um padrão de estruturação não aleatório, sendo registrado um padrão quase-Gleasoniano indicando respostas específicas das espécies ao gradiente ambiental, porém semelhantes ao longo de uma escala espacial regional. Variáveis ambientais e espaciais, especialmente estruturadas, influenciaram a composição de espécies de helmintos desta metacomunidade, indicando variações na composição de espécies ao longo de um gradiente em função das variáveis cursos d'água e sub-bosque esparsos de 5 a 10 metros. Todavia, o gradiente espacial e o ambiental explicaram apenas 9,8% da variação na composição das espécies. Estes resultados sugerem, que além destes fatores analisados, outros fatores, tais como aqueles intrínsecos aos hospedeiros (resposta imune, massa corporal, similaridade filogenética), sejam responsáveis pela maior parte de variação não explicada na composição de espécies de helmintos.

ABSTRACT

Parasites represent a group of widely distributed in the world. Ecology studies of parasite community have contributed to the understanding of these organisms for the biodiversity of an area, considering the different spatial scales. The present study aimed to investigate the metacommunities structure of small wild mammals (rodents and marsupials) and their parasitic helminths in Serra dos Órgãos National Park, an Atlantic Forest reserve in the state of Rio de Janeiro, Brazil. In addition, the influence of environmental and spatial gradients on the composition of helminth species of small mammals was evaluated. Small mammals were collected in Sherman e Tomahawk traps, and helminths were collected from all specimens of small mammals captured. At each capture station were variable habitat measures, representing the environmental gradient, and as geographical coordinates were used to generate the vectors of a spatial gradient. Metacommunities were evaluated using the Elements of Metacommunity Structure, separately for small mammals and their helminths, in order to compare these two taxonomic subgroups. To the helminths were evaluated the scales of infracommunity, considering each individual host as a site, and component community, considering every host species as a site. Seven species of small mammals, being five rodents and two marsupials, were infected by parasites, being recovered 17 helminth species in total. Only a metacommunity of helminths recovered from rodent and marsupial infracommunities presented a non-random pattern, with a quasi-Gleasonian structure indicating specific responses of the helminth species to the environmental gradient, but similar along a regional spatial scale. Environmental and spatial variables influenced the composition of species of this metacommunity, indicating variations in the species composition along a gradient as a function of the watercourses and sparse understorey of 5 to 10 meters. However, the environmental and spatial gradients show only 9.8% of the variations in species composition. The results suggest, that besides these analysed factors, others factors, such as those intrinsic to the hosts (body mass, phylogenetic similarity, immune response), are responsible for most of the unexplained variation in the composition of helminth species of the metacommunity studied.

7.1 Introdução

A contínua expansão da população humana para novos territórios tem provocado inúmeras consequências para os ecossistemas terrestres, tais como degradação ambiental e sua homogeneização pela inserção de representantes não nativos da fauna e da flora, além de dispersão de patógenos zoonóticos através de interações entre o homem, animais domésticos e a fauna silvestre (VITOUSEK, 1997; DASZAK; CUNNINGHAM; HYATT, 2000). De fato, muitas doenças infecciosas que acometem o homem resultam da exposição a patógenos zoonóticos, o que tem aumentado o interesse sobre a importância dos parasitos (DASZAK; CUNNINGHAM; HYATT, 2000; MILLS, 2006), de modo a compreender o papel desses organismos na saúde de seus hospedeiros e na transmissão de doenças (POULIN; MORAND, 2004; THOMAS; BONSALE; DOBSON, 2005).

A ocorrência e distribuição dos parasitos estão diretamente associadas com a distribuição de seus hospedeiros; contudo sabe-se que características do habitat também podem influenciar organismos parasitários em um dado ambiente (BEHNKE et al., 1999; CARDOSO et al., 2016). Variações na escala espacial e nas características da paisagem representam componentes capazes de promover ou limitar relações parasito-hospedeiro ao longo de um determinado gradiente ambiental (RICHGELS; HOVERMAN; JOHNSON, 2013; HEINO et al., 2017). O estudo de populações e comunidades de parasitos é importante para a compreensão de vários processos ecológicos locais e regionais, considerando-se infracomunidades (comunidades dentro de um indivíduo hospedeiro) e comunidades componentes (comunidades incluindo toda a população hospedeira) (POULIN, 2007b). Desta forma, ferramentas recentes, como a análise de estrutura de metacomunidades, permitem compreender como ocorrem as respostas dos organismos às alterações ecológicas em diferentes escalas espaciais (WINEGARDNER et al., 2012).

Metacomunidades representam comunidades locais potencialmente ligadas por interações entre suas espécies (LEIBOLD et al., 2004), podendo ser definidas não somente pela diversidade de espécies em cada comunidade, mas também por fatores externos relacionados à distribuição e a composição das espécies (FERNANDES et al., 2014; DALLAS; PRESLEY, 2014). Do ponto de vista dos parasitos, cada hospedeiro representa uma comunidade que pode se locomover e interagir com outras comunidades no ambiente (DALLAS; PRESLEY, 2014). Neste caso, preditores ambientais e espaciais, bem como fatores relacionados aos próprios hospedeiros, podem ser determinantes para a maior ou menor similaridade na composição de espécies de parasitos entre as comunidades que formam uma dada metacomunidade (RICHGELS; HOVERMAN; JOHNSON, 2013; DALLAS; PRESLEY, 2014; HEINO et al., 2017). Duas abordagens podem ser utilizadas para o estudo de metacomunidades (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017). A abordagem mecanística baseia-se no estudo de mecanismos que conduzem a diversidade de espécies (LEIBOLD et al., 2004; COTTENIE, 2005). A abordagem padrão estuda o padrão de distribuição das espécies com base na avaliação de três elementos de estrutura de metacomunidades: coerência, quando as espécies respondem ao mesmo gradiente ambiental; substituição de espécies, que determina se a diversidade é conduzida por perda ou substituição de espécies e; coincidência de limites, que investiga a sobreposição dos limites de distribuição das espécies ao longo da metacomunidade estudada (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010).

Pequenos mamíferos, como os roedores e os marsupiais, constituem um grupo com elevada abundância e ampla distribuição ao longo de diversas regiões do mundo (GARDNER, 2008; PATTON; PARDIÑAS; D'ELÍA, 2015). A importância ecológica deste grupo está relacionada à dinâmica de florestas Neotropicais, ao contribuírem para a dispersão de sementes, atuarem como predadores de insetos e outros pequenos vertebrados (PARDINI; UMETSU,

2006), e por serem bons indicadores da qualidade ambiental (EPSTEIN; DOBSON; VANDERMEER, 1997). Além disso, pequenos mamíferos são apontados como alguns dos maiores causadores de zoonoses em diversas regiões do mundo (HAN; KRAMER; DRAKE, 2016).

Dentre os parasitos, helmintos formam um grupo bastante diversificado e infectam inúmeros hospedeiros no mundo incluindo seres humanos, animais silvestres e domésticos (HAN; KRAMER; DRAKE, 2016). Além disso, assim como para os pequenos mamíferos, estes parasitos também são utilizados como indicadores de alteração ambiental em distintos ecossistemas (VIDAL-MARTÍNEZ; WUNDERLICH, 2017), de modo que mudanças ambientais podem alterar os parâmetros parasitológicos dos helmintos, resultando em efeitos deletérios para as populações de hospedeiros (BUSH et al., 2001). Interações ecológicas entre pequenos mamíferos e helmintos têm sido o foco de diversos estudos, bem como a compreensão de fatores associados com a estruturação das comunidades parasitárias e a biodiversidade destes organismos em distintos ambientes (PÜTTKER; MEYER-LUCHT; SOMMER, 2008; SIMÕES et al., 2010; BONFIM, 2013; DALLAS; PRESLEY, 2014; CARDOSO et al., 2016; CASTRO et al., 2017).

O presente estudo fez parte de um projeto de pesquisa sobre biodiversidade que teve como objetivo investigar a fauna de diversos táxons em áreas da Mata Atlântica, incluindo aspectos taxonômicos, evolutivos, ecológicos e parasitológicos, incluindo a descrição da fauna de helmintos de pequenos mamíferos. Os objetivos deste capítulo foram investigar os padrões de estrutura de metacomunidade de roedores e marsupiais, bem como de seus helmintos, no Parque Nacional da Serra dos Órgãos (PARNASO), estado do Rio de Janeiro, analisando-se conjuntamente e separadamente esses subgrupos taxonômicos. Buscou-se investigar a contribuição de variáveis ambientais e espaciais na composição das espécies entre as comunidades estudadas. Devido a influência de fatores abióticos na distribuição de espécies e o papel de hospedeiros como habitat primário para seus parasitos, foram formuladas as seguintes hipóteses: 1 - as metacomunidades estudadas são coerentes, respondendo ao gradiente ambiental existente no PARNASO; 2 - o padrão de distribuição dos hospedeiros analisados influencia no padrão de distribuição das espécies de helmintos nas metacomunidades estudadas, sendo observadas estruturas com pressupostos ecológicos similares para pequenos mamíferos e seus helmintos; e 3 – devido a influência do habitat como um fator limitante para a ocorrência das espécies, gradientes ambientais e espaciais influenciam na composição de espécies em metacomunidades coerentes.

7.2 Material e Métodos

7.2.1 Área de estudo e coleta de pequenos mamíferos e helmintos

A descrição da área de estudo e coleta de roedores e marsupiais e seus helmintos encontra-se na seção de Material e Métodos Gerais desta tese.

7.2.2 Coleta das variáveis ambientais e dados geográficos

Foram medidas diversas variáveis em todas as estações de captura nas três localidades amostradas (Bonfim, Barragem do Caxambú e Uricanal). Variáveis quantitativas foram tomadas considerando-se como pontos centrais os locais onde foram estabelecidas as armadilhas, e em direção a pontos adjacentes (norte, sul, leste e oeste), posicionados a cerca de 1,5 m do ponto central de acordo com FREITAS; CERQUEIRA; VIEIRA (2002). Sendo assim, foi considerado um micro-habitat formando uma área de 9 m² ao redor das armadilhas. As variáveis estimadas englobaram: altura (ALT) e porcentagem de cobertura do dossel (DOSSEL), porcentagem de folhicho (FOL), porcentagem de exposição do solo (SOLO),

cobertura da vegetação no solo (CHL), porcentagem de afloramentos rochosos (ROCHA), número de troncos caídos (TRONCO), número de árvores com mais de 1 metro (ARV1) e árvores com diâmetro na altura do peito > 5 (ARV2) e densidade de obstrução foliar vertical (partes herbáceas e lenhosas) na altura de 50 cm a 1 m (OFV). Além destas, foram medidas variáveis qualitativas ao redor de cada estação de captura, sendo presença ou ausência de cursos d'água (ALAGAMENTOS), grau de abertura do sub-bosque na altura de 1 a 5m (SUB1), 5 a 10m (SUB2) e acima de 10m (SUB3), além de presença e densidade (pouco, regular ou muito) de espécies peculiares da flora tais como cipós (CIPÓ) e taquaras (TAQUARA). Adicionalmente, cada estação de captura foi georreferenciada tomando-se suas respectivas coordenadas geográficas em graus decimais.

7.2.3 Análise dos dados

O presente capítulo utilizou a lista da helmintofauna de roedores do PARNASO previamente publicada em CARDOSO et al. (2018, no prelo) (capítulo 2) e de marsupiais publicada em COSTA-NETO et al. (2018), além das espécies descritas na seção de Material e Métodos Gerais desta tese, que contém a descrição da análise dos parâmetros parasitológicos de todos os helmintos recuperados dos pequenos mamíferos.

7.2.3.1 Elementos de estrutura de metacomunidade

Foi investigada a estrutura da metacomunidade dos pequenos mamíferos e seus helmintos separadamente, de modo a relacionar os padrões encontrados entre estes dois grupos. A metacomunidade de helmintos foi investigada ao nível de infracomunidade, considerando-se cada hospedeiro como um sítio, e também ao nível da comunidade componente, considerando cada espécie hospedeira como um sítio. Os três elementos da estrutura da metacomunidade (EEM) (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) foram avaliados de acordo com o método descrito por LEIBOLD; MIKKELSON (2002) e PRESLEY; HIGGINS; WILLIG (2010).

7.2.3.2 Determinação do gradiente ambiental e espacial

A análise de correspondência canônica (CCA; TER BRAAK, 1987) foi utilizada para determinar o gradiente ambiental, composto pelas variáveis de habitat medidas em cada estação de captura, relacionado à composição de espécies da metacomunidade de pequenos mamíferos e helmintos (DE LA SANCHA et al., 2014; HEINO et al., 2015), ou seja, para se determinar quais variáveis de habitat estão relacionadas à composição de espécies. Uma vez que os eixos da CCA são gerados a partir do mesmo método de ordenação utilizado na EEM, o uso desta análise permite investigar quais variáveis ambientais são associadas com gradientes ao longo dos quais a metacomunidade encontra-se estruturada (DE LA SANCHA et al., 2014). De modo a reduzir o número de variáveis de habitat, determinando-se aquelas que melhor se relacionam com a composição de espécies, foi utilizada uma seleção passo a passo progressiva (*forward stepwise selection*), a partir do método desenvolvido por BLANCHET; LEGENDRE; BORCARD (2008), o qual representa uma ferramenta útil em modelagem ecológica minimizando a ocorrência de erros do Tipo I e da extrapolação de variância explicada. Desta forma, foi gerado um modelo global (conjunto completo de todas as variáveis mensuradas) a partir do qual foram selecionadas variáveis com o maior poder de explicação na composição de espécies da matriz estudada (BLANCHET; LEGENDRE; BORCARD, 2008). O valor de significância das variáveis selecionadas foi obtido por análise de variância (ANOVA). Além disso, foi calculado o valor de inflação (VIF) das variáveis selecionadas para comprovar a

ausência de colinearidade entre as mesmas, onde VIFs próximos a 1 indicam variáveis independentes entre si e VIFs acima de 10 indicam variáveis muito correlacionadas (OKSANEN, 2012).

O gradiente espacial, que representa como a composição de espécies varia no espaço, foi determinado a partir das coordenadas geográficas medidas em cada estação de captura, utilizando-se a análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (PCNM). Com esta análise, é possível avaliar como as espécies de uma metacomunidade respondem a diferentes cenários ao longo de uma dada área estudada (BRASIL et al., 2017), pois espera-se que áreas mais próximas apresentem maior similaridade de habitat e, com isso, maior semelhança na composição de espécies das comunidades. Além disso, áreas geograficamente mais próximas podem apresentar indivíduos oriundos de um mesmo pool de espécies. Esta análise fornece uma série de autovetores (*eigenvectors*) espaciais, onde os primeiros vetores representam uma variação em escalas espaciais maiores (entre localidades) e os últimos uma variação em escalas menores (entre pontos de captura de um mesmo transecto) (BORCARD; LEGENDRE, 2002). A seleção de variáveis espaciais (vetores da PCNM) foi realizada de maneira similar à empregada para as variáveis ambientais, através de seleção passo a passo progressiva (*forward stepwise selection*) (BLANCHET; LEGENDRE; BORCARD, 2008) e ANOVA, contudo, foi utilizada Análise de Redundância (RDA; RAO, 1964) para determinar as variáveis mais associadas com a composição de espécies da metacomunidade estudada. Neste caso, dados de presença e ausência das espécies que compõe a metacomunidade foram previamente transformados pelo método de Hellinger, aplicável a dados de composição de comunidade, tornando-os adequados a análises lineares (como RDA, por exemplo), minimizando o efeito de múltiplos sítios sem ocorrência de espécies (LEGENDRE; GALLAGHER, 2001; GÖTHE et al., 2013; LEGENDRE; DE CÁCERES, 2013; HEINO et al., 2017).

7.2.3.3 Partição de variância

Foi utilizada partição de variância para avaliar a contribuição dos componentes ambiental e espacial na composição de espécies que formam a metacomunidade analisada. O componente ambiental foi representado pelas variáveis de habitat e o componente espacial foi representado pelos vetores da PCNM, ambos previamente selecionados. A partição de variância mostra se essas variáveis explicam mais da variação na composição quando analisadas isoladamente ou conjuntamente. Com a partição de variância é possível investigar o quanto da composição de espécies é explicada somente pelo ambiente ou somente pelo espaço. Com isso, esta análise decompõe a variação total em frações únicas e compartilhadas pelas variáveis testadas, de modo a compreender se a composição de espécies é influenciada unicamente pelo ambiente, unicamente pelo espaço, pelo ambiente somado a sua interseção com o espaço, pelo espaço somado a sua interseção com o ambiente e por ambos os componentes incluindo sua interseção. Além destes, foi determinada a porcentagem de variação atribuída a interseção entre ambiente e espaço, representando a porção do ambiente que é estruturado espacialmente, e a contribuição dos resíduos que representam a variação não explicada pelas variáveis utilizadas (BORCARD; LEGENDRE; DRAPEAU, 1992; PERES-NETO; LEGENDRE, 2010) (Figura 28). A partição de variância foi realizada utilizando-se RDA a partir de dados de presença e ausência das espécies previamente transformados por Hellinger.

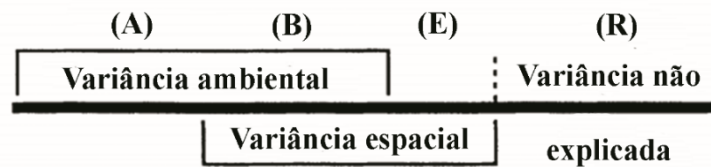


Figura 28. Esquemática da partição de variância mostrando as frações compartilhadas e únicas de componentes ambiental e espacial da variação de espécies. (A) representa o componente unicamente ambiental, (B) representa a interseção entre os componentes ambiental e espacial, (E) representa o componente unicamente espacial e (R) representa os resíduos da análise.

Fonte: adaptado de BORCARD; LEGENDRE; DRAPEAU (1992).

O estudo do padrão de estruturação da metacomunidade bem como determinação do gradiente ambiental, espacial e influência destes gradientes na composição de espécies foi realizado apenas para metacomunidades contendo espécies encontradas em armadilhas Sherman e Tomahawk, dado que *pitfalls* podem causar tendenciosidade em análises de seleção de habitat uma vez que representam capturas passivas pelo animal. Ainda, a determinação dos gradientes ambientais e espaciais, bem como sua influência na composição de espécies foi realizada somente para estruturas de metacomunidades com coerência estatisticamente significativa e positiva. Além disso, métricas de ordenação como as empregadas nas análises de estrutura de metacomunidade e do gradiente ambiental são sensíveis a espécies raras (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; HENRIQUES-SILVA; LINDO; PERES-NETO, 2013; HEINO et al., 2017; SCHMERA et al., 2018), portanto espécies ocorrendo em um único sítio (*singletons*) foram excluídas da matriz de incidência de espécies previamente à ordenação.

A análise da estrutura de metacomunidade foi realizada no software Matlab R2018a (MathWorks) usando o Script EEM (HIGGINS, 2008). Os testes de permutação, ANOVA, cálculo do VIF, CCA, RDA e PCNM foram realizados utilizando o pacote *vegan* (OKSANEN et al., 2018) do software RStudio versão 1.0.136. O nível de significância adotado foi de 5% em todas as análises.

7.3 Resultados

A lista de helmintos por espécie de hospedeiro está descrita nos resultados gerais desta tese.

7.3.1 Estrutura da metacomunidade de pequenos mamíferos e helmintos

Dentre as sete metacomunidades investigadas, seis apresentaram padrão aleatório de estruturação, indicando ausência de coerência das espécies nestas metacomunidades aos gradientes ambientais estudados (Tabelas 10 e 11). Apenas para a metacomunidade de helmintos em infracomunidades de roedores e marsupiais analisados em conjunto foi observado o padrão Quase-Gleasoniano, apresentando coerência estatisticamente significativa, porém com substituição de espécies e coincidência de limites ao acaso (Tabela 11).

Tabela 10. Valores dos elementos de estrutura de metacomunidade (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) para pequenos mamíferos no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. AE=ausências embutidas, SUB=número de substituições de espécies, IM=índice de Morisita, P=p-valor.

Elementos de Estrutura de Metacomunidade	Roedores e Marsupiais	Roedores	Marsupiais
Coerência			
AE	91	12	8
P	0,55	0,34	0,74
Média	124,37	33,72	6,05
Desvio Padrão	55,92	23,24	5,88
Substituição de espécies			
SUB	-	-	-
P	-	-	-
Média	-	-	-
Desvio Padrão	-	-	-
Coincidência de limites			
IM	-	-	-
P	-	-	-
Padrão da Metacomunidade	Aleatório	Aleatório	Aleatório

Tabela 11. Valores dos elementos de estrutura de metacomunidade (coerência, substituição de espécies e coincidência de limites) para os helmintos recuperados de pequenos mamíferos hospedeiros no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. AE=ausências embutidas, SUB=número de substituições de espécies, IM=índice de Morisita, P=p-valor.

Elementos de Estrutura de Metacomunidade	Roedores e Marsupiais		Roedores		Marsupiais**
	Comunidade componente	Infracomunidade	Infracomunidade	Comunidade componente	Infracomunidade
Coerência					
AE	0	79,0	11,0	12	15,0
P	0,28	0,02*	0,22	0,71	0,19
Média	1,16	245,56	63,33	9,83	20,19
Desvio Padrão	1,09	76,20	43,32	5,97	4,04
Substituição de espécies					
SUB	-	6680,0	-	-	-
P	-	0,64	-	-	-
Média	-	6423,8	-	-	-
Desvio Padrão	-	551,59	-	-	-
Coincidência de limites					
IM	-	0,76	-	-	-
P	-	0,27	-	-	-
Padrão da Metacomunidade	Aleatório	Quase-Glesoniano	Aleatório	Aleatório	Aleatório

* valor estatisticamente significativo ao nível de 5 %.

**não foi possível a análise ao nível de comunidade componente de helmintos recuperados de marsupiais devido ao baixo número de espécies hospedeiras.

7.3.2 Gradiente ambiental e espacial

Em relação ao gradiente espacial foram gerados 20 vetores da PCNM, dos quais foram selecionados os vetores PCNM1 ('1') ($p < 0,01$) e PCNM5 ('5') ($p = 0,01$) (Figura 29), que correspondem a escalas espaciais maiores (neste caso, vetores de 1 a 6). Os vetores representam diferenças entre as localidades estudadas, considerando a totalidade dos sítios incluídos na análise (todas as infracomunidades capturadas ao longo das localidades amostradas no PARNASO).

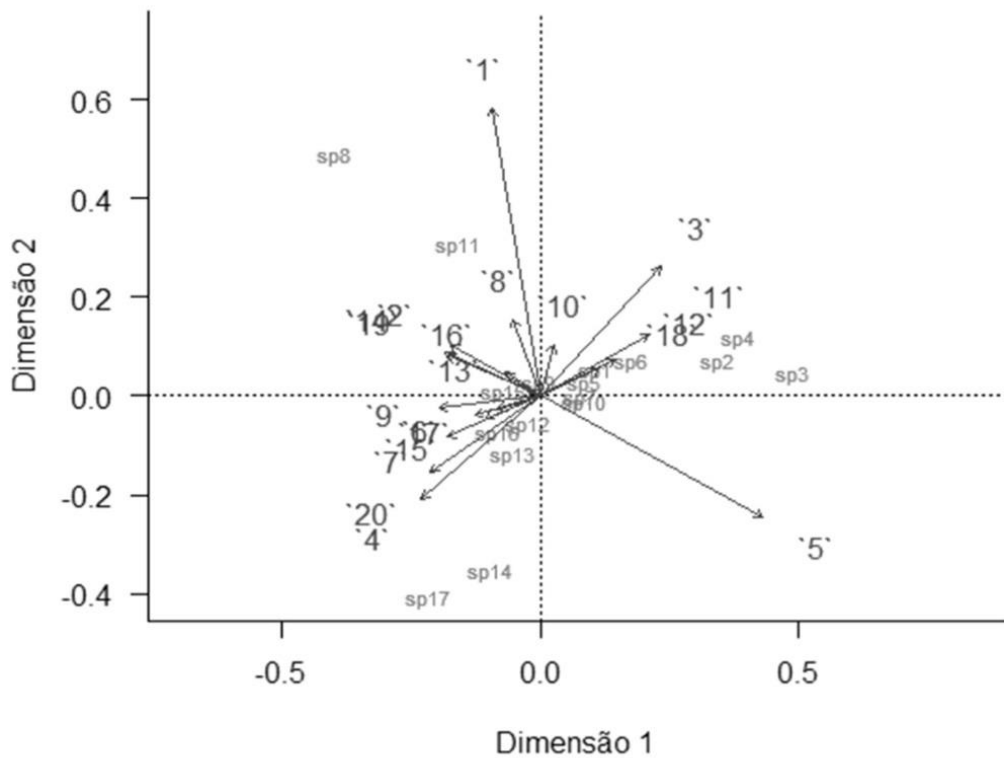


Figura 29. Análise de Redundância para a relação da composição de espécies de helmintos (sp1-sp17) recuperadas de roedores e marsupiais com modelos globais contendo todas as variáveis espaciais mensuradas, representadas pelos vetores fornecidos pela análise de Coordenadas Principais de Matrizes Vizinhas (1-20) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

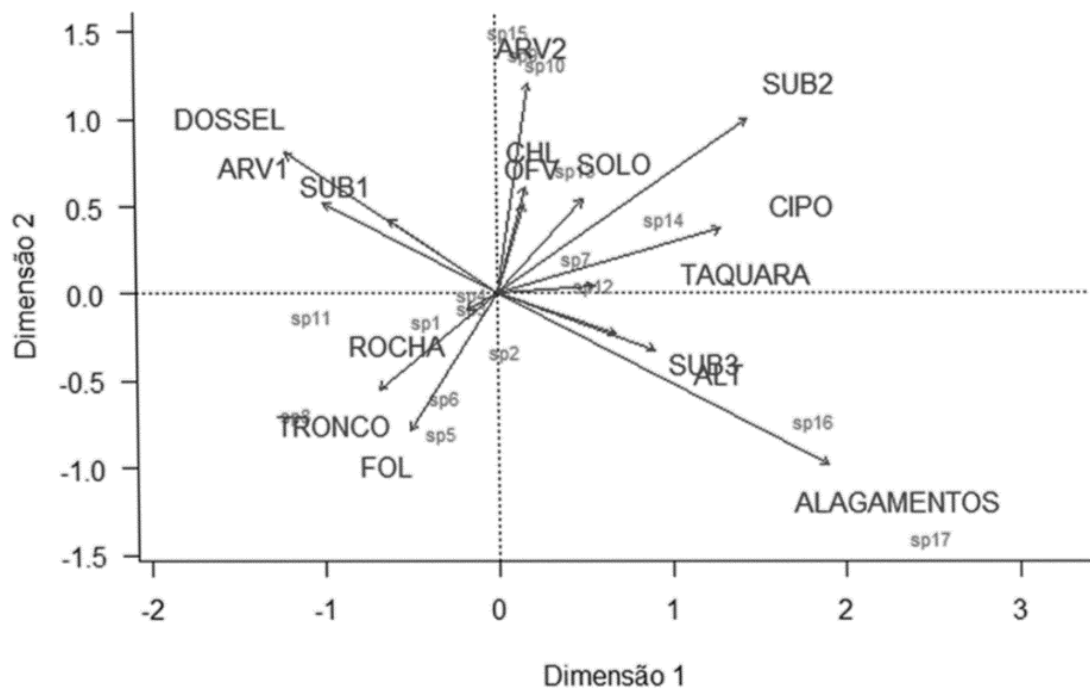


Figura 30. Análise de Correspondência Canônica para a relação da composição de espécies de helmintos (sp1-sp17) recuperadas de roedores e marsupiais com modelos globais contendo todas as variáveis de habitat mensuradas no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil.

Dentre as variáveis de habitat testadas, foram selecionadas ALAGAMENTOS ($p < 0,01$ e $VIF = 1,05$) e SUB2 ($p = 0,01$ e $VIF = 1,05$) (Figura 30). Com isso, formou-se um gradiente ambiental relacionado a composição de espécies da metacomunidade de helmintos de todos os pequenos mamíferos analisados, constituído pela presença ou ausência de cursos d'água e densidade de sub-bosque de 5 a 10 metros (Figura 31). Foi observado que a maioria das infracomunidades investigadas, e conseqüentemente de seus parasitos, ocorreram em ambientes desprovidos de cursos d'água e com sub-bosque esparsos (Figura 31). Observa-se também um gradiente constituído pelos hospedeiros, de modo que a composição de espécies de helmintos variou de acordo com a espécie hospedeira estudada (Figura 31).

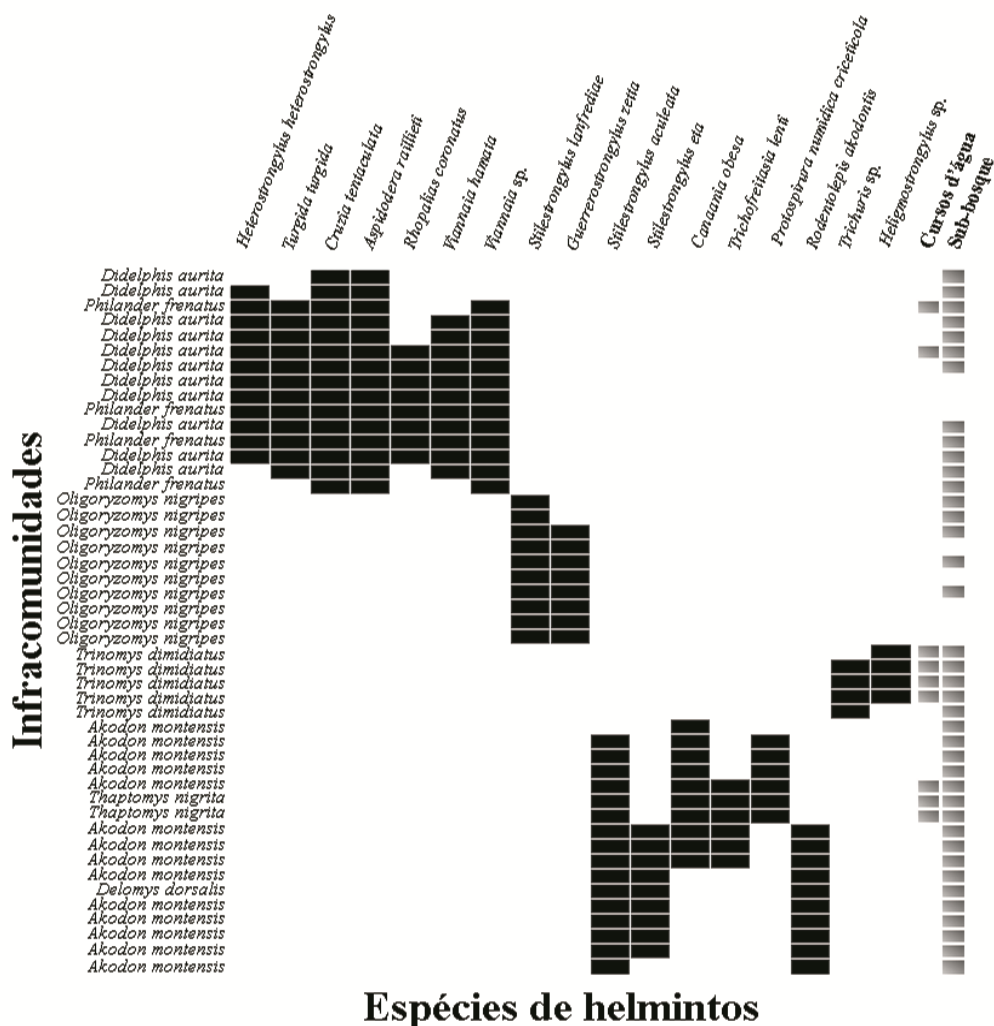


Figura 31. Matriz ordenada para a metacomunidade de helmintos formada pelas infracomunidades de roedores e marsupiais, no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, município de Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Sítios preenchidos em preto representam ocorrência de espécies de helmintos em cada infracomunidade e sítios preenchidos em cinza representam a presença das variáveis ambientais investigadas (Cursos d’água e Sub-bosque esparsos). Sítios sem preenchimento representam ausências de espécies de helmintos ao longo das infracomunidades analisadas ou ausência das variáveis ambientais.

7.3.3 Partição da variância

Todas as frações analisadas na partição de variância foram estatisticamente significativas, porém, frações compartilhadas apresentaram maior porcentagem de variação explicada sobre a composição de espécies de helmintos quando comparadas às frações únicas (Tabela 12). Apesar deste resultado, a porcentagem de variação não explicada foi consideravelmente maior do que a observada para os componentes testados (R^2 dos Resíduos = 0,902; Tabela 12 e Figura 32). Isto indica que os gradientes ambiental e espacial explicaram apenas 9,8% da composição de espécies da metacomunidade analisada.

Tabela 12. Valores da partição da variância do componente ambiental e componente espacial sobre a metacomunidade de helmintos recuperados de roedores e marsupiais no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. GL = Graus de liberdade; R² Ajustado = coeficiente de determinação ajustado; % de explicação = porcentagem de explicação de cada fração com base no R² Ajustado; P = valor de significância estatística de cada fração analisada.

Componentes	GL	R ² Ajustado	% de explicação	P
Frações compartilhadas				
Ambiente + Interseção	2	0,071	7,1%	0,001
Espaço + Interseção	2	0,074	7,4%	0,001
Ambiente + Espaço + Interseção	4	0,098	9,8%	0,001
¹ Interseção Ambiente e Espaço	0	0,047	4,7%	-
Frações únicas				
Unicamente ambiental	2	0,024	2,4%	0,049
Unicamente espacial	2	0,027	2,7%	0,036
¹Resíduos		0,902	90,2%	-

¹Componentes não testáveis quanto a sua significância estatística

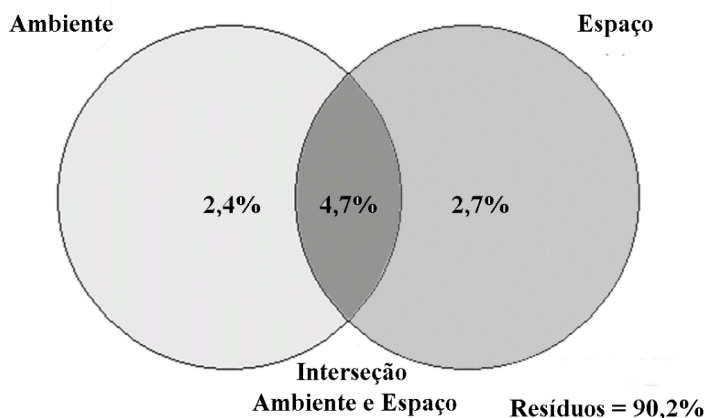


Figura 32. Partição de variância do componente ambiental e componente espacial sobre a metacomunidade de helmintos recuperados de roedores e marsupiais no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Petrópolis, Rio de Janeiro, Brasil. Nos círculos encontram-se as porcentagens de explicação pelos componentes testados e os resíduos indicam a variação não explicada.

7.4 Discussão

7.4.1 Estrutura da metacomunidade

Apenas a metacomunidade formada por helmintos em infracomunidades de roedores e marsupiais apresentou coerência positiva, isto é, foram observadas respostas das espécies a um mesmo gradiente ambiental (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; PRESLEY; HIGGINS;

WILLIG, 2010). O padrão quase-Gleasoniano indica que as espécies de helmintos se distribuem individualmente ao longo das infracomunidades, porém apresentam requisitos ambientais (intrínsecos e extrínsecos aos seus hospedeiros) que são coincidentes ao longo da metacomunidade (DALLAS; PRESLEY, 2014).

Em seu estudo sobre associações entre plantas, GLEASON (1926) inseriu o conceito de comunidade aberta onde não existem barreiras para a distribuição das espécies, ou seja, as comunidades podem não apresentar limites discretos e se organizam através da justaposição de indivíduos com ou sem influência mútua. A coexistência entre os indivíduos de uma mesma espécie ou espécies distintas resultaria de semelhanças casuais em seus requisitos ambientais (GLEASON, 1926; BRAGA; OLIVEIRA; CERQUEIRA, 2017), resultando no padrão coerente de estrutura de metacomunidade. Embora hospedeiros sejam considerados barreiras físicas para a transmissão de parasitos com outros indivíduos no ambiente, no presente estudo, tais semelhanças casuais são mais evidentes para infracomunidades de uma mesma comunidade componente, pois observa-se maior similaridade na composição de espécies de helmintos dentro de uma mesma população de hospedeiros do que ao longo das infracomunidades representadas por espécies de hospedeiros distintas. Tal fato somado a presença de helmintos com diferentes ciclos biológicos (direto e indireto) e, conseqüentemente, diferentes requisitos ambientais que coincidem ao longo de uma maior escala espacial pode ter contribuído para a ocorrência deste padrão quase-Gleasoniano.

Cabe ressaltar que o padrão quase-Gleasoniano de estrutura de comunidades indica haver substituição de espécies e não perda destas ao longo do gradiente ambiental formado pelos hospedeiros e pelo habitat destes. Substituição e perda de espécies são padrões opostos (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002), representando dois diferentes fenômenos da beta diversidade (dissimilaridade na composição de espécies entre sítios; WHITTAKER, 1960) (BASELGA, 2010). Embora generalizações sobre a ocorrência destes fenômenos devam ser evitadas, a interpretação das implicações biológicas que resultam em perda ou substituição de espécies podem contribuir para a compreensão de padrões de biodiversidade (BASELGA, 2010). HENRIQUES-SILVA; LINDO; PERES-NETO (2013), ao estudarem uma metacomunidade formada por peixes, demonstraram que características do ambiente foram preditores importantes para identificar estruturas Clementsianas, as quais também indicam substituição de espécies. De acordo com os autores, ambientes mais conectados e menos alterados seriam mais propícios à substituição de espécies do que perda destas, devido a uma maior heterogeneidade ambiental favorecendo a exploração de diferentes recursos pelas espécies. Similarmente, GIANUCA et al. (2017) também demonstraram que comunidades mais conectadas ao longo de uma metacomunidade apresentaram maior substituição de espécies. Adicionalmente, embora tenham avaliado a metacomunidade de helmintos encontrada em apenas uma espécie de pequeno mamífero, COSTA-NETO et al. (2018) registraram padrões aninhados em resposta às diferenças na qualidade ambiental entre as suas áreas de estudo. Sendo assim, é possível que somado às diferenças na composição de espécies de helmintos entre hospedeiros distintos, o ambiente de mata preservada do PARNASO no presente estudo também pode ter contribuído para a existência de condições favoráveis à substituição de espécies de helmintos ao longo da metacomunidade estudada. Ressalta-se ainda que hospedeiros costumam apresentar curtos períodos de vida e o acúmulo gradativo de parasitos e sua influência na composição da comunidade parasitária resultaria de maiores substituições de espécies em seu organismo (KURIS; BLAUSTEIN; ALIO, 1980).

Embora apresentem as mesmas características de estruturas idealizadas por LEIBOLD; MIKKELSON, 2002), quase-estruturas resultam de forças de estruturação mais sutis do que aquelas em que a substituição de espécies é estatisticamente significativa (PRESLEY; HIGGINS; WILLIG, 2010). Comparadas a comunidades componentes, infracomunidades podem apresentar mais ausências embutidas decorrentes do padrão agregado comumente

associado a parasitos (POULIN, 2001; DALLAS; PRESLEY, 2014), resultando nesta menor força de estruturação. Os baixos valores de riqueza média observados para a maioria dos pequenos mamíferos corroboram este maior número de ausências embutidas nas metacomunidades investigadas.

O padrão aleatório observado para as demais infracomunidades e comunidades componentes de helmintos pode ser resultado de relações das espécies destas metacomunidades com distintos fatores (intrínsecos e extrínsecos), mas também sugere influência do elevado número de ausências embutidas ou limitado número de sítios (número de indivíduos infectados), como discutido no capítulo 2. Corroborando este baixo número de hospedeiros encontrados, o comportamento das curvas de rarefação para espécies de pequenos mamíferos e helmintos, presentes nos resultados gerais desta tese, indica que novas espécies poderiam ser adicionadas às metacomunidades com o aumento do esforço amostral. Apesar disso, estudos têm demonstrado a ocorrência de distribuições aleatórias de parasitos (GOTELLI; ROHDE, 2002; MOUILLOT et al., 2005; KENNEDY, 2009; LACERDA et al., 2013), e sugerem que estes podem representar comunidades formadas por espécies que ocorrem independentemente umas das outras (POULIN, 2007b). Considerando os resultados encontrados para a maioria das metacomunidades aqui estudadas, pode-se inferir que padrões aleatórios de distribuição de espécies de helmintos são comuns em ecossistemas naturais. Além disso, dado que a distribuição dos hospedeiros pode influenciar diretamente na ocorrência de seus parasitos (POULIN, 2014), padrões aleatórios observados para a metacomunidade dos pequenos mamíferos corroboram a distribuição observada para suas comunidades parasitárias no presente estudo. De fato, foi demonstrado ao longo desta tese que fatores bióticos (idade e sexo do hospedeiro) podem influenciar na prevalência e abundância de algumas espécies de helmintos, assim como na distribuição destes parasitos em maiores escalas espaciais.

7.4.2 Gradientes ambiental e espacial

A ausência de cursos d'água e a presença de vegetação esparsa no sub-bosque de 5 a 10 metros representaram gradientes importantes para a maior parte da composição de espécies de helmintos na metacomunidade. Ambas as coletas realizadas no presente estudo foram conduzidas em períodos chuvosos (ver diagrama climático na seção de Material e Métodos Gerais). Maiores valores de precipitação e conseqüentemente aumento de cursos d'água no ambiente podem influenciar pequenos mamíferos e seus parasitos de diversas maneiras. Em nosso estudo anterior desenvolvido no PARNASO, no município de Teresópolis, observamos relação negativa de *A. montensis* com a presença de cursos d'água (CARDOSO et al., 2016). GENTILE et al. (2000) apontaram que alguns roedores tais como *O. nigripes* e *A. cursor*, espécie congênere a *A. montensis*, poderiam ter seu habitat reduzido durante períodos chuvosos. Muitas espécies de helmintos registradas no presente estudo são trichostrongilídeos, os quais possuem ciclo direto, podendo ser transmitidos quando seus hospedeiros lambem seus pelos (HERNANDEZ; SUKHDEO, 1995) ou por se alimentarem de gramíneas contendo larvas aderidas à sua superfície (BROUAT et al., 2007). Deste modo, o alto índice de precipitação e a presença de corpos d'água na área de estudo poderiam carrear estes parasitos para habitats não utilizados pelos hospedeiros ou tornar seus ovos inviáveis, reduzindo assim as chances de infecção dos pequenos mamíferos pelos helmintos. Variações sazonais, como aquelas relacionadas a variações na umidade e temperatura, podem levar ao desaparecimento de determinados parasitos que necessitem de condições favoráveis a manutenção de seu ciclo biológico (JIMÉNEZ; CATZEFLIS; GARDNER, 2011).

A variação na composição da metacomunidade das espécies de helmintos em relação ao gradiente espacial foi explicada por vetores que representam as maiores escalas espaciais do presente estudo, indicando que diferenças na metacomunidade foram melhor observadas entre

as três localidades (a citar Bonfim, Uricanal e Barragem do Caxambu, descritas na seção de Material e Métodos Gerais desta tese). Os vetores selecionados sugerem que o movimento dos hospedeiros (roedores e marsupiais) e suas dinâmicas espaciais permitiram a homogeneização na composição das espécies de parasitos somente em escala local, com maior compartilhamento de espécies de parasitos entre as infracomunidades geograficamente próximas, considerando-se o curto período de tempo da amostragem. Embora algumas espécies de pequenos mamíferos sejam consideradas oportunistas em relação ao habitat, como os roedores *A. montensis* (BONVICINO; LINDBERGH; MAROJA, 2002; UMETSU; PARDINI, 2007; PÜTTKER et al., 2008) e *O. nigripes* (D'ANDREA et al., 1999; BONVICINO; LINDBERGH; MAROJA, 2002; UMETSU; PARDINI, 2007; PÜTTKER et al., 2008) e outras generalistas, como *D. aurita* (D'ANDREA et al., 1999; CÁCERES, 2003; LORETTO; VIEIRA, 2005), diversos pequenos mamíferos capturados no presente estudo apresentam pequenas áreas de vida, deslocamentos curtos ou comportamento mais especialista. Desta forma, sugere-se a existência de heterogeneidade na exposição dos indivíduos hospedeiros aos parasitos numa escala regional, o que pode estar associado com diferenças no habitat e também na fauna de pequenos mamíferos entre as localidades. Estes fatores, por sua vez, poderiam modular a distribuição dos parasitos e contribuir para a dissimilaridade na composição de espécies entre as três localidades amostradas.

7.4.3 Partição da variância

Um dos maiores interesses da ecologia de comunidades é compreender como fatores ambientais e a heterogeneidade da paisagem podem contribuir para a distribuição das espécies em comunidades locais através de diferentes escalas espaciais (PERES-NETO; LEGENDRE, 2010). No presente estudo, os componentes ambiental e espacial apresentaram influência na composição da metacomunidade de helmintos, sendo observados valores estatisticamente significativos para ambas frações compartilhadas e individuais. Apesar disto, foram registradas maiores porcentagens de explicação na variação da metacomunidade para frações compartilhadas, isto é, quando o ambiente foi analisado conjuntamente com o espaço. Isto confirma a existência de diferenças de habitat entre os sítios estudados pela ocorrência de variáveis ambientais que são espacialmente estruturadas. De fato, a Mata Atlântica é um bioma altamente heterogêneo em suas condições ambientais (MORELLATO; HADDAD, 2000; OLIVEIRA-FILHO; FONTES, 2000; RIBEIRO et al., 2009, 2011) e, como descrito na seção de Material e Métodos Gerais desta tese, diferenças fitofisionômicas foram observadas ao longo das localidades amostradas no PARNASO. Desta maneira, os resultados encontrados indicam que a composição de espécies de helmintos variou em função de gradientes ambientais e espaciais, sugerindo que ambientes geograficamente próximos apresentaram condições ambientais similares, o que possibilitou a existência de uma menor diversidade parasitária entre esses sítios. Características do habitat e da estrutura da paisagem podem ser fatores limitantes à ocorrência dos pequenos mamíferos no ambiente (SIMONETTI, 1989; FREITAS; CERQUEIRA; VIEIRA, 2002; LIMA; AZAMBUJA, 2010; KAJIN; GRELE, 2012; MELO et al., 2013; CARDOSO et al., 2016; GENTILE et al., 2018). Do mesmo modo, o habitat (BORDES et al., 2015; CARDOSO et al., 2016) e a dispersão dos hospedeiros (BORDES et al., 2009) podem influenciar positivamente ou negativamente na ocorrência e distribuição dos parasitos.

Embora a porcentagem de variação explicada pelo ambiente e pelo espaço tenha sido consideravelmente menor em relação a porcentagem de variação não explicada, deve-se levar em consideração que, por se tratar de comunidades parasitárias, espera-se que variáveis externas aos hospedeiros influenciem menos à composição de espécies de parasitos do que variáveis relacionadas aos hospedeiros. De fato, a complexidade das interações bióticas em comunidades

locais pode impedir uma compreensão clara de como essas relações determinam a estrutura da metacomunidade (SCHULZ et al., 2012). Neste caso, torna-se plausível a explicação de aproximadamente 10% para a variação na composição de espécies de helmintos utilizando variáveis externas aos hospedeiros. De todo modo, é possível que também existam outros fatores diretamente relacionados à metacomunidade de helmintos no presente estudo, tais como variáveis ambientais não mensuradas, além das características intrínsecas de cada hospedeiro. Estas últimas são consideradas os principais preditores da diversidade de parasitos entre distintos hospedeiros (MORAND; POULIN, 1998; MORAND; HARVEY, 2000; KRASNOV et al., 2004; MORAND; KRASNOV; POULIN, 2006). Como tal, DALLAS; PRESLEY (2014) demonstraram que os fatores mais importantes associados com a variação na composição da metacomunidade de helmintos de roedores no Novo México foram aqueles relacionados à massa corporal dos hospedeiros, assim como sua taxa reprodutiva, longevidade e status trófico.

A primeira hipótese deste capítulo foi em parte corroborada, pois foi registrada somente uma metacomunidade coerente no presente estudo. O padrão quase-Gleasoniano encontrado para as infracomunidades de roedores e marsupiais parece resultar de respostas que, embora específicas a cada espécie de helminto, foram coincidentes quando um maior conjunto de dados foi considerado na análise (englobando roedores e marsupiais). Desta forma, respostas similares às condições ambientais e/ou intrínsecas aos hospedeiros podem ter sido mais coincidentes ao longo de maiores escalas espaciais, especialmente quando consideradas respostas a estes fatores para indivíduos dentro de uma mesma espécie hospedeira ou entre aqueles hospedeiros que compartilharam uma determinada espécie de helminto. De fato, as metacomunidades formadas apenas por infracomunidades de roedores ou marsupiais não apresentaram um padrão coerente de estruturação.

A segunda hipótese apresentou maior suporte pois os padrões aleatórios de distribuição das espécies de helmintos estão de acordo com aqueles observados para seus hospedeiros. Todavia, tal como observado nas curvas de rarefação desta tese, outras espécies de pequenos mamíferos e de helmintos, não amostradas no presente estudo, poderiam contribuir para as metacomunidades analisadas aumentando o poder de compreensão do padrão de distribuição de suas espécies.

A composição de espécies de helmintos em infracomunidades de roedores e marsupiais variou em função das variáveis espacialmente estruturadas, cursos d'água e sub-bosque esparso, corroborando desta maneira a terceira hipótese. Em consonância com o perfil fitofisionômico da Mata Atlântica, o PARNASO parece apresentar uma certa heterogeneidade ambiental, que somada ao grau de especificidade parasitária para algumas espécies de helmintos do presente estudo, pode ter contribuído para que variações na composição de espécies desses parasitos, e de certa forma de seus hospedeiros, fossem evidentes ao longo de maiores escalas espaciais. Apesar disto, deve-se levar em conta que outros fatores não mensurados nesta análise, tais como características intrínsecas aos hospedeiros (idade, sexo, condição reprodutiva, massa corporal, dieta, entre outros), podem ter representado a maior parte da variação não explicada na composição de espécies de helmintos.

8 CONCLUSÕES GERAIS

1. Fatores bióticos, tais como sexo e idade dos hospedeiros, e abiótico, como municípios de coleta (Teresópolis e Petrópolis), influenciaram na abundância e prevalência das espécies de helmintos mais prevalentes recuperadas de *A. montensis* (*S. aculeata*, *S. eta*, *S. lanfrediae* e *T. lenti*) e de *O. nigripes* (*G. zetta*, *S. lanfrediae* e *T. lenti*);
2. As áreas de distribuição geográfica dos helmintos *Canaania obesa* e *Rodentolepis akodontis* foram ampliadas com a inclusão das localidades do PARNASO situadas no Município de Petrópolis;
3. O padrão aninhado de estruturação da comunidade de helmintos de *O. nigripes* em Teresópolis indicou que infracomunidades deste hospedeiro formaram subconjuntos de infracomunidades mais ricas em espécies de helmintos;
4. Embora tenha sido registrado pouco compartilhamento de helmintos, este ocorreu entre hospedeiros com maior similaridade biológica e ecológica, tal como o observado para *A. montensis* com *Thaptomys nigrita*, *Abrawayomys ruschii* e *Delomys dorsalis*, *Oligoryzomys flavescens* com *O. nigripes*, e entre *Didelphis aurita* e *Philander frenatus*;
5. *Akodon montensis* parece atuar como uma espécie-chave para a composição de espécies de helmintos da área estudada, devido ao maior compartilhamento de parasitos deste hospedeiro com outras espécies de roedores;
6. Os nematoides *S. lanfrediae* e *G. zetta* em *O. flavescens* representaram novos relatos de ocorrência neste hospedeiro;
7. O presente estudo é o primeiro a relatar a infecção de helmintos nos roedores *B. breviceps*, com a ocorrência de um exemplar de Cestoda, e *A. ruschii*, com a ocorrência da espécie *S. aculeata*;
8. O PARNASO representou um novo relato de distribuição geográfica para as espécies *C. obesa* e *R. akodontis*, não registradas anteriormente nesta área.
9. A estrutura quase-Gleasoniana registrada para os helmintos recuperados em infracomunidades de roedores e marsupiais indica que há substituições de espécies e não perda destas, e representa a existência de respostas específicas das espécies ao gradiente ambiental;
10. A maior riqueza parasitária registrada para *Didelphis aurita* ressalta a importância deste marsupial para a estrutura da metacomunidade de helmintos no PARNASO;
11. A composição de espécies de helmintos foi pouco influenciada pelo gradiente ambiental e gradiente espacial, indicando variação ao longo das áreas em função de variáveis abióticas, sendo cursos d'água e sub-bosque esparso de 5 a 10 metros de altura as mais significativas;
12. O padrão aleatório de distribuição de espécies registrado para as metacomunidades de helmintos de roedores e marsupiais separadamente está de acordo com o padrão de distribuição de seus hospedeiros.

9 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES JR., P. R.; LOYOLA, R. D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, v. 117, n. 8, p. 1227–1239, ago. 2008.
- ALMEIDA, D. S. **Recuperação Ambiental da Mata Atlântica**. 3. ed. Ilhéus: Editus - Editora da UESC, 2015. 200p.
- AMATO, J. F. R.; BOEGER, W.; AMATO, S. B. B. **Protocolos para Laboratório: coleta e processamento de parasitos de pescado**. Rio de Janeiro: Imprensa Universitária, UFRRJ, 1991. 81p.
- ANDERSON, R. M.; MAY, R. M. Regulation and stability of host-parasite population interactions: I. regulatory processes. *The Journal of Animal Ecology*, v. 47, n. 1, p. 219–247, fev. 1978.
- ANDERSON, R. C. **Nematode Parasites of Vertebrates. Their Development and Transmission**. 2. ed. Farnham Royal: CAB International, 2000. 650p.
- ANDERSON, R. C.; CHABAUD, A. G.; WILLMOTT, S. **Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates**. Wallingford: CABI International, 2009. 336p.
- ANTUNES, G. M. **Diversidade e potencial zoonótico de parasitos de *Didelphis albiventris* Lund, 1841 (Marsupialia: Didelphidae)**. 2005. 122f. Tese de Doutorado - Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2005.
- ARAÚJO, E. O.; MENDES, M. M.; LANGONE, P. Q.; MÜLLER, G. The helminth parasites of *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758) of urban, intermediate and rural environments in southern Brazil. *Neotropical Helminthology*, v. 8, n. 1, p. 19–22, jan.-jun. 2014.
- AYOADE, J. O. **Introducao a climatologia para os trópicos**. 1. ed. São Paulo: Editora Difel, 1986. 332p.
- BAIN, O.; PETIT, G.; BERTEAUX, S. Description de deux nouvelles Filaires du genre *Litomosoides* et de leurs stades infestants. *Annales de Parasitologie Humaine et Comparée*, v. 55, n. 2, p. 225–237, set. 1980.
- BALDISSERA, R.; RODRIGUES, E. N. L.; HARTZ, S. M. Metacommunity composition of web-spiders in a fragmented neotropical forest: relative importance of environmental and spatial effects. *PLoS ONE*, v. 7, n. 10, p. e48099, out. 2012.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, v. 19, n. 1, p. 134–143, jan. 2010.
- BEHNKE, J. M.; LEWIS, J. W.; ZAIN, S. N.; GILBERT, F. S. Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host age, sex and year on the prevalence and abundance of infections. *Journal of Helminthology*, v. 73, n. 1, p. 31–44, mar. 1999.
- BEHNKE, J. M. Structure in parasite component communities in wild rodents: predictability, stability, associations and interactions or pure randomness? *Parasitology*, v. 135, n. 7, p. 751–766, jun. 2008.
- BELLAY, S.; OLIVEIRA, F.; ALMEIDA-NETO, M.; ABDALLAH, V. D.; AZEVEDO, R. K.; TAKEMOTO, R. M.; LUQUE, J. L. The patterns of organisation and structure of interactions in a fish-parasite network of a neotropical river. *International Journal for Parasitology*, v. 45, n. 8, p. 549–557, jul. 2015.
- BLANCHET, F. G.; LEGENDRE, P.; BORCARD, D. Forward selection of explanatory variables. *Ecology*, v. 89, n. 9, p. 2623–2632, set. 2008.
- BLAXTER, M.; KOUTSOVOULOS, G. The evolution of parasitism in Nematoda. *Parasitology*, v. 142, n. S1, p. S26–S39, fev. 2015.
- BONFIM, D. S. S. **Interação parasita-hospedeiro em pequenos mamíferos não-voadores em Mata de Galeria no Brasil Central**. 2013. 92 f. Dissertação de Mestrado - Universidade de Brasília, Brasília, 2013.

- BONGERS, T.; FERRIS, H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 6, p. 224–228, jun. 1999.
- BONVICINO, C. R.; LINDBERGH, S. M.; MAROJA, L. S. Small non-flying mammals from conserved and altered areas of Atlantic forest and Cerrado: comments on their potential use for monitoring environment. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 4B, p. 765–774, nov. 2002.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. **Ecological Modelling**, v. 153, n. 1-2, p. 51–68, jul. 2002.
- BORCARD, D.; LEGENDRE, P.; DRAPEAU, P. Partialling out the spatial component of ecological variation. **Ecology**, v. 73, n. 3, p. 1045–1055, jun. 1992.
- BORDES, F.; MORAND, S.; KELT, D. A.; VAN VUREN, D. H. Home range and parasite diversity in mammals. **The American Naturalist**, v. 173, n. 4, p. 467–474, abr. 2009.
- BORDES, F.; MORAND, S.; PILOSOFF, S.; CLAUDE, J.; KRASNOV, B. R.; COSSON, J. F.; CHAVAL, Y.; RIBAS, A.; CHAISIRI, K.; BLASDELL, K.; HERBRETEAU, V.; DUPUY, S.; TRAN, A. Habitat fragmentation alters the properties of a host-parasite network: rodents and their helminths in South-East Asia. **The Journal of animal ecology**, v. 84, n. 5, p. 1253–1263, set. 2015.
- BOULLOSA, R. G. **Composição e estrutura das comunidades de helmintos de roedores sigmodontíneos no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro, Mata Atlântica do estado de Santa Catarina, Brasil**. 2018. 92 f. Dissertação de Mestrado - Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 2018.
- BOULLOSA, R. G.; SIMÕES, R. O.; ANDRADE-SILVA, B. E.; GENTILE, R.; MALDONADO, A. A new heligmonellid (Nematoda) species of the genus *Stilestrongylus* in *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, southern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 12, p. 1–4, abr. 2018.
- BRAGA, C.; OLIVEIRA, J. A.; CERQUEIRA, R. Metacomunidades: uma introdução aos termos e conceitos. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 02, p. 108–118, jul. 2017.
- BRASIL, L. S.; VIEIRA, T. B.; OLIVEIRA-JUNIOR, J. M. B.; DIAS-SILVA, K.; JUEN, L. Elements of metacommunity structure in Amazonian Zygoptera among streams under different spatial scales and environmental conditions. **Ecology and Evolution**, v. 7, n. 9, p. 3190–3200, maio 2017.
- BRAY, R. A.; GIBSON, D. I.; JONES, A. **Keys to the Trematoda, Volume 3**. Wallingford: CABI, 2008. 848p.
- BROUAT, C.; KANE, M.; DIOUF, M.; BÂ, K. Host ecology and variation in helminth community structure in *Mastomys* rodents from Senegal. **Parasitology**, v. 134, n. 3, p. 437–450, mar. 2007.
- BUSH, A. O.; ALHO, J. M.; KENNEDY, C. R. Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. **Evolutionary Ecology**, v. 4, n. 1, p. 1–20, jan. 1990.
- BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. **The Journal of parasitology**, v. 83, n. 4, p. 575–583, ago. 1997.
- BUSH, A. O.; FERNÁNDEZ, J. C.; ESCH, G. W.; SEED, J. R. **Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 566p.
- CÁCERES, N. C. Use of the space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 2, p. 315–322, jun. 2003.
- CALLINAN, A. P. L.; WESTCOTT, J. M. Vertical distribution of trichostrongylid larvae on herbage and in soil. **International Journal for Parasitology**, v. 16, n. 3, p. 241–244, jun. 1986.
- CARDIA, D. F. F.; TEBALDI, J. H.; FORNAZARI, F.; MENOZZI, B. D.; LANGONI, H.; NASCIMENTO, A. A.; BRESCIANI, K. D. S.; LUX HOPPE, E. G. *Pterygodermatites* (

- Paucipectines) andyraicola* n. sp. (Spirurida: Rictulariidae), an intestinal nematode of Neotropical Molossidae Bats from Brazil. **Comparative Parasitology**, v. 82, n. 2, p. 296–300, jul. 2015.
- CARDOSO, T. S.; SIMÕES, R. O.; LUQUE, J. L.; MALDONADO, A.; GENTILE, R. The influence of habitat fragmentation on helminth communities in rodent populations from a Brazilian Mountain Atlantic Forest. **Journal of Helminthology**, v. 90, n. 4, p. 460–468, jul. 2016.
- CARDOSO, T. S.; BRAGA, C. A. C.; MACABU, C. E.; SIMÕES, R. O.; COSTA-NETO, S. F.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R.; LUQUE, J. L. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, no prelo 2018.
- CARVALHO, F. M. V.; PINHEIRO, P. S.; FERNANDEZ, F. A. S.; NESSIMIAN, J. L. Diet of small mammals in Atlantic Forest fragments in southeastern Brasil. **Revista Brasileira de Zoociências**, v. 1, n. 1, p. 91–101, dez. 1999.
- CASTRO, R. G. B. M.; COSTA-NETO, S. F.; MALDONADO JR., A.; GENTILE, R. Ecological aspects of nematode parasites of *Didelphis aurita* (Didelphimorphia, Didelphidae) in urban-sylvatic habitats in Rio de Janeiro, Brazil. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 01, p. 54–61, mar. 2017.
- CERBONCINI, R. A. S.; ZANATA, T. B.; CUNHA, W. L.; RORATO, A. M.; CALEFI, A. S.; SBEGHEN, M. R.; MACAGNAN, R.; ABREU, K. C.; ONO, M. A.; PASSOS, F. C. Distribution extension of *Abrawayaomys ruschii* Cunha and Cruz, 1979 (Rodentia: Cricetidae) with the first records in the state of Paraná, southern Brazil. **Check List**, v. 10, n. 3, p. 660-662, jul. 2014.
- CHAGAS-MOUTINHO, V. A.; SANT'ANNA, V.; OLIVEIRA-MENEZES, A.; DE SOUZA, W. New Aspidoderidae species parasite of *Didelphis aurita* (Mammalia: Didelphidae): a light and scanning electron microscopy approach. **Acta Tropica**, v. 130, p. 162–166, fev. 2014.
- CHAISIRI, K.; CHOU, M.; SIEW, C. C.; MORAND, S.; RIBAS, A. Gastrointestinal helminth fauna of rodents from Cambodia: emphasizing the community ecology of host–parasite associations. **Journal of Helminthology**, v. 91, n. 06, p. 726–738, nov. 2017.
- CLEMENTS, F. E. **Plant succession; an analysis of the development of vegetation**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916. 658p.
- COMBES, C. Parasites, biodiversity and ecosystem stability. **Biodiversity and Conservation**, v. 5, n. 8, p. 953–962, ago. 1996.
- COMBES, C. **Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions**. 1. ed. Chicago: University of Chicago Press, 2001. 552p.
- COSTA-NETO, S. F. **Composição e estrutura das comunidades de helmintos de *Didelphis aurita* wied-neuwied, 1826 (Didelphimorphia, Didelphidae), em três ambientes distintos da Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro**. 2017. 230f. Tese de Doutorado - Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 2017.
- COSTA-NETO, S. F.; CARDOSO, T. S.; BOULLOSA, R. G.; MALDONADO, A.; GENTILE, R. Metacommunity structure of the helminths of the black-eared opossum *Didelphis aurita* in peri-urban, sylvatic and rural environments in south-eastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 17, p. 1–12, set. 2018.
- COSTA, N. A. **Composição e estrutura das comunidades de helmintos de *Necomys lasiurus* (lund, 1840) (rodentia, sigmodontinae) no município de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil**. 2017. 90f. Dissertação de Mestrado - Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 2017.
- COSTA, N. A.; SIMÕES, R. O.; VILELA, R. V.; SOUZA, J. G. R.; CARDOSO, S. T.; LEINER, N. O.; GENTILE, R.; MALDONADO, A. Morphological and genetic characterization of *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Nematoda: Rictulariidae)

from *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Uberlândia, Brazil. **Journal of Helminthology**, p. 1–12, out. 2017.

COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, n. 11, p. 1175–1182, nov. 2005.

D'ANDREA, P. S.; GENTILE, R.; CERQUEIRA, R.; GRELE, E. V.; HORTA, C.; REY, L. Ecology of small mammals in a Brazilian rural area. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 16, n. 3, p. 611–620, 1999.

DA GLÓRIA QUINTÃO E SILVA, M.; DE ARAÚJO COSTA, H. M. Helminths of Whitebellied Opossum from Brazil. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 35, n. 2, p. 371–374, abr. 1999.

DALLAS, T.; PARK, A. W.; DRAKE, J. M. Predicting cryptic links in host-parasite networks. **PLOS Computational Biology**, v. 13, n. 5, p. e1005557, maio 2017.

DALLAS, T.; PRESLEY, S. J. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. **Oikos**, v. 123, n. 7, p. 866–874, jul. 2014.

DALMAGRO, A. D.; VIEIRA, E. M. Patterns of habitat utilization of small rodents in an area of Araucaria forest in Southern Brazil. **Austral Ecology**, v. 30, n. 4, p. 353–362, jun. 2005.

DASZAK, P.; CUNNINGHAM, A. A.; HYATT, A. D. Emerging infectious diseases of wildlife - threats to biodiversity and human health. **Science**, v. 287, n. 5452, p. 443–449, jan. 2000.

DE LA SANCHA, N. U.; HIGGINS, C. L.; PRESLEY, S. J.; STRAUSS, R. E. Metacommunity structure in a highly fragmented forest: Has deforestation in the Atlantic Forest altered historic biogeographic patterns? **Diversity and Distributions**, v. 20, n. 9, p. 1058–1070, set. 2014.

DELCELLOS, A. C.; BORGES-JÚNIOR, V. N. T.; PREVEDELLO, J. A.; RIBEIRO, S. E.; BRAGA, C.; VIEIRA, M. V.; CERQUEIRA, R. Seasonality in metacommunity structure: an empirical test in the Atlantic Forest. **Landscape Ecology**, v. 33, p. 1769–1783, ago. 2018.

DE MACEDO-SOARES, P. H. M.; PETRY, A. C.; FARJALLA, V. F.; CARAMASCHI, E. P. Hydrological connectivity in coastal inland systems: lessons from a Neotropical fish metacommunity. **Ecology of Freshwater Fish**, v. 19, n. 1, p. 7–18, mar. 2010.

DELFOENTE, L. F. **Dieta de pequenos mamíferos em áreas de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro**. 2016. 43f. Trabalho de Conclusão de Curso - Universidade Veiga de Almeida, Rio de Janeiro, 2016.

DIAMOND, J. M. Assembly of species communities. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. (Eds.). **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 342–444.

DIB, L. V.; CRONEMBERGER, C.; PEREIRA, F. A.; BOLAIS, P. F.; UCHÔA, C. M. A.; BASTOS, O. M. P.; AMENDOEIRA, M. R. R.; BARBOSA, A. D. S. Gastrointestinal parasites among felids inhabiting the Serra dos Órgãos National Park, Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 27, n. 2, p. 131–140, maio 2018.

DIGIANI, M. C.; DURETTE-DESSET, M. C. Two new species of Nippostrongylineae (Nematoda, Heligmosomoidea, Heligmonellidae) from a sigmodontine rodent in Argentina. **Acta Parasitologica**, v. 48, n. 1, p. 12–18, 2003.

DIGIANI, M. C.; KINSELLA, J. M. A new genus and species of Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylinea) parasitic in *Delomys dorsalis* (Rodentia: Sigmodontinae) from Misiones, Argentina. **Folia parasitologica**, v. 61, n. 5, p. 473–478, out. 2014.

DIGIANI, M. C.; NOTARNICOLA, J.; NAVONE, G. T. The genus *Guerrerostrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) in cricetid rodents from the Atlantic rain forest of Misiones, Argentina: emended description of *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) and description of a new species. **Journal of Parasitology**, v. 98, n. 5, p. 985–991, out. 2012.

DINIZ-FILHO, J. A. F.; RIQUEIRA, T.; PADIAL, A. A.; RANGEL, T. F.; LANDEIRO, V. L.; BINI, L. M. Spatial autocorrelation analysis allows disentangling the balance between neutral and niche processes in metacommunities. **Oikos**, v. 121, n. 2, p. 201–210, fev. 2012.

- DINIZ, M. H. Defaunação: a atual crise da biodiversidade. **RBDA**, v. 12, n. 1, p. 15–52, jan.-abr. 2017.
- DOBSON, A. P. The population dynamics of competition between parasites. **Parasitology**, v. 91, n. Pt 2, p. 317–347, out. 1985.
- DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRÜND, J. Introducing the bipartite Package: analysing ecological networks. **R News**, v. 8, n. 2, p. 8-11, out. 2008.
- DÜMMER, B.; RISTAU, K.; TRAUNSPURGER, W. Varying patterns on varying scales: a metacommunity analysis of nematodes in european lakes. **PLoS ONE**, v. 11, n. 3, p. e0151866, mar. 2016.
- DURETTE-DESSET, M. C. Essai de classification des nematodes héligmosomes. Correlation avec la paléogéographie des hôtes. **Bulletin de Muséum National D'Histoire Naturelle**, v. 69, n. 1, p. 1–126, 1971.
- DURETTE-DESSET, M. C.; DIGIANI, M. C. Additional morphometrical data on some Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in Neotropical rodents (Cricetidae). **Parasite**, v. 17, n. 2, p. 107–111, jun. 2010.
- EPSTEIN, P. R.; DOBSON, A.; VANDERMEER, J. Biodiversity and infectious emerging diseases: integrating health and ecosystem monitoring. In: GRIFO, F.; ROSENTHAL, J. (Eds.). **Biodiversity and Human Health**. 2. ed. Washington: Island Press, 1997. p. 60–86.
- FERNANDES, I. M.; HENRIQUES-SILVA, R.; PENHA, J.; ZUANON, J.; PERES-NETO, P. R. Spatiotemporal dynamics in a seasonal metacommunity structure is predictable: the case of floodplain-fish communities. **Ecography**, v. 37, n. 5, p. 464-475, maio. 2014.
- FERNÁNDEZ, M. S.; FRASCHINA, J.; ACARDI, S.; LIOTTA, D. J.; LESTANI, E.; GIULIANI, M.; BUSCH, M.; SALOMÓN, O. D. Assessment of the role of small mammals in the transmission cycle of tegumentary leishmaniasis and first report of natural infection with *Leishmania braziliensis* in two sigmodontines in northeastern Argentina. **Parasitology Research**, v. 117, n. 2, p. 405–412, fev. 2018.
- FOOD AND AGRICULTURE ORGANIZATION OF THE UNITED NATIONS (FAO). **Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015 ¿Cómo están cambiando los bosques del mundo?** Roma: FAO, El Grupo de Edición de la Oficina de Comunicación Institucional (OCCP), 2015. 56 p.
- FREITAS, J. F. T.; LENT, H. Novo nematodeo da sub-familia Heligmosominae Travassos, 1914, parasito de *Agouti paca* (L.): - *Avellaria avellari* n. g., n. sp. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 28, n. 4, p. 577–583, set. 1934.
- FREITAS, S. R.; CERQUEIRA, R.; VIEIRA, M. V. A device and standard variables to describe microhabitat structure of small mammals based on plant cover. **Brazilian Journal of Biology**, v. 62, n. 4B, p. 795–800, nov. 2002.
- FROESCHKE, G.; MATTHEE, S. Landscape characteristics influence helminth infestations in a peri-domestic rodent--implications for possible zoonotic disease. **Parasites & vectors**, v. 7, n. 1, p. 1-13, ago. 2014.
- FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS ESPACIAIS (INPE). **Atlas da Mata Atlântica: dados mais recentes**. 2018. Disponível em: <<https://www.sosma.org.br/projeto/atlas-da-mata-atlantica/dados-mais-recentes/>>. Acesso em: 10 maio 2018.
- GARDNER, A. L. **Mammals of South America: marsupials, xenarthrans, shrews, and bats**. Chicago: University of Chicago Press, 2008. 690p.
- GENTILE, R.; D'ANDREA, P. S.; CERQUEIRA, R.; MAROJA, L. S. Population dynamics and reproduction of marsupials and rodents in a Brazilian rural area: a five-year study. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 35, n. 1, p. 1–9, abr. 2000.
- GENTILE, R.; CARDOSO, T. S.; COSTA-NETO, S. F.; TEIXEIRA, B.; D'ANDREA, P. S. Community structure and population dynamics of small mammals in an urban-sylvatic interface

area in Rio de Janeiro, Brazil. **Zoologia**, v. 35, p. 1–12, maio 2018.

GENTILE, R.; COSTA-NETO, S. F.; D'ANDREA, P. S. Uma revisão sobre a participação do rato d'água *nectomys squamipes* na dinâmica de transmissão da esquistossomose mansônica: um estudo multidisciplinar de longo prazo em uma área endêmica. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 03, p. 711–725, set. 2010.

GIANUCA, A. T.; DECLERCK, S. A.; LEMMENS, P.; DE MEESTER, L. Effects of dispersal and environmental heterogeneity on the replacement and nestedness components of β -diversity. **Ecology**, v. 98, n. 2, p. 525–533, fev. 2017.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, n. 1, p. 7-26, jan. 1926.

GOMES, D. C.; LANFREDI, R. M.; PINTO, R. M.; SOUZA, W. Description of *Trichuris travassosi* n. sp. (Nematoda:Trichurinae) from a Brazilian rodent, by light and scanning electron microscopy. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 87, n. suppl 1, p. 1–10, fev. 1992.

GOMES, D. C.; CRUZ, R. P.; VICENTE, J. J.; PINTO, R. M. Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 4, p. 699–707, dez. 2003.

GOTELLI, N. J.; ROHDE, K. Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. **Ecology Letters**, v. 5, n. 1, p. 86–94, jan. 2002.

GÖTHE, E.; ANGELER, D. G.; GOTTSCHALK, S.; LÖFGREN, S.; SANDIN, L. The influence of environmental, biotic and spatial factors on diatom metacommunity structure in Swedish headwater streams. **PLoS ONE**, v. 8, n. 8, p. e72237, ago. 2013.

GREGORY, R. D. Parasites and host geographic range as illustrated by waterfowl. **Functional Ecology**, v. 4, n. 5, p. 645-654, 1990.

GRELLE, C. E. V. Forest structure and vertical stratification of small mammals in a secondary Atlantic forest, southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 38, n. 2, p. 81–85, ago. 2003.

GRESSLER, L.; KRAWCZAK, F. D. S.; KNOFF, M.; MONTEIRO, S. G.; LABRUNA, M. B.; BINDER, L. C.; OLIVEIRA, C. S.; NOTARNICOLA, J. *Litomosoides silvai* (Nematoda: Onchocercidae) parasitizing *Akodon montensis* (Rodentia: Cricetidae) in the southern region of Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 26, n. 4, p. 433–438, out. 2017.

GRUNDMANN, A.; WARNOCK, R. Some mechanisms of natural regulation of parasitic helminth populations. **American Midland Naturalist**, v. 95, n. 2, p. 347–360, abr. 1976.

GUÉGAN, J. F.; MORAND, S.; POULIN, R. Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J. F. (Eds.). **Parasitism and Ecosystems**. 1. ed. Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 22–42.

HAN, B. A.; SCHMIDT, J. P.; BOWDEN, S. E.; DRAKE, J. M. Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 112, n. 22, p. 7039–7044, jun. 2015.

HAN, B. A.; KRAMER, A. M.; DRAKE, J. M. Global patterns of zoonotic disease in mammals. **Trends in Parasitology**, v. 32, n. 7, p. 565-577, jul. 2016.

HANSKI, I.; GILPIN, M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 42, n. 1–2, p. 3–16, jan. 1991.

HAUKISALMI, V.; HARDMAN, L. M.; FORONDA, P.; FELIU, C.; LAAKKONEN, J.; NIEMIMAA, J.; LEHTONEN, J. T.; HENTTONEN, H. Systematic relationships of hymenolepidid cestodes of rodents and shrews inferred from sequences of 28S ribosomal RNA. **Zoologica Scripta**, v. 39, n. 6, p. 631–641, nov. 2010.

HEINO, J.; NOKELA, T.; SOININEN, J.; TOLKKINEN, M.; VIRTANEN, L.; VIRTANEN, R. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. **Freshwater Biology**, v. 60, n. 5, p. 973–988, maio 2015.

- HEINO, J.; SOININEN, J.; ALAHUHTA, J.; LAPPALAINEN, J.; VIRTANEN, R. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. **Oecologia**, v. 183, n. 1, p. 121–137, jan. 2017.
- HENRIQUES-SILVA, R.; LINDO, Z.; PERES-NETO, P. R. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. **Oecologia**, v. 94, n. 3, p. 627–639, mar. 2013.
- HERNANDEZ, A. D.; SUKHDEO, M. V. K. Host grooming and the transmission strategy of *Heligmosomoides polygyrus*. **The Journal of Parasitology**, v. 81, n. 6, p. 865–869, dez. 1995.
- HIGGINS, C. L. **Elements of metacommunity structure [online]. Stephenville, Texas: Tarleton State University.** Disponível em: <<https://faculty.tarleton.edu/higgins/metacommunity-structure.html>>. Acesso em: 05 maio. 2018.
- HOLMES, J. C.; PRICE, P. W. Communities of parasites. In: ANDERSON, D. J.; KIKKAWA, J. (Eds.). **Community ecology: patterns and processes.** Oxford: Blackwell, 1986. p. 187–213.
- HOLT, R.; BOULINIER, T. Ecosystems and parasitism: the spatial dimension. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J. F. (Eds.). **Parasitism and Ecosystems.** Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 68–89.
- HUGOT, J.-P.; BAUJARD, P.; MORAND, S. Biodiversity in helminths and nematodes as a field of study: an overview. **Nematology**, v. 3, n. 3, p. 199–208, 2001.
- INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE (ICMBio). **PARQUE NACIONAL DA SERRA DOS ÓRGÃOS (PARNASO).** Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/parnaserradosorgaos/>>. Acesso em: 16 maio. 2018.
- JIMÉNEZ-RUIZ, F. A.; GARDNER, S. L. The nematode fauna of long-nosed mice *Oxymycterus* spp. from the Bolivian Yungas. **The Journal of parasitology**, v. 89, n. 2, p. 299–308, abr. 2003.
- JIMÉNEZ, F. A.; CATZEFLIS, F.; GARDNER, S. L. Structure of parasite component communities of Didelphid marsupials: insights from a comparative study. **The Journal of parasitology**, v. 97, n. 5, p. 779–787, out. 2011.
- KAJIN, M.; GRELE, C. E. V. Microhabitat selection when detection is imperfect: the case of an endemic Atlantic forest mammal. **Ecological Research**, v. 27, n. 6, p. 1005–1013, set. 2012.
- KAMIYA, T.; O'DWYER, K.; NAKAGAWA, S.; POULIN, R. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. **Biological Reviews**, v. 89, n. 1, p. 123–134, fev. 2014.
- KAWAZOE, U.; DIAS, L. C. S.; PIZA, J. T. Infecção natural de pequenos mamíferos por *Schistosoma mansoni*, na represa de Americana (São Paulo, Brasil). **Revista de Saúde Pública**, v. 12, n. 2, p. 200–208, jun. 1978.
- KENNEDY, C. R. The ecology of parasites of freshwater fishes: the search for patterns. **Parasitology**, v. 136, n. 12, p. 1653, out. 2009.
- KHALIL, L.F.; JONES, A.; BRAY, R. A. A. **Keys to the cestode parasites of vertebrates.** Wallingford, Oxon.: CAB International, 1994. 751p.
- KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; KHOKHLOVA, I. S.; DEGEN, A. A. Flea species richness and parameters of host body, host geography and host “milieu”. **Journal of Animal Ecology**, v. 73, n. 6, p. 1121–1128, nov. 2004.
- KRASNOV, B. R.; STANKO, M.; MORAND, S. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, n. 6, p. 1330–1339, 2006.
- KRASNOV, B. R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G. I.; KHOKHLOVA, I. S.; VINARSKI, M. V.; KORALLO-VINARSKAYA, N. P.; POULIN, R. Similarity in ectoparasite faunas of

- Palearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? **International Journal for Parasitology**, v. 40, n. 7, p. 807–817, jun. 2010.
- KUHNEN, V.; GRAIPEL, M.; PINTO, C. Differences in richness and composition of gastrointestinal parasites of small rodents (Cricetidae, Rodentia) in a continental and insular area of the Atlantic Forest in Santa Catarina state, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 3, p. 563–567, ago. 2012.
- KURIS, A. M.; BLAUSTEIN, A. R.; ALIO, J. J. Hosts as islands. **The American Naturalist**, v. 116, n. 4, p. 570–586, out. 1980.
- LACERDA, A. C. F.; BELLAY, S.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. Randomness of component communities of parasites of fish in a neotropical floodplain. **Pan-American Journal of Aquatic Sciences**, v. 8, n. 1, p. 39–50, jan. 2013.
- LAFFERTY, K. D. Biodiversity loss decreases parasite diversity: theory and patterns. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 367, n. 1604, p. 2814–2827, out. 2012.
- LAFFERTY, K. D.; KURIS, A. M. Trophic strategies, animal diversity and body size. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 17, n. 11, p. 507–513, nov. 2002.
- LEGENDRE, P.; DE CÁCERES, M. Beta diversity as the variance of community data: dissimilarity coefficients and partitioning. **Ecology Letters**, v. 16, n. 8, p. 951–963, ago. 2013.
- LEGENDRE, P.; GALLAGHER, E. D. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia**, v. 129, n. 2, p. 271–280, out. 2001.
- LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology: developments in environmental modeling**. Amsterdam: Science B.V., 1998. 853p.
- LEIBOLD, M. A.; HOLYOAK, M.; MOUQUET, N.; AMARASEKARE, P.; CHASE, J. M.; HOOPEES, M. F.; HOLT, R. D.; SHURIN, J. B.; LAW, R.; TILMAN, D.; LOREAU, M.; GONZALEZ, A. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. **Ecology Letters**, v. 7, n. 7, p. 601–613, jul. 2004.
- LEIBOLD, M. A.; MIKKELSON, G. M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, n. 2, p. 237–250, maio 2002.
- LEIBOLD, M. A.; MILLER, T. E. From metapopulations to metacommunities. In: HANSKI, I.; GAGGIOTTI, O. E. (Eds.). **Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations**. Burlington: Elsevier Academic Press, 2004. p. 133–150.
- LEITE, R. N.; KOLOKOTRONIS, S.-O.; ALMEIDA, F. C.; WERNECK, F. P.; ROGERS, D. S.; WEKSLER, M. In the wake of invasion: tracing the historical biogeography of the South American cricetid radiation (Rodentia, Sigmodontinae). **PLoS ONE**, v. 9, n. 6, p. e100687, jun. 2014.
- LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; STALLINGS, J. R. Diet and vertical space use of three sympatric opossums in a Brazilian Atlantic forest reserve. **Journal of Tropical Ecology**, v. 12, n. 03, p. 435–440, maio 1996.
- LESSA, L. G.; GEISE, L. Hábitos alimentares de masupiais didelfídeos brasileiros: análise do estado de conhecimento atual. **Oecologia Australis**, v. 14, n. 04, p. 901–910, dez. 2010.
- LIMA, D. O.; AZAMBUJA, B. O. Small mammal community structure and microhabitat use in the austral boundary of the Atlantic Forest, Brazil. **Zoologia**, v. 27, n. 1, p. 99–105, fev. 2010.
- LIMA, M. M.; SARQUIS, O.; DE OLIVEIRA, T. G.; GOMES, T. F.; COUTINHO, C.; DAFLON-TEIXEIRA, N. F.; TOMA, H. K.; BRITTO, C.; TEIXEIRA, B. R.; D'ANDREA, P. S.; JANSEN, A. M.; BÓIA, M. N.; CARVALHO-COSTA, F. A. Investigation of Chagas disease in four periurban areas in northeastern Brazil: Epidemiologic survey in man, vectors, non-human hosts and reservoirs. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 106, n. 3, p. 143–149, mar. 2012.
- LORETTO, D.; VIEIRA, M. V. The effects of reproductive and climatic seasons on movements

in the black-eared opossum (*Didelphis aurita* Wied-Neuwied, 1826). **Journal of Mammalogy**, v. 86, n. 2, p. 287–293, abr. 2005.

LUQUE, J. L.; POULIN, R. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. **Parasitology**, v. 134, n. 06, p. 865, jun. 2007.

LUX HOPPE, E. G.; ARAÚJO DE LIMA, R. C.; TEBALDI, J. H.; NASCIMENTO, A. A. *Pterygodermatites (Multipectines) pluripectinata* n. sp. (Spirurida: Rictulariidae), a nematode parasite of the crab-eating fox *Cerdocyon thous* (Linnaeus, 1766) from Caatinga shrubland, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 84, n. 03, p. 312–316, set. 2010.

MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. **The Theory of Island Biogeography**. Princeton: Princeton University Press, 1967. 203p.

MACHADO, F. S.; LIMA, I. J.; LOPES, A. P. M.; MOURA, A. S.; ABREU, T. C. K. New occurrences and biological aspects to four species of rodents (Mammalia: Cricetidae) from Brazil. **Revista Agrogeoambiental**, v. 8, n. 2, p. 35–51, jul. 2016.

MACKENSTEDT, U.; JENKINS, D.; ROMIG, T. The role of wildlife in the transmission of parasitic zoonoses in peri-urban and urban areas. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 4, n. 1, p. 71–79, abr. 2015.

MAESTRI, R.; MONTEIRO, L. R.; FORNEL, R.; FREITAS, T. R. O.; PATTERSON, B. D. Geometric morphometrics meets metacommunity ecology: environment and lineage distribution affects spatial variation in shape. **Ecography**, v. 41, n. 1, p. 90–100, jan. 2018.

MALDONADO, A.; GENTILE, R.; FERNANDES-MORAES, C. C.; D'ANDREA, P. S.; LANFREDI, R. M.; REY, L. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 80, n. 4, p. 369–375, dez. 2006.

MALDONADO JUNIOR, A.; PINHEIRO, J.; SIMÕES, R. O.; LANFREDI, R. M. *Canaania obesa* (Platyhelminthes: Dicrocoeliidae): redescription and new hosts records. **Zoologia**, v. 27, n. 5, p. 789–794, out. 2010.

MELO, G. L.; MIOTTO, B.; PERES, B.; CÁCERES, N. C. Microhabitat of small mammals at ground and understorey levels in a deciduous, southern Atlantic forest. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 85, n. 2, p. 727–736, jun. 2013.

MELO, T. F. **Ocorrência de endoparasitas em pequenos mamíferos em um fragmento de floresta atlântica e em uma plantação de eucaliptos no Nordeste do Brasil**. 2017. 83f. Dissertação de Mestrado - Universidade Federal de Pernambuco, Pernambuco, 2017.

MIHALJEVIC, J. R. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 27, n. 6, p. 323–329, jun. 2012.

MIHALJEVIC, J. R.; HOYE, B. J.; JOHNSON, P. T. J. Parasite metacommunities: Evaluating the roles of host community composition and environmental gradients in structuring symbiont communities within amphibians. **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 2, p. 354–368, mar. 2018.

MILLS, J. N. Biodiversity loss and emerging infectious disease: an example from the rodent borne hemorrhagic fevers. **Biodiversity**, v. 7, n. 1, p. 9–17, fev. 2006.

MINISTÉRIO DO MEIO AMBIENTE (MMA). **Biodiversidade**. Disponível em: <<http://www.mma.gov.br/biodiversidade.html>>. Acesso em: 1 jul. 2018.

MIÑO, M. H. Infection pattern of the spirurid nematode *Protospirura numidica criceticola* in the cricetid rodent *Akodon azarae* on poultry farms of central Argentina. **Journal of Helminthology**, v. 82, n. 2, p. 153–158, jun. 2008.

MITTELBAACH, G. G. Parasites, communities, and ecosystems: conclusions and perspectives. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J. F. (Eds.). **Parasitism and Ecosystems**. Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 171–176.

MØLLER, A. P. Parasitism and the regulation of host populations. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J.-F. (Eds.). **Parasitism and Ecosystems**. Oxford: Oxford

University Press, 2005. p. 43–53.

MORAND, S.; POULIN, R.; ROHDE, K.; HAYWARD, C. Aggregation and species coexistence of ectoparasites of marine fishes. **International journal for parasitology**, v. 29, n. 5, p. 663–672, maio 1999.

MORAND, S.; HARVEY, P. H. Mammalian metabolism, longevity and parasite species richness. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1456, p. 1999–2003, out. 2000.

MORAND, S.; KRASNOV, B. R.; POULIN, R. **Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management**. Tokyo: Springer Science & Business Media, 2006. 647p.

MORAND, S.; POULIN, R. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. **Evolutionary Ecology**, v. 12, n. 6, p. 717–727, ago. 1998.

MORELLATO, L. P. C.; HADDAD, C. F. B. Introduction: the Brazilian Atlantic Forest. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 786–792, dez. 2000.

MOUILLOT, D.; SIMKOVÁ, A.; MORAND, S.; POULIN, R. Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. **Oecologia**, v. 146, n. 2, p. 269–278, dez. 2005.

MUNIZ-PEREIRA, L. C.; GONÇALVES, P. A.; GUIMARÃES, E. V.; FONSECA, F. O.; SANTOS, J. A. A.; MALDONADO-JÚNIOR, A.; MORAES, A. H. A. New morphological data of *Litomosoides chagasfilhoi* (Nematoda: Filarioidea) parasitizing *Nectomys squamipes* in Rio de Janeiro, Brazil. **Brazilian Journal of Veterinary Parasitology**, v. 25, n. 4, p. 470–475, dez. 2016.

NAVONE, G. T.; NOTARNICOLA, J.; NAVA, S.; ROBLES, M. R.; GALLIARI, C.; LARESCHI, M. Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Río de la Plata, Argentina. **Mastozoología Neotropical**, v. 16, n. 1, p. 121–134, jun. 2009.

NORONHA, D.; VICENTE, J. J.; PINTO, R. M. **Novos registros de nematóides em didelfídeos no Brasil**. Congresso Latino-Americano de Parasitologia, XVII Congresso Brasileiro de Parasitologia, I Congresso da Sociedade Paulista de Parasitologia. **Anais...Jornal Brasileiro de Patologia**, 2001.

NOTARNICOLA, J.; BAIN, O.; NAVONE, G. T. Two new species of *Litomosoides* (Nematoda: Filarioidea) in Sigmodontines (Rodentia: Muridae) from Rio de La Plata marshland, Argentina. **The Journal of parasitology**, v. 86, n. 6, p. 1318–1325, dez. 2000.

NOTARNICOLA, J.; BAIN, O.; NAVONE, G. *Litomosoides anguyai* n. sp. (Nematoda: Onchocercidae) from *Oxymycterus misionalis* (Rodentia: Muridae) in the rain forest of Misiones, Argentina. **Systematic parasitology**, v. 52, n. 2, p. 129–135, jun. 2002.

NOTARNICOLA, J.; NAVONE, G. T. A new species of *Litomosoides* Chandler, 1931 (Nematoda: Filarioidea) from the long-nosed holicudo *Oxymycterus nasutus* Waterhouse (Rodentia: Cricetidae) in Uruguay. **Systematic Parasitology**, v. 73, n. 2, p. 87–94, jun. 2009.

NUNN, C. L.; ALTIZER, S.; JONES, K. E.; SECHREST, W. Comparative tests of parasite species richness in primates. **The American Naturalist**, v. 162, n. 5, p. 597–614, nov. 2003.

OKSANEN, J. **Constrained Ordination: tutorial with R and vegan**. 2012. Disponível em: <<http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/sessio2.pdf>>. Acesso em: 5 maio. 2018.

OKSANEN, J.; BLANCHET, G.; FRIENDLY, M.; KINDT, R.; LEGENDRE, P.; MCGLINN, D.; MINCHIN, P. R.; O'HARA, R. B.; SIMPSON, G. L.; SOLYMOS, P.; STEVENS, M. H. H.; SZOECS, E.; WAGNER, H. **vegan: community ecology Package**. Disponível em: <<https://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>>. Acesso em: 20 maio. 2018.

OLIFIERS, N.; CUNHA, A. A.; GRELE, C. E. V.; BONVICINO, C. R.; GEISE, L.; PEREIRA, L. G.; VIEIRA, M. V.; D'ANDREA, P. S.; CERQUEIRA, R. Lista de espécies de pequenos mamíferos não-voadores do Parque Nacional da Serra dos Órgãos. In:

- CRONEMBERGER, C.; VIVEIROS DE CASTRO, E. B. (Orgs.). **Ciência e Conservação na Serra dos Órgãos**. Brasília: Editora Ibama, 2007. p. 183–192.
- OLIVEIRA-FILHO, A. T.; FONTES, M. A. L. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forest in Southeastern Brazil and the influence of climate. **Biotropica**, v. 32, n. 4b, p. 793 – 810, dez. 2000.
- OWEN, R. D.; GOODIN, D. G.; KOCH, D. E.; CHU, Y.-K.; JONSSON, C. B. Spatiotemporal variation in *Akodon montensis* (Cricetidae: Sigmodontinae) and hantaviral seroprevalence in a subtropical forest ecosystem. **Journal of Mammalogy**, v. 91, n. 2, p. 467–481, abr. 2010.
- PADIAL, A. A.; CESCHIN, F.; DECLERCK, S. A. J.; DE MEESTER, L.; BONECKER, C. C.; LANSAC-TÔHA, F. A.; RODRIGUES, L.; RODRIGUES, L. C.; TRAIN, S.; VELHO, L. F. M.; BINI, L. M. Dispersal ability determines the role of environmental, spatial and temporal drivers of metacommunity structure. **PLoS ONE**, v. 9, n. 10, p. e111227, out. 2014.
- PAGLIA, A. P.; FONSECA, G. A. B.; RYLANDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. C.; MITTERMEIER, R. A.; PATTON, J. L. **Annotated checklist of Brazilian mammals. Occasional Papers in Conservation Biology, No. 6**. 2. ed. Arlington: Conservation International, 2012. 76p.
- PANISSE, G.; ROBLES, M. D. R.; DIGIANI, M. C.; NOTARNICOLA, J.; GALLIARI, C.; NAVONE, G. T. Description of the helminth communities of sympatric rodents (Muroidea: Cricetidae) from the Atlantic Forest in northeastern Argentina. **Zootaxa**, v. 4337, n. 2, p. 243, out. 2017.
- PARDINI, R.; UMETSU, F. Pequenos mamíferos não-voadores da Reserva Florestal do Morro Grande – distribuição das espécies e da diversidade em uma área de Mata Atlântica. **Biota Neotropica**, v. 6, p. 1–22, 2006.
- PATTERSON, B. D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 28, n. 1–2, p. 65–82, maio 1986.
- PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; D’ELÍA, G. **Mammals of South America: rodents**. Chicago: The University of Chicago Press, 2015. 1384p.
- PENCE, D. B. Helminth community of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. In: ESCH, G. W. (Ed.). **Parasite Communities: patterns and processes**. Dordrecht: Springer Netherlands, 1990. p. 233–260.
- PEREIRA, L. G.; GEISE, L.; CUNHA, A. A.; CERQUEIRA, R. *Abrawayomys ruschii* Cunha & Cruz, 1979 (Rodentia, Cricetidae) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 48, n. 5, p. 33–40, 2008.
- PERES-NETO, P. R.; LEGENDRE, P. Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 2, p. 174–184, mar. 2010.
- PILLAR, V. D.; DUARTE, L. D. S. A framework for metacommunity analysis of phylogenetic structure. **Ecology Letters**, v. 13, n. 5, p. 587–596, abr. 2010.
- PINTO, H. A.; MATI, V. L. T.; MELO, A. L. *Toxocara cati* (Nematoda: Ascarididae) in *Didelphis albiventris* (Marsupialia: Didelphidae) from Brazil: a case of pseudoparasitism. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 23, n. 4, p. 522–525, dez. 2014.
- PINTO, R. M.; KNOFF, M.; GOMES, D. C.; NORONHA, D. Nematodes from mammals in Brazil: an updating. **Neotropical Helminthology**, v. 5, n. 2, p. 139–183, 2011.
- PIRES, A. S.; FERNANDEZ, F. A. S.; BARROS, C. S. Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; VAN-SLUYS, M.; ALVES, M. A. S. (Eds.). **Biologia da Conservação: essências**. 1. ed. São Carlos: Editora Rima, 2006. p. 231-260.
- POULIN, R. Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. **Annual Review**

- of **Ecology and Systematics**, v. 28, n. 1, p. 341–358, nov. 1997a.
- POULIN, R. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. **Oecologia**, v. 111, n. 3, p. 375–380, jul. 1997b.
- POULIN, R. Interactions between species and the structure of helminth communities. **Parasitology**, v. 122, n. Suppl S1, p. S3–S11, mar. 2001.
- POULIN, R. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. **Journal of Biogeography**, v. 30, n. 10, p. 1609–1615, out. 2003.
- POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, n. 6, p. 763–776, jun. 2007a.
- POULIN, R. **Evolutionary ecology of parasites**. 2. ed. Princeton: Princeton University Press, 2007b. 360p.
- POULIN, R. Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. **Trends in Parasitology**, v. 26, n. 10, p. 492–498, out. 2010.
- POULIN, R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. **International Journal for Parasitology**, v. 44, n. 9, p. 581–589, ago. 2014.
- POULIN, R.; DICK, T. A. Spatial variation in population density across the geographical range in helminth parasites of yellow perch *Perca flavescens*. **Ecography**, v. 30, n. 5, p. 629–636, out. 2007.
- POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Books, 2004. 216p.
- PRESLEY, S. J.; HIGGINS, C. L.; WILLIG, M. R. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. **Oikos**, v. 119, n. 6, p. 908–917, jun. 2010.
- PROVETE, D. B.; GONÇALVES-SOUZA, T.; GAREY, M. V.; MARTINS, I. A.; ROSSAFERES, D. C. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. **Hydrobiologia**, v. 734, n. 1, p. 69–79, ago. 2014.
- PÜTTKER, T.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Movement distances of five rodent and two marsupial species in forest fragments of the coastal Atlantic rainforest, Brazil. **Ecotropica**, v. 12, n. August 2014, p. 131–139, 2006.
- PÜTTKER, T.; PARDINI, R.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Responses of five small mammal species to micro-scale variations in vegetation structure in secondary Atlantic Forest remnants, Brazil. **BMC ecology**, v. 8, p. 1-10, maio 2008.
- PÜTTKER, T.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Effects of fragmentation on parasite burden (nematodes) of generalist and specialist small mammal species in secondary forest fragments of the coastal Atlantic Forest, Brazil. **Ecological Research**, v. 23, n. 1, p. 207–215, mar. 2008.
- QUENTIN, J.-C. *Rictularia zygodontomis* n. sp., nématode nouveau parasite de rongeurs du Brésil. **Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle**, v. 39, n. 4, p. 740–744, 1967.
- QUENTIN, J.-C.; KARIMI, Y.; RODRIGUEZ DE ALMEIDA, C. *Protospirura numidica criceticola*, n. subsp. parasite de Rongeurs Cricetidae du Brésil. Cycle évolutif. **Annales de Parasitologie Humaine et Comparée**, v. 43, n. 5, p. 583–596, out. 1968.
- QUENTIN, J.-C. Essai de classification des nématodes rictulaires. **Mémoires du Muséum National D'histoire Naturelle**, v. 54, n. 2, p. 1–115, 1969.
- R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria**. Disponível em: <<https://www.r-project.org/>>. Acesso em: 05 junho. 2017.
- RAMOS, D. G. S.; SANTOS, A. R. G. L. O.; FREITAS, L. C.; CORREA, S. H. R.; KEMPE, G. V.; MORGADO, T. O.; AGUIAR, D. M.; WOLF, R. W.; ROSSI, R. V.; SINKOC, A. L.; PACHECO, R. C. Endoparasites of wild animals from three biomes in the State of Mato Grosso, Brazil. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 68, n. 3, p. 571–578, jun.

2016.

RAO, C. R. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. **Sankhyā: the Indian Journal of Statistics, Series A (1961-2002)**, v. 26, n. 4, p. 329–358, dez. 1964.

RÊGO, A. A. Sobre alguns cestódeos parasitos de roedores do Brasil (Cestoda, Cyclophyllidea). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 65, n. 1, p. 1-18, 1967.

RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P.; MARTENSEN, A. C.; PONZONI, F. J.; HIROTA, M. M. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. **Biological Conservation**, v. 142, n. 6, p. 1141–1153, jun. 2009.

RIBEIRO, M. C.; MARTENSEN, A. C.; METZGER, J. P.; TABARELLI, M.; SCARANO, F.; FORTIN, M.-J. The Brazilian Atlantic Forest: a shrinking biodiversity hotspot. In: ZACHOS, F. E.; HABEL, J. C. (Eds.). **Biodiversity Hotspots: distribution and protection of conservation priority areas**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2011. p. 405–434.

RICHGELS, K. L. D.; HOVERMAN, J. T.; JOHNSON, P. T. J. Evaluating the role of regional and local processes in structuring a larval trematode metacommunity of *Helisoma trivolvis*. **Ecography**, v. 36, n. 7, p. 854–863, jul. 2013.

ROBLES, M. D. R. La importancia de los nematodos *Syphaciini* (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores. **Mastozoología neotropical**, v. 17, n. 2, p. 305–315, 2010.

ROBLES, M. D. R. New Species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuridae) from *Akodon montensis* Thomas, 1913, of the Paranaense forest in Argentina. **Journal of Parasitology**, v. 97, n. 2, p. 319–327, abr. 2011.

ROBLES, M. D. R.; NAVONE, G. T. New host records and geographic distribution of species of *Trichuris* (Nematoda: Trichuriidae) in rodents from Argentina with an updated summary of records from America. **Mastozoología Neotropical**, v. 21, n. 1, p. 67–78, 2014.

ROCHA, C. F. D.; BERGALLO, H. G.; ALVES, M. A. S.; SLUYS, M. V. **A biodiversidade nos grandes remanescentes florestais do Estado do Rio de Janeiro e nas restingas da Mata Atlântica**. São Paulo: Rima Editora, 2003. 160p.

RONDON, M. V. S. S. **Biodiversidade de parasitos intestinais em mamíferos silvestres de duas localidades do estado de São Paulo**. 2010. 160f. Tese de Doutorado - Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 2010.

SCHMERA, D.; PODANI, J.; BOTTA-DUKÁT, Z.; ERŐS, T. On the reliability of the Elements of Metacommunity Structure framework for separating idealized metacommunity patterns. **Ecological Indicators**, v. 85, p. 853–860, fev. 2018.

SCHULZ, G.; SIQUEIRA, T.; STEFAN, G.; ROQUE, F. O. Passive and active dispersers respond similarly to environmental and spatial processes: an example from metacommunity dynamics of tree hole invertebrates. **Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie**, v. 181, n. 4, p. 315–326, dez. 2012.

SCOTT, M. E. The impact of infection and disease on animal populations: implications for conservation biology. **Conservation Biology**, v. 2, n. 1, p. 40–56, mar. 1988.

SIMÕES, R. O. **Biodiversidade dos helmintos parasitos dos roedores simpátricos, *Oligoryzomys nigripes* e *Akodon* spp. (Rodentia: Sigmodontinae), na Mata Atlântica, Teresópolis RJ, Brasil**. 2009. 127f. Dissertação de Mestrado - Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 2009.

SIMÕES, R. O.; GENTILE, R.; RADEMAKER, V.; D'ANDREA, P.; HERRERA, H.; FREITAS, T.; LANFREDI, R.; MALDONADO, A. Variation in the helminth community structure of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia: Echimyidae) in two sub-regions of the Brazilian Pantanal: the effects of land use and seasonality. **Journal of helminthology**, v. 84, n. 3, p. 266–75, set. 2010.

- SIMÕES, R. O.; SOUZA, J. G. R.; MALDONADO, A.; LUQUE, J. L. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 85, n. 02, p. 171-178, jun. 2011.
- SIMÕES, R. O.; SANTOS, M. M.; MALDONADO, A. A new heligmonellid (Nematoda: Heligmonellidae) from *Oecomys mamorae* (Rodentia: Sigmodontinae) in the pantanal and new data on the synlophe of *Guerrerostrongylus zetta* from the Atlantic Forest, Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 98, n. 4, p. 801–805, ago. 2012.
- SIMÕES, R. O.; MALDONADO JÚNIOR, A.; OLIFIERS, N.; GARCIA, J. S.; BERTOLINO, A. V. F. A.; LUQUE, J. L. A longitudinal study of *Angiostrongylus cantonensis* in an urban population of *Rattus norvegicus* in Brazil: the influences of seasonality and host features on the pattern of infection. **Parasites & Vectors**, v. 7, n. 1, p. 100, mar. 2014.
- SIMÕES, R. O.; LUQUE, J. L.; GENTILE, R.; ROSA, M. C. S.; COSTA-NETO, S.; MALDONADO, A. Biotic and abiotic effects on the intestinal helminth community of the brown rat *Rattus norvegicus* from Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 90, n. 01, p. 21–27, jan. 2016.
- SIMÕES, R. O.; GARCIA, J. S.; COSTA-NETO, S. F.; SANTOS, M. M.; FARO, M. J.; MALDONADO JÚNIOR, A. Survey of helminths in small mammals along the aqueduct of the São Francisco river in the Caatinga biome. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 1 Special Issue, p. 88–92, mar. 2017.
- SIMONETTI, J. A. Microhabitat use by small mammals in central Chile. **Oikos**, v. 56, n. 3, p. 309-318, nov. 1989.
- SIQUEIRA, T.; BINI, L. M.; ROQUE, F. O.; COTTENIE, K. A metacommunity framework for enhancing the effectiveness of biological monitoring strategies. **PLoS ONE**, v. 7, n. 8, p. e43626, ago. 2012.
- SOULÉ, M. E.; WILCOX, B. A. Conservation biology: its scope and its challenge. In: SOULÉ, M. E.; WILCOX, B. A. (Eds.). **Conservation Biology: an Evolutionary- Ecological Perspective**. Sunderland: Sinauer Associates, 1980. p. 7–8.
- SOUZA, J. G. R.; DIGIANI, M. C.; SIMÕES, R. O.; LUQUE, J. L.; RODRIGUES-SILVA, R.; MALDONADO, A. A new metastrongylid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. **The Journal of Parasitology**, v. 95, n. 6, p. 1507–1511, dez. 2009.
- SPRENT, J. F. Ascaridoid nematodes of South American mammals, with a definition of a new genus. **Journal of helminthology**, v. 56, n. 3, p. 275–295, set. 1982.
- STEIN, M.; SURIANO, D. M.; NOVARO, A. J. Parasite nematodes from *Dusycion griseus* (Gray, 1837), *D. culpaeus* (Molina, 1782) and *Conepatus chinga* (Molina, 1782) (Mammalia:Carnivora) in Neuquén, Argentina. Systematics and ecology. **Boletín chileno de parasitología**, v. 49, n. 3–4, p. 60–65, dez. 1994.
- SUTTON, C. A. Contribution to the knowledge of Argentina ' s parasitological fauna XVII . Spirurida (Nematoda) from Neotropical Cricetidae: *Physaloptera calnuensis* n . sp . and *Protospirura numidica criceticola* Quentin , Karimi and Rodriguez de Almeida. **Bulletin du Muséum National d'Historie Naturelle**, v. 11, n. 1, p. 61–67, 1989.
- SUTTON, C. A.; DURETTE-DESSET, M.-C. Nippostrongylineae (Nematoda-Trichostrongyloidea) parasites d'*Oryzomys flavescens* en Argentine et en Uruguay. **Revue suisse de zoologie.**, v. 98, n. 3, p. 535–553, 1991.
- SUTTON, C. A.; LUNASCHI, L. I. Contribucion al conocimiento de la fauna parasitologica argentina xvi. Digeneos en *Holochilus brasiliensis vulpinus* (brants) y *Oryzomys flavescens* (waterhouse) de Argentina y Uruguay. **Neotropica**, v. 36, n. 95, p. 13–22, jan. 1990.
- SUZÁN, G.; GARCÍA-PEÑA, G. E.; CASTRO-ARELLANO, I.; RICO, O.; RUBIO, A. V.; TOLSÁ, M. J.; ROCHE, B.; HOSSEINI, P. R.; RIZZOLI, A.; MURRAY, K. A.;

- ZAMBRANA-TORRELIO, C.; VITTECOQ, M.; BAILLY, X.; AGUIRRE, A. A.; DASZAK, P.; PRIEUR-RICHARD, A. H.; MILLS, J. N.; GUÉGAN, J. F. Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. **Ecology and Evolution**, v. 5, n. 4, p. 865–873, fev. 2015.
- TABARELLI, M.; GASCON, C. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. **Megadiversidade**, v. 1, n. 1, p. 181–188, jul. 2005.
- TEIXEIRA, B. R.; LOUREIRO, N.; STRECHT, L.; GENTILE, R.; OLIVEIRA, R. C.; GUTERRES, A.; FERNANDES, J.; MATTOS, L. H. B. V.; RABONI, S. M.; RUBIO, G.; BONVICINO, C. R.; DUARTE DOS SANTOS, C. N.; LEMOS, E. R. S.; D'ANDREA, P. S. Population ecology of hantavirus rodent hosts in southern Brazil. **The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 91, n. 2, p. 249–257, ago. 2014.
- TER BRAAK, C. J. F. The analysis of vegetation-environment relationships by canonical correspondence analysis. **Vegetatio**, v. 69, n. 1–3, p. 69–77, abr. 1987.
- THOMAS, F.; GUÉGAN, J. F.; RENAUD, F. **Ecology and Evolution of Parasitism**. New York: Oxford Press, 2009. 224p.
- THOMAS, F.; BONSALL, M. B.; DOBSON, A. P. Parasitism, biodiversity, and conservation. In: THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUÉGAN, J.-F. (Eds.). **Parasitism and Ecosystems**. Oxford: Oxford University Press, 2005. p. 124–139.
- THUL, J. E.; FORRESTER, D. J.; ABERCROMBIE, C. L. Ecology of parasitic helminths of wood ducks, *Aix sponsa*, in the Atlantic flyway. **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 52, n. 2, p. 297–310, 1985.
- TILMAN, D. **Resource competition and community structure**. Monographs in population biology, v. 17. Princeton: Princeton University Press, 1982. 296p.
- TONELLI, G. B.; TANURE, A.; REGO, F. D.; CARVALHO, G. M. L.; RODOLFO, S.; ÁSSIMOS, G. R.; CAMPOS, A. M.; LIMA, A. C. V. M. R.; GONTIJO, C. M. F.; PAZ, G. F.; ANDRADE FILHO, J. D. *Leishmania (Viannia) braziliensis* infection in wild small mammals in ecotourism area of Brazil. **PLoS ONE**, v. 12, n. 12, p. e0190315, dez. 2017.
- TORRES, E. L.; MALDONADO, A.; LANFREDI, R. M. *Pterygodermatites (Paucipectines) jägerskiöldi* (Nematoda: Rictulariidae) from *Gracilinanus agilis* and *G. microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in brazilian Pantanal and Atlantic Forest by light and scanning electron microscopy. **Journal of Parasitology**, v. 93, n. 2, p. 274–279, abr. 2007.
- TORRES, E. J. L.; NASCIMENTO, A. P. F.; MENEZES, A. O.; GARCIA, J.; DOS SANTOS, M. A. J.; MALDONADO, A. MIRANDA, K.; LANFREDI, R. M.; DE SOUZA, W. A new species of *Trichuris* from *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in Brazil: Morphological and histological studies. **Veterinary Parasitology**, v. 176, n. 2–3, p. 226–235, mar. 2011.
- TRAVASSOS, L. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. X. Sobre as espécies do gênero *Turgida*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 12, p. 73–77, 1920.
- TRAVASSOS, L. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira - XVI: *Cruzia tentaculata* (RUD., 1819). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 14, n. 1, p. 88–94, 1922.
- TRAVASSOS, L. Sobre uma espécie do gênero *Rictularia* Froelich (Nematoda). **Boletim Biológico**, v. 62, p. 129–134, 1928.
- TRAVASSOS, L. Revisão da família Trichostrongylidae Leiper 1912. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 1, p. 1–512, 1937.
- TRAVASSOS, L. **Revisão da família Dicrocoeliidae, Odhner, 1910**. Rio de Janeiro, Imprensa Nacional, 1944. 357p.
- UMETSU, F.; PARDINI, R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic

habitats—evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 22, n. 4, p. 517–530, mar. 2007.

URQUHART, G. M.; ARMOUR, J.; DUNCAN, J. L.; DUNN, A. M.; JENNINGS, F. W. W. **Parasitologia Veterinária**. 2. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1998. 273p.

VAZ, V. C.; D'ANDREA, P. S.; JANSEN, A. M. Effects of habitat fragmentation on wild mammal infection by *Trypanosoma cruzi*. **Parasitology**, v. 134, n. 12, p. 1785–1793, nov. 2007.

VICENTE, J. J.; RODRIGUES, H. O.; GOMES, D. C.; PINTO, R. M. Nematóides do Brasil. Parte V: nematóides de mamíferos. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. suppl 1, p. 1–452, jan. 1997.

VIDAL-MARTÍNEZ, V. M.; WUNDERLICH, A. C. Parasites as bioindicators of environmental degradation in Latin America: a meta-analysis. **Journal of Helminthology**, v. 91, n. 2, p. 165–173, mar. 2017.

VILELA, J. F.; MELLO, B.; VOLOCH, C. M.; SCHRAGO, C. G. Sigmodontine rodents diversified in South America prior to the complete rise of the Panamanian Isthmus. **Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research**, v. 52, n. 3, p. 249–256, ago. 2014.

VITOUSEK, P. M. Human domination of Earth's ecosystems. **Science**, v. 277, n. 5325, p. 494–499, jul. 1997.

VON ZUBEN, C. J. Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. **Revista de Saúde Pública**, v. 31, n. 5, p. 523–530, out. 1997.

WELLS, K.; SMALES, L. R.; KALKO, E. K. V.; PFEIFFER, M. Impact of rain-forest logging on helminth assemblages in small mammals (Muridae, Tupaiidae) from Borneo. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, n. 01, p. 35–43, jan. 2007.

WELLS, K.; LAKIM, M. B.; O'HARA, R. B. Shifts from native to invasive small mammals across gradients from tropical forest to urban habitat in Borneo. **Biodiversity and Conservation**, v. 23, n. 9, p. 2289–2303, ago. 2014.

WERK, D. F.; GALLAS, M.; SILVEIRA, E. F.; PÉRICO, E. New locality records for *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos, 1937) Sutton & Durette-Desset, 1991 (Nematoda: Heligmonellidae) parasitizing *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia: Sigmodontinae) from southern Brazil. **Check List**, v. 12, n. 2, p. 1–5, mar. 2016.

WHITTAKER, R. H. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. **Ecological Monographs**, v. 30, n. 3, p. 279–338, fev. 1960.

WINEGARDNER, A. K.; JONES, B. K.; NG, I. S. Y.; SIQUEIRA, T.; COTTENIE, K. THE terminology of metacommunity ecology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 27, n. 5, p. 253–254, maio 2012.

WOLINSKA, J.; KING, K. C. Environment can alter selection in host-parasite interactions. **Trends in parasitology**, v. 25, n. 5, p. 236–244, maio 2009.

XAVIER, S. C. C.; ROQUE, A. L. R.; BILAC, D.; DE ARAÚJO, V. A. L.; COSTA-NETO, S. F.; LOROSA, E. S.; SILVA, L. F. C. F.; JANSEN, A. M. Distantiae transmission of *Trypanosoma cruzi*: a new epidemiological feature of acute Chagas disease in Brazil. **PLoS Neglected Tropical Diseases**, v. 8, n. 5, p. e2878, maio 2014.

YAMAGUTI, S. **Systema Helminthum**. New York: Interscience Publishers, 1961. 1261p.

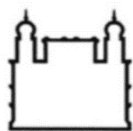
ZABOTT, M. V.; PINTO, S. B.; VIOTT, A. M.; GRUCHOUSKEI, L.; BITTENCOURT, L. H. F. B. Helminthofauna de *Didelphis albiventris* (Lund, 1841) no município de Palotina, Paraná, Brasil. **Arquivos de Ciências Veterinárias e Zoologia da UNIPAR**, v. 20, n. 1, p. 19–22, ago. 2017.

ZACHOS, F. E.; HABEL, J. C. **Biodiversity Hotspots**. 1. ed. Berlin: Springer Berlin Heidelberg, 2011. 546p.

ZUK, M.; MCKEAN, K. A. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 10, p. 1009–1024, out. 1996.

10 ANEXOS

Anexo A Licenças de coleta



Ministério da Saúde

FIOCRUZ
Fundação Oswaldo Cruz

Vice-presidência de Pesquisa e
Laboratórios de Referência



**Comissão de Ética
no Uso de Animais**

LICENÇA

LW-39/14

Certificamos que o protocolo (P-70/13.2), intitulado “**ESTUDOS TAXONÔMICOS E ECO-EPIDEMIOLÓGICOS SOBRE PEQUENOS MAMÍFEROS SILVESTRES NÃO VOADORES DO BRASIL**”, sob a responsabilidade de **PAULO SERGIO D’ANDREA** atende ao disposto na Lei 11794/08, que dispõe sobre o uso científico no uso de animais, inclusive, aos princípios da Sociedade Brasileira de Ciência em Animais de Laboratório (SBCAL). A referida licença não exige a observância das Leis e demais exigências legais na vasta legislação nacional.

Esta licença tem validade até 19/05/2018 e inclui o uso total de:

Marsupialia

- 1000 machos;
- 1000 fêmeas.

Rodentia

- 1000 machos;
- 1000 fêmeas

Rio de Janeiro, 19 de maio de 2014.

Octavio Augusto França Presgrave
Coordenador da CEUA/FIOCRUZ

Octavio A. F. Presgrave
Coordenador
CEUA/FIOCRUZ
SIAPE 04626550



Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 45839-1	Data da Emissão: 07/11/2014 17:00	Data para Revalidação*: 07/12/2015
* De acordo com o art. 28 da IN 03/2014, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Rui Cerqueira Silva	CPF: 271.775.487-34
Título do Projeto: Rede BioM.A. Inventários: Padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica	
Nome da Instituição : UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO	CNPJ: 33.663.683/0001-16

#	Nome	Função	CPF	Doc. Identidade	Nacionalidade
1	Emmanuel Messias Vilar Gonçalves da Silva	Pesquisador	083.915.474-77	7116928 sds-PE	Brasileira
2	Arnaldo Maldonado Junior	Pesquisador	483.865.107-49	03335854-0 I.F.P.-RJ	Brasileira
3	Jonathan Gonçalves de Oliveira	Aluno	128.600.487-07	256511163 DIC-RJ	Brasileira
4	Ana Cláudia Delciellos	pesquisador	082.413.777-97	12230885-1 IFP-RJ	Brasileira
5	Bernardo Rodrigues Teixeira	Pesquisador	083.331.997-39	11566950-9 IFP-RJ	Brasileira
6	Jeiel Gabriri Carvalhaes	Pesquisador	086.576.357-71	11987891-6 IFP-RJ	Brasileira
7	Michele Maria dos Santos	Técnico	057.199.577-23	13233941-7 DIC-RJ	Brasileira
8	Júlia Lins Luz	Pesquisadora	085.087.107-71	118696996 IFP-RJ	Brasileira
9	Luana Delfoente Fernandez	Aluno	120.565.197-71	203893408 Detran-RJ	Brasileira
10	André Campos Santana	Técnico	019.316.197-43	091942953 DETRAN-RJ	Brasileira
11	Fernanda Leite Marinho	Aluno	130.660.327-79	118287184 Detran-RJ	Brasileira
12	Alexander de Oliveira Maia	Aluno	119.824.957-90	113295414 DETRAN-RJ	Brasileira
13	Bruna Marceles Gomes	Aluno	141.559.027-37	267906204 DICR-J-RJ	Brasileira
14	Camila dos Santos Lucio	Aluno	134.577.197-56	129872941 detran-RJ	Brasileira
15	Thiago dos Santos Cardoso	Aluno	115.803.577-25	215414772 DETRAN-RJ	Brasileira
16	Manoel Comes Muanis	Pesquisador	082.537.357-31	113526776 IFP-RJ	Brasileira
17	Natalie Ollifiers	Pesquisadora	082.893.087-28	11416202-7 IFP-RJ	Brasileira
18	ROSANA GENTILE	Pesquisadora	023.643.507-86	081579054 IFP-RJ	Brasileira
19	Fernando de Oliveira Santos	Aluno	141.611.297-93	241839299 DETRAN-RJ	Brasileira
20	Victor Siqueira Pimentel	Aluno	104.459.267-24	208905216 dicrj-RJ	Brasileira
21	reginaldo dos santos honorato	Aluno	124.717.697-56	22503559-1 Detran-RJ	Brasileira
22	Roberto do Val Vilela	Pesquisador	165.927.918-61	14.828.857-1 SSP-SP	Brasileira
23	Leticia Lütke Riski	Aluno	137.974.897-65	21744281-3 Detran-RJ	Brasileira
24	PATRICIA FERNANDES HELIODORO DOS SANTOS	Aluno	100.173.857-84	115542870 DIC-RJ	Brasileira
25	Sócrates Fraga da Costa Neto	Técnico	098.931.347-65	126332089 IFP-RJ	Brasileira
26	Suzy Emidio Ribeiro	Pesquisadora	082.878.446-90	280045246 DETRAN-RJ	Brasileira
27	Lucas Henriques de Carvalho Possi	Aluno	143.334.697-40	26.760.300-9 Detran-RJ	Brasileira

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº 03/2014. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 63173632





Ministério do Meio Ambiente - MMA
 Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
 Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 45839-1	Data da Emissão: 07/11/2014 17:00	Data para Revalidação*: 07/12/2015
* De acordo com o art. 28 da IN 03/2014, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Rui Cerqueira Silva	CPF: 271.775.487-34
Título do Projeto: Rede BioM.A. Inventários: Padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica	
Nome da Instituição : UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO	CNPJ: 33.663.683/0001-16

Locais onde as atividades de campo serão executadas

#	Município	UF	Descrição do local	Tipo
1		RJ	PARQUE NACIONAL DA SERRA DOS ORGAOS	UC Federal

Atividades X Táxons

#	Atividade	Táxons
1	Captura de animais silvestres in situ	Didelphimorphia, Lagomorpha, Cingulata, Chiroptera, Rodentia
2	Coleta/transporte de amostras biológicas in situ	Chiroptera, Didelphimorphia, Lagomorpha, Rodentia, Cingulata
3	Coleta/transporte de espécimes da fauna silvestre in situ	Chiroptera (*Qtde: 20), Lagomorpha (*Qtde: 4), Cingulata (*Qtde: 4), Rodentia (*Qtde: 20), Didelphimorphia (*Qtde: 20)
4	Marcação de animais silvestres in situ	Didelphimorphia, Rodentia, Chiroptera

* Quantidade de indivíduos por espécie, por localidade ou unidade de conservação, a serem coletados durante um ano.

Material e métodos

1	Amostras biológicas (Outros mamíferos)	Fragmento de tecido/órgão, Outras amostras biológicas(orgaos para hantavíruses (FIOCRUZ)), Sangue, Ectoparasita, Animal encontrado morto ou partes (carcaça)/osso/pele
2	Método de captura/coleta (Outros mamíferos)	Armadilha de queda "pit fall", Rede de neblina, Armadilha tipo gaiola com atração por iscas ("Box Trap/Tomahawk/Sherman")
3	Método de marcação (Outros mamíferos)	Brinco, Outros métodos de marcação(anilha para morcegos)

Destino do material biológico coletado

#	Nome local destino	Tipo Destino
1	UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO	coleção

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº 03/2014. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 63173632



Página 3/5



Ministério do Meio Ambiente - MMA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 45839-1	Data da Emissão: 07/11/2014 17:00	Data para Revalidação*: 07/12/2015
-----------------	-----------------------------------	------------------------------------

* De acordo com o art. 28 da IN 03/2014, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.

Dados do titular

Nome: Rui Cerqueira Silva	CPF: 271.775.487-34
Título do Projeto: Rede BioM.A. Inventários: Padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica	
Nome da Instituição : UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO	CNPJ: 33.663.683/0001-16

Registro de coleta imprevista de material biológico

De acordo com a Instrução Normativa nº 03/2014, a coleta imprevista de material biológico ou de substrato não contemplado na autorização ou na licença permanente deverá ser anotada na mesma, em campo específico, por ocasião da coleta, devendo esta coleta imprevista ser comunicada por meio do relatório de atividades. O transporte do material biológico ou do substrato deverá ser acompanhado da autorização ou da licença permanente com a devida anotação. O material biológico coletado de forma imprevista, deverá ser destinado à instituição científica e, depositado, preferencialmente, em coleção biológica científica registrada no Cadastro Nacional de Coleções Biológicas (CCBIO).

Táxon*	Qtde.	Tipo de amostra	Qtde.	Data

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº 03/2014. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 63173632



Página 4/5



Ministério do Meio Ambiente - MMA
Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade - ICMBio
Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade - SISBIO

Autorização para atividades com finalidade científica

Número: 45839-1	Data da Emissão: 07/11/2014 17:00	Data para Revalidação*: 07/12/2015
* De acordo com o art. 28 da IN 03/2014, esta autorização tem prazo de validade equivalente ao previsto no cronograma de atividades do projeto, mas deverá ser revalidada anualmente mediante a apresentação do relatório de atividades a ser enviado por meio do Sisbio no prazo de até 30 dias a contar da data do aniversário de sua emissão.		

Dados do titular

Nome: Rui Cerqueira Silva	CPF: 271.775.487-34
Título do Projeto: Rede BioM.A. Inventários: Padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica	
Nome da Instituição : UFRJ - UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO	CNPJ: 33.663.683/0001-16

* Identificar o espécime no nível taxonômico possível.

Este documento (Autorização para atividades com finalidade científica) foi expedido com base na Instrução Normativa nº 03/2014. Através do código de autenticação abaixo, qualquer cidadão poderá verificar a autenticidade ou regularidade deste documento, por meio da página do Sisbio/ICMBio na Internet (www.icmbio.gov.br/sisbio).

Código de autenticação: 63173632



Página 5/5

Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil

Estrutura da metacomunidade de helmintos de roedores silvestres em uma área preservada da Floresta Atlântica, sudeste do Brasil

Thiago dos Santos Cardoso^{1,2}; Caryne Aparecida de Carvalho Braga³; Carla Elizabeth Macabu¹; Raquel de Oliveira Simões³; Sócrates Fraga da Costa-Neto^{4,5}; Arnaldo Maldonado Júnior¹; Rosana Gentile^{1*}; José Luis Laque⁶

¹Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz – FIOCRUZ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

²Programa de Pós-graduação em Ciências Veterinárias, Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – UFRRJ, Seropédica, RJ, Brasil

³Núcleo de Pesquisa Ecológica de Macaé, Universidade Federal do Rio de Janeiro – UFRJ, Macaé, RJ, Brasil

⁴Fiocruz Mata Atlântica, Fundação Oswaldo Cruz – FIOCRUZ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

⁵Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e Saúde, Instituto Oswaldo Cruz – FIOCRUZ, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

⁶Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro – UFRRJ, Seropédica, RJ, Brasil

Received June 8, 2018

Accepted August 10, 2018

Abstract

The helminth fauna and metacommunity structure of eight sympatric sigmodontine rodents were investigated at the Serra dos Órgãos National Park, an Atlantic Forest reserve located in the State of Rio de Janeiro, southeast Brazil. Rodents of the species *Abrawayaomys ruschii*, *Akodon montensis*, *Blarinomys breviceps*, *Delomys dorsalis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oryzomys quaeator* and *Thaptomys nigrita* were found infected with helminths. *Akodon montensis* presented the highest total helminth species richness, with six different species of helminths. The nematode *Stilestrongylus lanfrediae* was the most abundant and prevalent helminth species observed. The host-parasite network analysis showed little interactions among host species. *Akodon montensis* seems to act as a keystone-species in the rodent community. This species shared the nematodes *Stilestrongylus aculeata* with *A. ruschii* and *Protospirura numidica criceticola* with *T. nigrita*, and the cestode *Rodentolepis akodontis* with *D. dorsalis*. The congeners host species *O. flavescens* and *O. nigripes* shared the nematodes *Guerrerostrongylus zetta* and *S. lanfrediae*. The rodents *B. breviceps* and *O. quaeator* did not share any helminths with other hosts. The helminth metacommunity showed a random pattern on both infracommunity and component community levels, indicating different responses by each helminth species to the environmental gradient.

Keywords: Elements of metacommunity structure, network analysis, parasitism, small mammals.

Resumo

Foram investigadas a helmintofauna e suas estruturas da metacomunidade em oito roedores sigmodontíneos simpátricos ao longo do Parque Nacional da Serra dos Órgãos, uma reserva de Mata Atlântica no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Roedores das espécies *Abrawayaomys ruschii*, *Akodon montensis*, *Blarinomys breviceps*, *Delomys dorsalis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Oligoryzomys nigripes*, *Oryzomys quaeator* e *Thaptomys nigrita* foram infectados por helmintos. *Akodon montensis* apresentou a maior riqueza total de espécies de helmintos, com seis espécies. O nematoide *Stilestrongylus lanfrediae* foi a espécie de helminto com maior abundância e prevalência. A análise de rede parasito-hospedeiro mostrou poucas interações entre as espécies hospedeiras e *A. montensis* atuou como uma espécie-chave na comunidade de roedores. Esta espécie compartilhou os nematoides *Stilestrongylus aculeata* com *A. ruschii* e *Protospirura numidica criceticola* com *T. nigrita*, e o cestóide *Rodentolepis akodontis* com *D. dorsalis*. As espécies congêneres *O. flavescens* e *O. nigripes* compartilharam os nematoides *Guerrerostrongylus zetta* e *S. lanfrediae*. Os roedores *B. breviceps* e *O. quaeator* não compartilharam helmintos com outros hospedeiros. A metacomunidade de helmintos mostrou um padrão aleatório em ambos os níveis, comunidade componente e infracommunidade, indicando diferentes respostas de cada espécie de helminto ao gradiente ambiental.

Palavras-chaves: Elementos de estrutura de metacomunidade, análise de rede, parasitismo, pequenos mamíferos.

*Corresponding author: Rosana Gentile. Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz – FIOCRUZ, Avenida Brasil, nº 4365, CEP 21040-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil. e-mail: rgentile@ioc.fiocruz.br



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.



HELMINTH COMMUNITY STRUCTURE OF TWO SIGMODONTINE RODENTS IN SERRA DOS ÓRGÃOS NATIONAL PARK, STATE OF RIO DE JANEIRO, BRAZIL

Thiago dos Santos Cardoso^{1,2*}, Carla Elizabeth Macabu¹, Raquel de Oliveira Simões^{1,3}
Arnaldo Maldonado Junior¹, José Luis Luque³ & Rosana Gentile¹

¹Fundação Oswaldo Cruz, Instituto Oswaldo Cruz, Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Av. Brasil 4365, CEP 21040-360, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

²Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Parasitologia Animal, Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, BR 465 – Km 7, CEP 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil.

³Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Departamento de Parasitologia Animal, BR 465 – Km 7, CEP 23851-970, Seropédica, RJ, Brazil.

E-mails: thgo_cardoso@yahoo.com.br (*corresponding author); carlamacabu@yahoo.com.br; raquel83vet@gmail.com; maldonad@ioc.fiocruz.br; luqueufrj@gmail.com; rgentile@ioc.fiocruz.br

Abstract: The fauna and community structure of the helminths of two sympatric sigmodontine rodent hosts, *Akodon montensis* (Thomas, 1913) and *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Rodentia, Cricetidae) were studied in two areas of an Atlantic Forest reserve, the Serra dos Órgãos National Park in Petrópolis and Teresópolis municipalities, state of Rio de Janeiro, Brazil. During the study, 127 rodents were collected, among which 63 were parasitized (approximately 50%). The helminths recovered from *A. montensis* were the nematodes *Protopirura numidica criceticola*, *Stilestrongylus aculeata*, *Stilestrongylus eta*, *Stilestrongylus lanfrediae* and *Trichofreitasia lenti*; the trematode *Canaania obesa* and the cestode *Rodentolepis akodontis*. *Oligoryzomys nigripes* was infected by *Avellaria* sp., *Guerrerostrongylus zetta*, *T. lenti* and *S. lanfrediae*. Complete host specificity was observed in all helminth species only in Petrópolis; although *T. lenti* and *S. lanfrediae* were shared between host species in Teresópolis. *Stilestrongylus aculeata*, *S. eta* and *S. lanfrediae* had the greatest abundance, i.e. considering all hosts, and intensity, i.e. considering only infected hosts, in the study. *Stilestrongylus lanfrediae* and *G. zetta* were the most prevalent species. *Guerrerostrongylus zetta* and *S. lanfrediae* had higher abundance and prevalence in adult hosts. The latter species also had higher abundance and prevalence in male hosts. *Stilestrongylus aculeata* and *S. eta* had higher prevalence in young female hosts, and *T. lenti*, higher abundance in males and higher prevalence in adult females of *A. montensis*. Only the helminth community of *O. nigripes* in Teresópolis followed a nested pattern of species distribution. All the other helminth communities in *A. montensis* and *O. nigripes* had random patterns of species distribution. The results suggest the existence of intrinsic characteristics between hosts and parasites as well as different patterns of associations in those interactions with the environment.

Keywords: *Akodon montensis*; Atlantic Forest; host-parasite interaction; *Oligoryzomys nigripes*; parasitism.