

UFRRJ
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

TESE

**Helmintofauna de *Columba livia* (Aves, Columbidae), no Município de Juiz
de Fora, Minas Gerais, Brasil:
Aspectos da ecologia, morfologia e sistemática**

Sthefane D`ávila de Oliveira e Paula

2007



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

**HELMINTOFAUNA DE *Columba livia* (AVES, COLUMBIDAE), NO
MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS, BRASIL:
ASPECTOS DA ECOLOGIA, MORFOLOGIA E SISTEMÁTICA**

STHEFANE D'ÁVILA DE OLIVEIRA E PAULA

Sob a Orientação da Professora
Maria de Lurdes de Azevedo Rodrigues

e Co-orientação da Professora
Elisabeth Cristina de Almeida Bessa

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 Parasitologia Veterinária

Seropédica, RJ
Fevereiro de 2007

636.5960896

96

P324h

T

Paula, Sthefane D'ávila de
Oliveira, 1978-

**Helmintofauna de Columba livia (Aves,
Columbidae), no município de Juiz de Fora,
Minas Gerais, Brasil: aspectos da ecologia,
morfologia e sistemática / Sthefane D'ávila de
Oliveira e Paula. – 2007.**

xiv, 146 f. : il.

Orientadora: Maria de Lurdes de
Azevedo Rodrigues.

Tese (doutorado) – Universidade
Federal Rural do Rio de Janeiro,
Instituto de Veterinária.

Bibliografia: f. 141-146.

1. Pombo - Parasito - Teses. 2.
Pombo - Ecologia - Teses. 3. Pombo
- Morfologia - Teses. 4. Helminto
- Teses. I. Rodrigues, Maria de
Lurdes de Azevedo, 1955. II.
Universidade Federal Rural do Rio
de Janeiro. Instituto de
Veterinária. III. Título.

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

STHEFANE D'ÁVILA DE OLIVEIRA E PAULA

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 Parasitologia Veterinária.

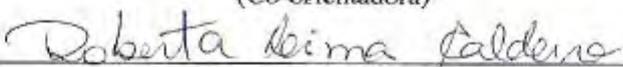
Tese aprovada em 15/02/2007



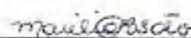
Maria de Lurdes de Azevedo Rodrigues (Ph.D.) UFRRJ
(Orientadora)



Elisabeth Cristina de Almeida Bessa (Ph.D.) UFJF
(Co-orientadora)



Roberta Lima Caldeira (Ph.D.) FIOCRUZ



Marília Carvalho Brasil Sato (Ph.D.) UFRRJ



Cláudia Maria Leal Bevilaqua (Ph.D.) UECE

Dedico esta tese a todas as pessoas que, pelo seu amor e amizade, foram essenciais para a conclusão deste trabalho. A minha amiga e mestra Elisabeth Cristina de Almeida Bessa, que ao longo dos últimos sete anos, além da sua valorosa amizade, tem me oferecido inúmeras oportunidades de crescimento pessoal e profissional. A Maria do Carmo Pedroso Dias, por ter me acolhido, com tamanha generosidade e carinho. A Roberto Júnio Pedroso Dias, que conhece este trabalho quase tanto quanto eu, por sua ajuda em todas as circunstâncias, seu amor e amizade, sua lealdade e devoção. Aos meus pais, Lúcia e Gilberto, cuja abnegação e amor são as razões primeiras desta e de todas as conquistas da minha vida. `As minhas amadas irmãs, Danielle, Maria Angélica e Clarissa, por sua ajuda, alegria, amor, sempre, não importando o tempo e a distância.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por tantas oportunidades e pessoas maravilhosas que me acompanharam neste percurso.

A professora Maria de Lurdes de Azevedo Rodrigues, por ter me recebido em seu laboratório, como sua orientada, e me ajudado a realizar este trabalho. Obrigada por todas as orientações e por todas as lições que aprendi com seu exemplo e experiência.

A professora Elisabeth Cristina de Almeida Bessa, por acreditar e confiar tanto em mim. Agradeço por todas as oportunidades, pelo carinho e amizade que dedica aos seus orientados, por seu empenho em nos fazer crescer, por pensar sempre no nosso futuro!

A Roberto Júnio Pedroso Dias, por ser uma parte tão importante de tudo o que eu faço! Obrigada por todas as contribuições, por toda a ajuda, pelo incentivo e, principalmente, pela inspiração... Pelos nossos planos, pelos nossos sonhos, que serão realizados, tenho certeza!

A minha mãe, Lúcia Helena Alves de Oliveira, cujo amor e devoção me ajudaram a abrir os caminhos, a não desistir, a ter esperança. Obrigada pelo trabalho silencioso de velar por mim, de acreditar, de cuidar...

Ao meu pai, Gilberto Tarciso de Paula, por ter me acolhido nesta vida, com amor. Obrigada por ter enfrentado todas as dificuldades com coragem e propiciado todas as oportunidades para o meu crescimento.

A Danielle D'ávila de Oliveira e Paula, por seu amor, sua dedicação de irmã mais velha... Obrigada por toda a ajuda nos momentos difíceis, por seus planos que alimentam a alma, por seu exemplo que tanto me ajuda a viver melhor, a prestar atenção nos detalhes mais lindos da vida.

A Maria Angélica de Oliveira e Paula, porque viver ao seu lado é pura leveza e alegria! E você e a Clarissa, juntas, é pura euforia! Muito obrigado por estar ao meu lado por tantos anos, me ajudando a melhorar, me amparando, me fazendo sorrir.

A Clarissa de Oliveira e Paula, por seu imenso carinho... Muito obrigada por me ajudar sempre e se preocupar. Obrigada por me mostrar coisas que eu jamais veria, se não fosse por seus olhos!

Aos meus queridos amigos do laboratório de Biologia de Moluscos e Helmintos e do Núcleo de Malacologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, por sua amizade e carinho!

Pela ajuda em tantos detalhes desta tese, ao longo desses anos... Paula, Fabiano, Eloá, Carla, Flávia, Camilla, Liliane, Lidiane, Maria Alice, espero sempre contar com a amizade de vocês!

A Camilla de Medeiros de Carvalho, agradeço pela compreensão nos momentos em que não tive tempo para auxiliá-la, pela ajuda essencial no laboratório. Obrigada pelas nossas conversas descontraídas e pela amizade tão doce!

A Paula Ferreira dos Santos, pelo companheirismo, pela disponibilidade em ajudar, sempre, pelo auxílio no laboratório. Obrigada por tudo o que aprendi com você, pela sua lealdade e sinceridade!

A Eloá Arévalo Gomes, agradeço pela compreensão e amizade, pela convivência amiga!

A Flávia Oliveira Junqueira, por tudo o que aprendo com a nossa convivência, por seu carinho e respeito.

A Carla do Nascimento, obrigada pela confiança, pela amizade sincera! Por compreender os momentos de “correria”, nos quais não pude te auxiliar.

A Omar dos Santos Carvalho, por sua generosidade em me receber no Laboratório de Helmintoses intestinais, do Centro de pesquisas Renné Rachou. Obrigada pela oportunidade de aprendizado e crescimento pessoal. Aos pesquisadores Roberta Lima Caldeira, Liana Janotti-Passo, Cristiane Lafeté, Cristiano Massara, aos alunos Pollanah, Tatiana, Larissa, Ronaldo, Fabiana, Luciana, Paula, Kelly, as secretárias Simone e Sandra e aos funcionários Cíntia e Zezinho, por me acolherem neste laboratório, durante um ano. Foi uma oportunidade inestimável e um prazer imenso conviver com vocês.

A Roberta Lima Caldeira agradeço pela orientação no desenvolvimento do estudo molecular. Obrigada por sua amizade e por seu exemplo, por sua imensa generosidade! Aprendi muito com você durante este período e o carinho e admiração que sinto vão estar comigo por toda a vida.

A Cristiane Lafeté agradeço por todas as orientações e pela oportunidade de conviver e aprender com você. Obrigada por sua disponibilidade!

A Liana Janotti-Passos, agradeço por todo o auxílio no desenvolvimento dos experimentos do estudo molecular, pela convivência amiga!

A Pollanah Martins Lira, por sua amizade e companheirismo. Obrigada pela companhia diária, tão alegre e tão sincera! Aprendi muito contigo e nunca te esquecerei!

A Simone da Silva, por todo o auxílio em inúmeras ocasiões! Por sua alegria e dedicação!

A Samanta Marengo por sua inestimável amizade e por tudo o que aprendi contigo.

A Pedro Paulo Manso e Ester Maria Motta, do Laboratório de Patologia do Instituto Oswaldo Cruz, pelo auxílio na execução do estudo de microscopia confocal.

Aos amigos Fabiano Mattos Vieira e Adriano Reder, por sua amizade, pelo auxílio com os índices ecológicos, sistemática de helmintos e por tudo mais que aprendi sobre helmintologia, apenas convivendo com vocês!

Aos queridos professores do Departamento de Zoologia e do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, pelo incentivo constante, pela amizade, por todas as lições!

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, na pessoa do atual coordenador, Professor Fábio Prezoto, por oferecer a infraestrutura necessária ao desenvolvimento deste trabalho.

`A Marlu, por todo o auxílio e disponibilidade, sempre.

`A Rosângela, por seu carinho, por seus conselhos, por seu sorriso amigo!

`A Professora Sueli de Souza Lima, por toda a ajuda durante a elaboração do projeto da tese e o desenvolvimento do trabalho. Obrigada por seu carinho e dedicação, por sua simplicidade e sabedoria ao nos ensinar!

`A Professora Marta D'Agosto por seu exemplo de força e luta! Muito obrigada por seu carinho inestimável!

Ao Professor Artur Andriolo por sua amizade e por seu exemplo possibilitar tantas perspectivas novas para a vida!

Aos mestrandos do PPGCB, da UFJF, pela convivência e amizade, pela alegria e aprendizado!

`A Raquel Silva Lisboa, por sua amizade tão especial. Obrigada por ter me acolhido em Seropédica e me ajudado a ver o lado bom e leve da vida! Nunca esquecerei você!

A todos os amigos do Curso de Pós-Graduação em Parasitologia Veterinária, Franziska, Alessandra, Carina, Luiz Eduardo e tantos outros, com que aprendi muito!

A Clélia Melo, por sua amizade e carinho! Conviver com você foi muito bom! Obrigada por todas as sugestões a respeito da tese!

Aos professores Jairo Pinheiro e Solange Brandolini, por todas as sugestões e contribuições a este trabalho.

Aos professores do Departamento de Parasitologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro por tudo o que aprendi com vocês.

`A Coordenadora do Cuso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Professora Maria Júlia Salim Pereira, por todo o trabalho que contribui para o crescimento de todos. `As Secretárias e demais funcionários pela atenção e disponibilidade.

BIOGRAFIA

Sthefane D'ávila de Oliveira e Paula, nasceu em Barra Mansa, estado do Rio de Janeiro, no dia cinco de maio de 1978. Filha de Lúcia Helena Alves de Oliveira e Gilberto Tarciso de Paula e irmã de Danielle D'ávila de Oliveira e Paula, Maria Angélica de Oliveira e Paula e Clarissa de Oliveira e Paula, viveu toda a infância e adolescência em Barra Mansa. Graças ao exemplo de seus pais, desenvolveu o amor pelas artes e pelo mundo natural. Estudou no colégio Nossa Senhora do Amparo até o primeiro ano do ensino médio e, posteriormente, cursou o segundo e terceiro ano, no colégio Verbo Divino. Em 1996, aos 17 anos de idade, ingressou no curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, Minas Gerais. Já no primeiro ano do curso, iniciou estágio no Setor de Malacologia, sob a orientação do Professor Maury Pinto de Oliveira. Entre os anos de 1996 e 2000, realizou estudos de iniciação científica sobre sistemática de moluscos poliplacóforos e comportamento de moluscos terrestres. Também participou de um projeto de extensão, acompanhando visitas programadas de escolares ao setor de malacologia. Durante este período, desfrutando da convivência diária com o Professor Maury Pinto de Oliveira e da estrutura que este malacologista havia construído durante anos de trabalho, aprimorou seus conhecimentos sobre sistemática, conchiliologia, morfologia, comportamento e biologia de moluscos. Pouco antes de se formar, foi orientada pela Professora Elisabeth Cristina de Almeida Bessa, na realização da Monografia de Conclusão de Curso, intitulada “Influência de fatores bióticos e abióticos sobre o comportamento e a biologia de moluscos pulmonados”. No ano 2001, foi aprovada em primeiro lugar, na seleção do Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Mestrado em Comportamento e Biologia Animal, da Universidade Federal de Juiz de Fora. Durante o mestrado, sob a orientação da Professora Elisabeth Bessa, realizou estudos sobre comportamento e biologia de moluscos terrestres. Além disso, teve a oportunidade de realizar estudos sobre outros grupos de animais, como insetos sociais, sob a orientação dos professores Fábio Prezoto, Kleber Del Claro e Edilberto Giannotti e protozoários ciliados, em parceria com Roberto Júnio Pedroso Dias e a professora Marta D'Agosto. cursando as disciplinas oferecidas pelas Professoras Elisabeth Bessa e Sueli de Souza Lima, durante o Bacharelado e o mestrado, pode aprofundar seus conhecimentos sobre helmintologia e sobre as relações entre moluscos e helmintos, o que despertou em seu íntimo um grande interesse e paixão por este tema, que no futuro seria o objeto da sua tese de doutorado. No final do segundo ano do mestrado, realizou o exame de seleção para o Programa de Pós-Graduação

em Ciências Veterinárias, da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. No dia 28 de fevereiro de 2003, defendeu a dissertação de mestrado intitulada “Influência do substrato sobre o comportamento e ciclo de vida de *Subulina octona* (Bruguière, 1789) (Mollusca, Subulinidae), sob condições de laboratório”, sendo aprovada pelos membros da banca, composta pela Professora Elisabeth Bessa, Professora Suzana Amato e Professor Fábio Prezoto. Em Março, do mesmo ano, matriculou-se no Doutorado em Parasitologia Veterinária, na Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, sendo orientada pela professora Maria de Lurdes de Azevedo Rodrigues e co-orientada pela professora Elisabeth Bessa. Durante o primeiro ano de doutorado, aprimorou seus conhecimentos sobre morfologia e sistemática de helmintos, realizando disciplinas e outras atividades no laboratório da Professora Lurdes Rodrigues. No segundo ano, retornou a Juiz de Fora, sendo grande parte dos experimentos da tese realizados na Universidade Federal de Juiz de Fora. No ano de 2005, teve a oportunidade de desenvolver um experimento da tese no Laboratório de Helmintos intestinais, do Centro de Pesquisas René Rachou – Fiocruz, Belo Horizonte, sob a orientação da Dra Roberta Lima Caldeira e Dr Omar dos Santos Carvalho. Durante um ano de permanência no Laboratório de Helmintos Intestinais, pode aprender técnicas de análise molecular e de identificação de moluscos do gênero *Biomphalaria*, por meio do estudo da morfologia. Durante o doutorado, desenvolveu outros trabalhos, no Laboratório de Biologia de Moluscos e Helmintos, em parceria com a Professora Elisabeth Bessa, consolidando um laço de forte amizade e uma parceria profissional, com o desenvolvimento de diferentes projetos, orientação em Iniciação Científica e participação em disciplinas ministradas por esta professora.

RESUMO

O conhecimento da helmintofauna de *Columba livia*, no Brasil, teve início com as investigações a respeito do parasitismo em animais domésticos. Esses helmintos foram relativamente bem estudados, sob o aspecto faunístico. No entanto, existem lacunas no conhecimento da morfologia, sistemática e ecologia das espécies. O conhecimento sobre a morfologia e, conseqüentemente, os caracteres utilizados na sistemática, se restringem quase totalmente às informações que a microscopia de luz pode fornecer. Não existem estudos sobre a ecologia das infracomunidades desses parasitos, no Brasil. Além disso, as relações entre algumas espécies ainda são incertas, sendo necessária a revisão da posição taxonômica e filogenética desses helmintos. O presente trabalho teve como objetivos gerais: 1- conhecer a helmintofauna de *C. livia*, no município de Juiz de Fora, Minas Gerais; 2- determinar a estrutura da comunidade desses helmintos; 3- elucidar questões relativas à morfologia, sistemática e ecologia de algumas das espécies componentes dessa comunidade. Para este fim, foram necropsiadas 35 aves e os helmintos coletados foram processados segundo as técnicas helmintológicas convencionais e quantificados. Foram calculados o índice de dispersão, para determinar o padrão de distribuição das infrapopulações; o índice de concentração de dominância de Simpson, para avaliar a presença de espécie dominante na estrutura da comunidade e o índice de Brillouin (*H*), para determinar a diversidade parasitária da comunidade. O estudo helmintológico revelou a presença de duas espécies de digenéticos, *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (prevalência 51.42%, intensidade média 288.8 ± 403.86 e abundância média 148 ± 320.9) e *T. inopina* (prevalência 2.85% e abundância média 0.68 ± 4.05); cinco espécies de cestóides, *Raillietina allomyodes* (prevalência 34.28%, intensidade média 6.66 ± 9.14 e abundância média 2.28 ± 6.11), *Raillietina* sp. (prevalência 37.14%, intensidade média 9 ± 10.68 e abundância média 3.34 ± 7.7), *Skrjabinia bonini* (prevalência 20%, intensidade média 2.14 ± 1.21 e abundância média 0.42 ± 1), *Skrjabinia* sp. (prevalência 5.7%, intensidade média 6 ± 7 e abundância média 0.34 ± 7) e *Fuhrmanneta* sp. (prevalência 2.85% e abundância média 0.028 ± 0.16) e quatro espécies de nematóides, *Baruscapillaria obsignata* (prevalência 51.42%, intensidade média 29.72 ± 44.2 e abundância média 15.28 ± 34.7); *Ascaridia columbae* (prevalência 51.42%, intensidade média 60.55 ± 79.88 e abundância média 31.14 ± 64.2); *Tetrameres fissipina* (prevalência 14.28%, intensidade média 346.3 ± 504.4 e abundância média 49.42 ± 212.1) e *Synhimanthus (Dyspharynx) nasuta* (prevalência 2.85% e abundância média 0.028 ± 0.16). Aspectos da taxonomia e ecologia das infrapopulações de *B. obsignata* foram abordados e os resultados discutidos em termos dos possíveis fatores com influência nos processos que levam à restrição de nicho e razões sexuais enviesadas. Adicionalmente, foram realizados estudos sobre a morfologia e sistemática de algumas das espécies componentes. Aspectos da morfologia de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* e *T. inopina*, foram elucidados utilizando-se como ferramenta a microscopia de varredura a laser confocal. Um estudo filogenético de espécies dos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia*, foi realizado através da análise de seqüências da região espaçadora transcrita interna 2 (ITS2) do DNA ribossomal e duas espécies novas foram descritas.

Palavras chave: Helmintofauna, infracomunidades, morfologia, sistemática.

ABSTRACT

The aim of the present study was to obtain data on helminth fauna in *Columba livia*, in municipality of Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil; to describe the structure of the helminth infracommunities present in this host and to clarify questions concerning morphology, sistematics and ecology of some of the component species. The helminthological study of 35 hosts revealed the presence of two digenetic trematodes, *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (prevalence 51.42%, mean intensity 288.8 ± 403.86 and mean abundance 148 ± 320.9) and *T. inopina* (prevalence 2.85% and mean abundance 0.68 ± 4.05); five cestodes, *Raillietina allomyodes* (prevalence 34.28%, mean intensity 6.66 ± 9.14 and mean abundance 2.28 ± 6.11), *Raillietina* sp. (prevalence 37.14%, mean intensity 9 ± 10.68 and mean abundance 3.34 ± 7.7), *Skrjabinia bonini* (prevalence 20%, mean intensity 2.14 ± 1.21 and mean abundance 0.42 ± 1), *Skrjabinia* sp. (prevalence 5.7%, mean intensity 6 ± 7 and mean abundance 0.34 ± 7) and *Fuhrmanneta* sp. (prevalence 2.85% and mean abundance 0.028 ± 0.16) and four nematodes, *Baruscapillaria obsignata* (prevalence 51.42%, mean intensity 29.72 ± 44.2 and mean abundance 15.28 ± 34.7); *Ascaridia columbae* (prevalence 51.42%, mean intensity 60.55 ± 79.88 and mean abundance 31.14 ± 64.2); *Tetrameres fissipina* (prevalence 14.28%, mean intensity 346.3 ± 504.4 and mean abundance 49.42 ± 212.1) and *Synhmanthus (Dyspharynx) nasuta* (prevalence 2.85% and mean abundance 0.028 ± 0.16). Among the examined hosts, 97.2 % were found parasitized by at least one helminth species. In accordance with the prevalence of each species *T. bragai*, *A. columbae* and *B. obsignata* were considered secondary species and *T. inopina*, *T. fissipina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes*, *Raillietina* sp. and *Fuhrmanneta* sp. were considered satellite species. All the species exhibited aggregate distributions, wich is the most common distribution pattern in helminth populations. Taxonomic and ecologic aspects of *B. obsignata* infrapopulations were analised and the results are discussed in terms of possible factors influencing the processes that lead to niche restriction and biased sex ratios in parasite infrapopulations. Additionally, studies on morphology and sistematics of some component species were performed. *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* and *T. inopina* specimens were analised by means of confocal laser scanning microscopy. Two new species of *Raillietina* and *Skrjabinia* were described and the sequences of the ITS2 ribosomal DNA of these species were determined and combined with other available *Raillietina* and *Skrjabinia* sequences in GenBank, in order to perform a phylogenetic study.

Key words : Helminth fauna, infracommunities, morphology, sistematics.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	1
2 REVISÃO DE LITERATURA.....	4
2.1 Helmintofauna de <i>Columba livia</i>	4
2.2 Novas tecnologias aplicadas ao estudo da morfologia de trematódeos.....	7
2.3 Restrição de nicho e razão sexual em infrapopulações de nematóides.....	9
CAPÍTULO I. COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE <i>Columba livia</i> (GMELIN, 1798) (AVES, COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS BRASIL.....	15
Resumo.....	16
Abstract.....	17
1 Introdução.....	18
2 Material e Métodos.....	19
3 Resultados.....	20
3.1 Comunidade componente.....	20
3.2 Infracomunidades parasitárias.....	28
4 Discussão.....	29
5 Referências Bibliográficas.....	31
CAPÍTULO II. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE <i>Baruscapillaria obsignata</i> (NEMATODA, CAPILLARIIDAE), PARASITO DE <i>Columba livia</i> (AVES, COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS, BRASIL.....	34
Resumo.....	35
Abstract.....	39
1 Introdução.....	37
2 Material e Métodos.....	38
3 Resultados.....	39
4 Discussão.....	42
5 Referências Bibliográficas.....	46
CAPITULO III. ESTUDO MORFOMÉTRICO E ASPECTOS TAXONÔMICOS DE	

<i>Baruscapillaria obsignata</i> (NEMATODA, CAPILLARIIDAE), PARASITO DE <i>Columba livia</i> (AVES, COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS, BRASIL.....	49
Resumo.....	50
Abstract.....	51
1 Introdução.....	52
2 Material e Métodos.....	54
3 Resultados.....	55
3.1 Dados morfológicos e morfométricos.....	55
3.1.1 Fêmeas.....	55
3.1.2 Machos.....	55
3.1.3 Habitat.....	55
4 Discussão.....	58
5 Referências Bibliográficas.....	62
CAPÍTULO IV. ESTUDO MORFOLÓGICO E MORFOMÉTRICO DE ADULTOS PRÉ-OVÍGEROS E PÓS-OVÍGEROS DE <i>Tanaisia (Paratanaisia) bragai</i> (SANTOS, 1934) (DIGENEA, EUCOTYLIDAE).....	64
Resumo.....	65
Abstract.....	66
1 Introdução.....	67
2 Material e Métodos.....	69
3 Resultados.....	70
4 Discussão.....	76
5 Referências Bibliográficas.....	80
CAPÍTULO V. MORFOLOGIA DE <i>Tanaisia (Paratanaisia) bragai</i> (SANTOS, 1934) E <i>T. inopina</i> (FREITAS, 1951) (DIGENEA, EUCOTYLIDAE), OBSERVADA ATRAVÉS DA MICROSCOPIA DE VARREDURA A LASER CONFOCAL.....	83
Resumo.....	84
Abstract.....	85
1 Introdução.....	86
2 Material e Métodos.....	87
2.1 Parasitos.....	87

2.2 Análise morfológica.....	87
3 Resultados.....	88
3.1 Musculatura.....	88
3.1.1 Parede corporal.....	88
3.1.2 Estruturas de fixação.....	89
3.1.3 Sistema digestório.....	94
3.1.4 Ductos do sistema reprodutor.....	94
3.2 Morfologia do sistema reprodutor.....	94
4 Discussão.....	102
5 Referências Bibliográficas.....	105
CAPÍTULO VI. DESCRIÇÃO DE DUAS ESPÉCIES NOVAS E ANÁLISE COMPARATIVA DAS SEQUÊNCIAS DA REGIÃO ITS2 DO RDNA DE ESPÉCIES DOS GÊNEROS <i>Raillietina</i> E <i>Skrjabinia</i> (CESTODA, CYCLOPHYLIDEA, DAVAINEIDAE)	107
Resumo.....	108
Abstract.....	109
1 Introdução.....	110
2 Material e Métodos.....	112
2.1 Parasitos.....	112
2.2 Estudo molecular.....	112
2.2.1 Extração do DNA.....	112
2.2.2 Amplificação da região ITS2 do rDNA pela PCR.....	112
2.2.3 Clonagem e sequenciamento dos produtos da PCR.....	113
2.2.4 Análise das seqüências	113
2.2.5 Análises filogenéticas.....	113
3 Resultados.....	114
3.1 Descrição das espécies.....	114
3.2 Análises filogenéticas.....	124
4 Discussão.....	126
5 Referências Bibliográficas.....	135
CONCLUSÕES GERAIS.....	140
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	141

1 INTRODUÇÃO GERAL

O pombo doméstico, originário da costa mediterrânea européia, foi introduzido em diversos países do mundo, como animal ornamental. No Brasil, a introdução desta espécie ocorreu no século XVI e até os dias de hoje essa ave apresenta-se bem adaptada ao ambiente urbano (SICK, 1997). O conhecimento da helmintofauna de *Columba livia* (Gmelin, 1798) no Brasil teve início com as investigações a respeito do parasitismo em animais domésticos, com publicação de listas de espécies de helmintos, seus hospedeiros e distribuição geográfica (PINTO; ALMEIDA, 1935; GIOVANNONI; KULLAK, 1947; FREITAS, 1957; COSTA; FREITAS, 1959 e 1970; FREIRE, 1968; MARTINS; FREITAS, 1975; COSTA et al., 1986). Paralelamente às investigações faunísticas, foram produzidos estudos taxonômicos e descrições de espécies novas (SANTOS, 1934; FREITAS; ALMEIDA, 1935; FREITAS, 1951; FRANCO, 1965; CARNEIRO et al., 1975), além dos relatos de ocorrência e prevalência (FREITAS, 1946; PORTUGAL et al., 1972; ROLAS, 1976; FEDERMAN et al. 1979; SILVA et al., 1990). Os estudos mais recentes tratam principalmente da patologia causada nos hospedeiros definitivos e ciclo de vida (KELLER; ARAÚJO, 1992; BRANDOLINI et al., 1997; PINTO et al., 2004), não existindo estudos sobre a ecologia das infracomunidades de helmintos em *C. livia*, no Brasil.

Os helmintos parasitos de *C. livia* foram relativamente bem estudados, sob o aspecto faunístico. No entanto, o conhecimento disponível sobre a morfologia das espécies e consequentemente, os caracteres utilizados na sistemática dos diferentes grupos, se restringe, quase totalmente, às informações que a microscopia de luz pode fornecer. Este é o caso de espécies de digenéticos, cujas relações ainda não estão bem estabelecidas. Portanto, estudos que acrescentem novas informações a respeito da morfologia dos diferentes estágios de desenvolvimento têm contribuído para o esclarecimento das relações entre as espécies e a revisão da posição taxonômica e filogenética desses trematódeos.

As novas tecnologias aplicadas à microscopia têm proporcionado grandes avanços em estudos sobre a morfologia de diversas espécies de trematódeos digenéticos (ROBSON; ERASMUS, 1970; MAIR et al., 1998a,b e 2000; ABDUL-SALAM; SREELATHA, 2000 e 2004; STEWART et al., 2003; HALTON, 2004; NEVES et al., 2004 e 2005). Os conhecimentos que emergiram desses estudos permitiram o surgimento de novas

interpretações de aspectos da biologia dos parasitos, e uma maior compreensão dos processos fisiológicos, imunológicos e bioquímicos que permeiam a relação parasito-hospedeiro (HALTON, 2004). Novas estruturas morfológicas puderam ser visualizadas e seus papéis funcionais foram elucidados, permitindo a inclusão de novos caracteres na taxonomia e sistemática de diferentes grupos de trematódeos. A microscopia de varredura a laser confocal se revelou uma ferramenta importante para a elucidação da morfologia e organização de estruturas morfológicas internas de indivíduos adultos (MAIR et al. 1998a,b e 2000; NEVES et al., 2004 e 2005) e de formas larvais (STEWART et al., 2003) de diversas espécies.

Dentre os cestóides parasitos de *C. livia*, os mais comumente referidos são as espécies do antigo gênero *Raillietina*, representado atualmente pelos gêneros *Raillietina*, *Skrjabinia*, *Paroniella* e *Fuhrmanneta*. Segundo Mariaux (1996), este é um dos grupos de cestóides que se tornaram excessivamente complexos em função de uma história prolongada de descrições pobres, sinonímia extensa e escassez de caracteres taxonômicos para a distinção das espécies.

Atualmente, a utilização de sequências de nucleotídeos (FORONDA et al., 2004), assim como características ultra-estruturais (BÂ et al., 2005a,b), despontam como promissoras ferramentas adicionais para a distinção dos gêneros e espécies. Essas novas abordagens podem contribuir muito para a reorganização deste grupo e compreensão das suas relações filogenéticas, uma vez que a morfologia apresenta limitações.

O presente trabalho teve como objetivos gerais: 1- conhecer a helmintofauna de *C. livia*, no município de Juiz de Fora, Minas Gerais; 2- determinar a estrutura da comunidade de helmintos; 3- elucidar questões relativas à morfologia, sistemática e ecologia de algumas das espécies componentes dessa comunidade.

De acordo com estes objetivos, este estudo foi dividido em seis capítulos. No primeiro e segundo capítulos, são apresentados dois estudos ecológicos. O capítulo I apresenta um estudo realizado no intuito de conhecer a estrutura e composição da comunidade de helmintos de *C. livia*, ao nível de infracomunidade e de comunidade componente. O capítulo II apresenta um estudo das infrapopulações de *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945) (Nematoda, Capillariidae).

No terceiro capítulo, são apresentados aspectos da morfologia e sistemática de *B. obsignata*.

No quarto e quinto capítulos, são apresentados dois estudos sobre a morfologia de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934) e *T. inopina* (Freitas, 1951) (Digenea, Eucotyliidae), utilizando como ferramenta a microscopia de varredura a laser confocal.

Finalmente, no sexto capítulo, são descritas duas espécies novas dos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia*, com base na morfologia do escólice, proglótides maduras e grávidas. Além disso, é apresentado um estudo comparativo das seqüências de nucleotídeos da região espaçadora transcrita interna 2 (ITS2) do DNA ribossomal dessas duas espécies novas e de outras espécies dos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia* (Cestoda, Davaineidae).

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Helmintofauna de *Columba livia*

O pombo doméstico, originário da costa mediterrânea européia, foi introduzido no Brasil, no século XVI e até os dias de hoje apresenta-se bem adaptado ao ambiente urbano (SICK, 1997). O conhecimento da helmintofauna de *Columba livia* (Gmelin, 1798), no Brasil, teve início com as investigações a respeito do parasitismo em animais domésticos (PINTO; ALMEIDA, 1935; GIOVANNONI; KULLAK, 1947; FREITAS, 1957; COSTA; FREITAS, 1959 e 1970; FREIRE, 1968; MARTINS; FREITAS, 1975; COSTA et al., 1986).

Paralelamente às investigações faunísticas, foram produzidos estudos taxonômicos e descrições de espécies novas (SANTOS, 1934; FREITAS; ALMEIDA, 1935; FREITAS, 1951; FRANCO, 1965; CARNEIRO et al., 1975), além dos relatos de ocorrência e prevalência (FREITAS, 1946; PORTUGAL et al., 1972; ROLAS, 1976; FEDERMAN et al. 1979; SILVA et al., 1990).

Costa e Freitas (1970), em sua lista de helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil, relacionaram *Tanaisia bragai*, *Raillietina bonini*, *Capillaria columbae*, *Ascaridia columbae*, *Dispharynx spiralis* e *Tetrameres fissipina* como parasitos de *C. livia*. Carneiro et al. (1975) registraram a presença de *A. columbae*, *T. bragai*, *C. columbae*, *Raillietina* sp. e *T. confusa*, em pombos na cidade de Goiânia, Goiás. Costa et al. (1986) registraram a presença de *Capillaria columbae* (Rudolphi, 1819), *Ascaridia columbae*, *Raillietina allomyodes* e *Raillietina bonini*, no intestino delgado e *Tanaisia bragai*, nas vias urinárias de *C. livia*, em grande parte dos estados brasileiros. Silva (1990) relatou parasitismo em *C. livia* por *D. spiralis* (prevalência 2.8%), *R. bonini* (45.71%), *T. bragai* (42.85%), *C. columbae* (25.7%) e *A. columbae* (11.42%), no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro.

A primeira espécie de helminto da família Capillariidae relatada parasitando *Columba livia* (Linnaeus) (Columbidae), no Brasil, foi *Capillaria dujardini* Travassos, 1914. Em 1914, Travassos renomeou a espécie *Trichosoma columbae* Rudolphi, 1819 (Read, 1949) como *Capillaria dujardini*. O autor validou o gênero *Capillaria* e considerou a denominação *columbae* como *nomen nudum*. Em 1915, em seu trabalho sobre as espécies brasileiras do gênero *Capillaria* (*sensu* Zeder 1800), Travassos colocou *C. columbae* na lista de nomes que deveriam desaparecer. Entretanto, a denominação *Capillaria columbae* ainda permaneceu em uso (GRAYBILL, 1924; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937; LEVINE, 1938;

COSTA; FREITAS, 1970; CARNEIRO et al. 1975; COSTA et al. 1986; SILVA, 1990) e a sinonímia envolvendo os nomes *C. columbae* (Rudolphi, 1819), *C. obsignata* Madsen, 1945 e *C. dujardini* criou controvérsias a respeito da identidade dessa espécie. Morgan (1932) e Madsen (1950) consideraram *C. dujardini* sinônimo de *C. obsignata* e *C. columbae*. Read (1949), entretanto, considerou *C. obsignata* sinônimo de *C. columbae*, mas afirmou que *C. dujardini* e *C. obsignata* são espécies diferentes. Morgan (1932), assim como Freitas e Almeida (1935), adotaram a denominação *Capillaria columbae* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1915, e consideraram *C. dujardini* sinônimo de *T. columbae*, *Calodium tenue* e *C. columbae*, mas não fizeram menção a *C. obsignata*. Levine (1980) referiu-se a *C. dujardini*, *C. obsignata* e *C. caudinflata* Molin, 1858 como espécies distintas que teriam como sinônimo a denominação *C. columbae*, mas destacou que outros autores consideraram que *C. dujardini* e *C. obsignata* são a mesma espécie. Em 1982, Moravec propôs um novo arranjo taxonômico para a família Capillariidae, reconhecendo 16 gêneros. Várias espécies antes consideradas como representantes do gênero *Capillaria*, foram redistribuídas, em gêneros que Moravec (1982) considerou como válidos e em gêneros criados por ele. Dentre os novos gêneros criados, encontra-se *Baruscapillaria* Moravec 1982, cuja espécie-tipo é *Baruscapillaria obsignata* (Madsen 1945), estando a denominação *C. dujardini*, incluída na sinonímia dessa espécie.

O trematódeo digenético *Tanaisia* (*Paratanaisia*) *bragai* constitui outra espécie de helminto descrita para *C. livia* no Brasil. A descrição de *T. bragai* foi realizada por Santos, em 1934, sob a denominação *Tarmelanea bragai*, a partir de espécimes adultos obtidos de *C. livia* e *G. gallus*. Entretanto, o ciclo de vida desta espécie foi elucidado aproximadamente 10 anos mais tarde, por Maldonado (1945), que descreveu a morfologia de todos os estágios do ciclo de vida e observou, pela primeira vez, a presença de ventosa acetabular em indivíduos adultos.

A família Eucotylidae Skrjabin, 1924, foi criada para agrupar trematódeos digenéticos monóstomos dos gêneros *Eucotyle* Cohn, 1904, *Tanaisia* Skrjabin, 1924 e *Tarmelanea* Skrjabin, 1924, parasitos dos rins e trato urinário de aves (BYRD; DENTON 1950). Posteriormente, três novos gêneros foram criados e adicionados a esta família: *Ohridia* Nezlobinsky, 1926, *Lepdopteria* Nezlobinsky e *Proshystera* Korkhaus, 1930. Os gêneros *Tarmelanea* e *Tanaisia*, com diagnoses muito semelhantes abrigavam digenéticos monóstomos de tamanho médio, corpo alongado, terminação anterior contínua com o restante do corpo, e eram distinguidos pela presença ou ausência de esôfago, características da margem do ovário e testículos, posição dos testículos e hábito dos hospedeiros. Portanto,

eram considerados pertencentes ao gênero *Tanaisia* os digenéticos que apresentavam testículos lobulados e em posição diagonal, ovário com margem lobulada, esôfago presente, parasitos de aves terrestres. E ao gênero *Tarmelanea*, aqueles que apresentavam testículos no mesmo nível, com margens lisas, ovário com margem lisa, esôfago ausente, parasitos de aves aquáticas. Em 1950, Byrd e Denton mostraram que os caracteres usados para separar os gêneros *Tanaisia*, *Tarmelania*, *Ohridia* e *Lepdopteria* eram insuficientes e apresentavam grande variação intra-específica. Os referidos autores também não aceitaram o habitat do hospedeiro vertebrado como um critério para separar esses digenéticos em vários gêneros, argumentando que as diferenças encontradas na anatomia dos parasitos de aves aquáticas, comparadas com aqueles de aves não-aquáticas, eram de natureza específica e não genérica. Portanto, consideraram o grupo *Tanaisia-Tarmelania-Ohridia-Lepdopteria*, como um complexo de espécies pertencentes ao gênero *Tanaisia*, opinião compartilhada por Freitas (1951). Em 1959, Freitas propôs a criação de um novo gênero, *Paratanaisia*, para separar as espécies *T. bragai*, *T. confusa* e *T. robusta*, em função de um único caráter: campos vitelínicos que ultrapassam anteriormente a zona ovariana. O novo gênero foi adotado por muitos autores. Entretanto, posteriormente, *Paratanaisia* foi considerado um subgênero de *Tanaisia*, incluindo apenas as espécies *T. bragai*, *T. confusa* e *T. robusta*.

No Brasil, foram realizados estudos sobre a ocorrência, prevalência, patologia no hospedeiro definitivo e ciclo de vida de *T. bragai*, sendo registrado parasitismo em *Columba livia*; *Gallus gallus* (SANTOS, 1934); *Odontophorus capueira*; *Meleagris gallopavo* (FRANCO, 1965) e *Columbina talpacoti* (PINTO et al., 2004). Keller e Araújo (1992) realizaram em laboratório o ciclo de *T. bragai*, infectando *Leptinaria unilamellata* d'Orbigny, 1835 e Brandolini et al. (1997) realizaram a infecção experimental de *Subulina octona* (Bruguière, 1789), hospedeiro intermediário originalmente relatado por Maldonado (1945). Portugal et al. (1972) e Pinto et al. (2004) realizaram estudos sobre a patologia de *T. bragai* em *C. livia* e *C. talpacoti*, respectivamente. Destacam-se ainda os estudos taxonômicos realizados por Freitas (1951) e Franco (1965) e o estudo sobre a prevalência de *T. bragai* em *C. livia* realizado por Silva et al. (1990).

Dentre os cestóides parasitos de *C. livia*, os mais comentados referidos são as espécies do antigo gênero *Raillietina* (Davaineidae). Em 1891 Blanchard criou o gênero *Davainea* sendo *D. proglotina* a espécie tipo. Posteriormente, Fuhrmann (1920) distribuiu as 103 espécies de davaineídeos conhecidas em cinco gêneros, a saber, *Opryocotyloides* Fuhrmann, 1920; *Davainea* Blanchard, 1891; *Davaineoides* Fuhrmann, 1920; *Houttuynia* Fuhrmann, 1920 e *Raillietina* Fuhrmann, 1920, que compreendia os subgêneros *Paroniella*,

Ransomia, *Skrjabinia* e *Johnstonia*, diferenciados pela disposição da abertura genital nas proglótides e arranjo dos ovos nas cápsulas ovíferas (BAER, 1931). Em 1924, Fuhrmann reorganizou o gênero *Raillietina* validando os subgêneros *Skrjabinia*, *Ransomia* e *Paroniella*, e substituindo *Johnstonia* por *Raillietina*. Posteriormente, *Paroniella* Fuhrmann, 1920; *Skrjabinia* Fuhrmann, 1920; *Raillietina* Fuhrmann, 1920 e *Fuhrmannetta* Stiles et Orleman, 1926 foram estabelecidos como os subgêneros aceitos e atualmente, encontram-se elevados ao nível de gênero (JONES e BRAY, 1994).

Os gêneros *Raillietina*, *Skrjabinia*, *Paroniella* e *Fuhrmannetta* incluem a maior parte das espécies de davaineídeos, caracterizadas pela presença no rostelo de duas coroas de pequenos ganchos; ventosas armadas ou desarmadas; estróbilo com muitas proglótides; poros genitais unilaterais ou irregularmente alternados; bolsa do cirro pequena; testículos numerosos; ovário mediano ou poral; glândula vitelínica pós-ovariana; vagina posterior à bolsa do cirro; receptáculo seminal presente; cápsulas ovíferas com um ou vários ovos; parasitos de aves das ordens Falconiformes, Anseriformes, Ciconiiformes, Casuariformes, Cuculiformes, Galliformes, Passeriformes, Psittaciformes, Bucerotiformes, Coliiformes, Capiniformes, Caprimulgiformes e mamíferos das ordens Rodentia, Carnivora, Primata, Pholidota, Chiroptera e Lagomorpha.

Os estudos mais recentes sobre as espécies de helmintos, parasitos de *C. livia* no Brasil, tratam principalmente da patologia causada no hospedeiro definitivo e ciclo de vida (KELLER; ARAÚJO, 1992; BRANDOLINI et al., 1997; PINTO et al., 2004), não existindo estudos sobre a ecologia das infracomunidades de helmintos em *C. livia* no Brasil. Os helmintos parasitos de *C. livia* foram relativamente bem estudados, sob o aspecto faunístico. No entanto, o conhecimento disponível sobre a morfologia das espécies e, conseqüentemente, os caracteres utilizados na sistemática dos diferentes grupos, se restringem, quase totalmente, às informações que a microscopia de luz pode fornecer.

2.2 Novas tecnologias aplicadas ao estudo da morfologia de trematódeos

As novas tecnologias aplicadas à microscopia têm proporcionado grandes avanços em estudos sobre a morfologia de diversas espécies de trematódeos digenéticos (ROBSON; ERASMUS, 1970; MAIR et al., 1998a,b e 2000; ABDUL-SALAM; SREELATHA, 2000 e 2004; STEWART et al., 2003; HALTON, 2004; NEVES et al., 2004 e 2005). Os conhecimentos que emergiram desses estudos permitiram o surgimento de novas interpretações de aspectos da biologia dos parasitos, e uma maior compreensão dos processos

fisiológicos, imunológicos e bioquímicos que permeiam a relação parasito-hospedeiro (HALTON, 2004). Novas estruturas morfológicas puderam ser visualizadas e seus papéis funcionais foram elucidados, permitindo a inclusão de novos caracteres na taxonomia e sistemática de diferentes grupos de trematódeos.

A microscopia de varredura a laser confocal se revelou uma ferramenta importante para a elucidação da morfologia e organização da musculatura, da inervação, assim como do trato reprodutivo e digestório de diversas espécies (MAIR et al. 1998a,b e 2000; HULSTIJN et al, 2003; STEWART et al., 2003; NEVES et al., 2001, 2003, 2004 e 2005).

Mair et al. (2000) descreveram a musculatura da parede corporal, ventosas, sistema digestório e sistema reprodutivo de *Schistosoma mansoni*. A musculatura da parede corporal compreende uma camada externa de fibras circulares, uma camada de fibras longitudinais e fibras diagonais internas. Na ventosa oral e acetábulo, três tipos de fibras, circular, radial e longitudinal, podem ser diferenciadas. A parede do esôfago é formada por um arranjo de fibras circulares e longitudinais, enquanto a parede dos cecos intestinais contém apenas fibras circulares. No sistema reprodutor feminino, apenas fibras circulares estão presentes no oviduto, ducto vitelínico e útero. Em contraste, a parede do oótipo apresenta fibras circulares e fibras longitudinais.

Kumar et al. (2003) caracterizaram o sistema muscular de *Fasciola hepatica*, utilizando a microscopia confocal. Os autores detectaram a presença de duas camadas principais de músculos somáticos (circular externa e longitudinal interna), embaixo das quais há uma terceira camada de fibras musculares oblíquas.

Sebelová et al. (2004) investigaram, por meio da microscopia confocal, a anatomia da musculatura e a inervação de espécimes adultos e formas de desenvolvimento intra-molusco de *Echinostoma caproni*. Observaram um arranjo complexo de sistemas de fibras musculares na parede corporal, ventosas, na cauda da cercária e ductos do sistema reprodutivo. Os autores observaram que nas cercárias, existem grupos bem organizados de fibras musculares radiais, meridionais e equatoriais. Na parede do corpo, existe uma trama típica de músculos circulares externos e músculos longitudinais intermediários, com feixes espessos de fibras diagonais internas se inter cruzando. Os autores concluíram que a musculatura somática e da ventosa e a inervação associada são sistemas que persistem inalterados desde a fase de cercária até o resto do ciclo de vida. Nas metacercárias, a musculatura somática é bem desenvolvida, assim como na cercária. São evidentes três camadas musculares distintas arranjadas em uma trama altamente organizada. Durante o estágio de adulto pré-ovígero, há uma intensa morfogênese das estruturas reprodutivas. A musculatura somática, entretanto, apresenta poucas mudanças

em relação ao estágio de metacercária. Os autores caracterizaram a musculatura do aparelho reprodutor dos espécimes pré-ovígeros e pós-ovígeros e descreveram o cirro como uma estrutura formada principalmente por um ducto ejaculatório altamente muscular, com fibras circulares e longitudinais altamente organizadas. Os ductos femininos são compostos por numerosas fibras musculares circulares externas e por um número menor de fibras longitudinais internas. As fibras circulares são mais desenvolvidas no oótipo e no útero. Um arranjo de fortes fibras circulares e longitudinais distingue a porção terminal do útero.

Terenina et al. (2006) observaram que a musculatura somática nas fases de rédia, cercária e adulto de *Echinoparyphium aconiatum* segue os mesmos padrões descritos para *E. caproni*, por Sebelová et al. (2004).

A microscopia confocal também tem sido utilizada como uma ferramenta para verificar o efeito de drogas, do estado nutricional do hospedeiro e da manutenção em laboratório sobre a morfologia de *S. mansoni*. Neves et al. (2001) observaram, por meio de um estudo morfométrico através da microscopia confocal, que o estado nutricional dos hospedeiros tem influência sobre o desenvolvimento do sistema reprodutor de *S. mansoni*. Hulstijn et al. (2003) utilizaram a microscopia confocal para detectar mudanças nos órgãos reprodutivos de *S. mansoni* causadas pela administração da droga, streptozotocina. Os autores observaram diminuição do número de células dos testículos e atrofia dos ovários.

2.3 Restrição de Nicho e Razão sexual em infrapopulações de nematóides

O nicho ecológico de uma espécie de parasito pode ser definido como um hiper-volume multidimensional determinado por um grande número de variáveis físicas e bióticas, dentre estas o microhabitat (ROHDE, 1994).

Todos os helmintos têm nichos restritos, apesar do grau de restrição diferir entre as espécies. Eles se restringem a certas espécies hospedeiras e a certos sítios nesses hospedeiros, sendo algumas localizações tão específicas que tomam parte da identificação taxonômica das espécies (HOLMES, 1990; ROHDE 1994; SUKHDEO; SUKHDEO, 1994). Segundo Holmes (1990) apesar de o conceito de nicho de uma espécie ser diferente de “habitat”, em muitos casos o sítio de localização no hospedeiro pode representar uma primeira aproximação do seu nicho. E, portanto, a restrição do microhabitat pode refletir a restrição do nicho daquela espécie (ROHDE, 1979 e 1994; COMBES; THÉRON, 2000).

Diversos autores vêm discutindo os possíveis fatores com influência sobre os processos que levam à restrição de nicho em espécies de helmintos e lançando hipóteses a respeito do valor adaptativo dessa restrição.

Rohde (1994) se referiu à competição, probabilidade de acasalamento, reforço das barreiras reprodutivas e adaptação à complexidade ambiental como pressões seletivas levando à restrição de nicho. Holmes (1990) discutiu a importância da especialização, competição e acasalamento.

A probabilidade do encontro de parceiros para o acasalamento é apontada como um fator que poderia promover a restrição de nicho em espécies de helmintos. Segundo tal hipótese, a agregação em um microhabitat restrito aumenta as chances de acasalamento, a permuta genética e, conseqüentemente, a diversidade genética dos parasitos. Há evidências experimentais de que essa agregação poderia ser mediada por feromônios (SALM; FRIED, 1973; BONE et al. 1977; BONE; STOREY, 1977a,b; BONE et al. 1978; BONE, 1982; SCHIRAZIAN; SCHILLER, 1982; EVELAND et al. 1982 e 1983; BONE; BOTTJER, 1985). A restrição de microhabitat, aliada à mediação química da agregação e do encontro de parceiros para o acasalamento teria também a vantagem de promover o reforço das barreiras reprodutivas entre espécies próximas, evitando a hibridização (HOLMES, 1990; ROHDE, 1994; COMBES; THÉRON, 2000).

Segundo Rhode (1979), a restrição de nicho pode ser explicada pelas vantagens trazidas pelo aumento da probabilidade de acasalamento e conseqüentemente da diversidade genética. Combes e Théron (2000) generalizaram a hipótese de Rhode (1979) e sugeriram que a especialização provoca a agregação dos indivíduos em três níveis: em um pequeno número de espécies hospedeiras, em um número relativamente pequeno de indivíduos da população de hospedeiro e em apenas alguns poucos microhabitats dentre os disponíveis no hospedeiro. Segundo esses autores, a especialização promove a agregação, a agregação aumenta a diversidade genética e a diversidade genética favorece a especialização em resposta à heterogeneidade característica do ambiente vivo que é o hospedeiro. O aumento da diversidade genética pode constituir o principal benefício da especialização (COMBES; THÉRON, 2000) e da agregação (ROHDE, 1979).

Outro fator considerado com influência sobre os processos de restrição de nicho, é a competição intra e inter-específica (HOLMES, 1990; SUKHDEO; SUKHDEO, 1994; DEZFULI et al., 2002). A competição entre helmintos de um mesmo nível trófico pode ter efeitos negativos sobre o estabelecimento, crescimento e desempenho reprodutivo dos mesmos. Vários tipos de modelos de heterogeneidade espaço-temporal têm sido usados para

explicar a coexistência de espécies. Um desses modelos é o modelo agregação de coexistência, que propõe que a co-existência pode ser favorecida pela redução da intensidade de competição via utilização agregada de recursos fragmentados (SIMKOVÁ et al., 2000). A agregação em resposta à competição pode ocorrer tanto ao nível de microhabitat no hospedeiro como ao nível da distribuição da população de parasitos na população hospedeira. Teoricamente, esse processo promoveria a estabilidade da comunidade, minimizando a frequência de interações inter-específicas e tornando predominantes os mecanismos intra-específicos de regulação do tamanho da população (VON ZUBEN, 1997).

De acordo com Holmes (1990), a competição intra-específica é a maior força que amplia o tamanho do nicho e a competição inter-específica a maior força que restringe a sobreposição de nicho (reduzindo o tamanho do nicho, produzindo seu deslocamento, ou ambos).

Outros autores, entretanto, não atribuem importância à competição para a restrição de nicho. Simková (2002), ao encontrar relação negativa entre tamanho do nicho e agregação, tanto intra-específica, quanto inter-específica, concluiu que a abundância parece ser o fator mais importante determinando o tamanho de nicho e não as interações entre as espécies. Rohde (1994) destacou que a existência de muitos nichos vagos indica que a competição inter-específica, de forma geral, não apresenta grande importância para a restrição de microhabitat.

Diversos autores vêm demonstrando, ou ao menos lançando hipóteses, sobre a existência de relação entre parâmetros ecológicos densidade-dependentes e aspectos da reprodução, como a razão sexual, a permuta genética e a diversidade genética nas populações de parasitos (ROCHE; PATRZEC, 1966; TINGLEY; ANDERSON, 1986; HOLMES, 1990; MAY; WOOLHOUSE, 1993; ROHDE, 1994; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997; COMBES; THÉRON, 2000; DEZFULI et al., 2002).

A razão sexual primária das populações de nematóides é usualmente 1:1, uma vez que, com exceção dos oxiurídeos, os cromossomos sexuais atuam como o mecanismo genético de determinação sexual nesses helmintos (STIEN et al., 1996; TINGLEY; ANDERSON, 1986). Entretanto, razões sexuais enviesadas para fêmeas já foram observadas em várias espécies de nematóides (ROCHE; PATRZEC, 1966; TINGLEY; ANDERSON, 1986; GUYATT; BUNDY, 1993; POULIN, 1997). Aspectos da biologia e ecologia das espécies, tais como a longevidade e taxa de desenvolvimento diferencial de machos e fêmeas; competição intra e inter-específica e estrutura espacial e genética das populações têm sido apontados como

importantes fatores promovendo desvios das razões sexuais 1:1 (ROCHE; PATRZEC, 1966; MAY; WOOLHOUSE, 1993; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997).

Poulin (1997) examinou a relação entre a razão sexual e a prevalência ou intensidade de infecção em espécies de nematóides. As razões sexuais tenderam a ser enviesadas para fêmeas, tanto nas populações de nematóides quanto de acantocéfalos, todavia esse padrão foi mais evidente nas populações experimentais, do que em populações naturais. Em populações experimentais de nematóides, a intensidade da infecção foi correlacionada negativamente com a razão sexual, ou seja, a razão sexual foi menos enviesada para fêmeas em altas densidades populacionais. Poulin (1997) concluiu que a razão sexual tende a responder à variação na estrutura das populações obtidas por infecções experimentais, possivelmente devido à ausência de efeito de outras variáveis, que são controladas sob tal condição.

Roche e Patrzec (1966) mostraram que a intensidade da infecção e a razão sexual fêmea: macho foram significativamente correlacionadas em infrapopulações de *Ancylostoma caninum*, obtidas experimentalmente. Os maiores valores de razão sexual foram observados em infrapopulações com o menor número de indivíduos. Os autores também observaram que a razão sexual se correlacionou positivamente com o tempo de infecção, ou seja, quanto mais recente a infecção, mais próxima a razão sexual de 1. Os machos seriam, portanto perdidos durante o curso da infecção. Roche e Patrzec (1966) concluíram que os padrões observados foram devidos à longevidade diferencial entre machos e fêmeas, o que explicaria a razão sexual enviesada para fêmeas em infecções com maior tempo.

A densidade e o padrão de distribuição das infrapopulações de parasitos na população de hospedeiros têm sido relacionados aos processos que levam à variação na razão sexual primária 1:1. Tais processos dependentes da densidade podem modificar a razão sexual na geração atual, criando uma mortalidade diferencial entre os sexos ou influenciar a razão sexual da próxima geração, desencadeando a produção diferencial de filhotes machos e fêmeas (TINGLEY; ANDERSON, 1986).

A densidade e o padrão de distribuição das infrapopulações de parasitos podem favorecer o surgimento de razões sexuais enviesadas, quando a probabilidade de acasalamento é afetada pela abundância de parasitos (MAY; WOOLHOUSE, 1993; POULIN, 1997). Em populações de parasitos com sistema de acasalamento poligâmico, razões sexuais enviesadas para fêmeas podem ser favorecidas, quando a intensidade de infecção é baixa e, portanto a probabilidade de acasalamento diminui. Em tais sistemas, quando os parasitos são menos abundantes, o maior número de fêmeas na infrapopulação pode aumentar a probabilidade de acasalamento. May e Woolhouse (1993) verificaram, por meio de modelos determinísticos,

que o número de fêmeas acasaladas é dependente da abundância e distribuição dos helmintos na população de hospedeiros.

Os efeitos da densidade de parasitos sobre a razão sexual também sugerem que as variações nas proporções entre machos e fêmeas podem ser induzidas pela competição intra-específica, e resultam na regulação do tamanho da população (TINGLEY; ANDERSON, 1986; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997). Os processos reguladores do tamanho da população dependentes da densidade atuam de maneira a reduzir progressivamente a sobrevivência do parasito e/ ou o sucesso reprodutivo, à medida que a densidade da infrapopulação aumenta (TINGLEY; ANDERSON, 1986; STIEN et al., 1996). A mortalidade dependente da densidade pode ser resultado da competição intra-específica, da resposta imune do hospedeiro ou da morte do hospedeiro induzida pelos parasitos. A regulação do sucesso reprodutivo pode ser obtida pela alteração da razão sexual, de maneira que, com o crescimento da infrapopulação, a proporção de fêmeas declina. Com isso, a frequência de acasalamentos é reduzida e, conseqüentemente, o crescimento da população é refreado (TINGLEY; ANDERSON, 1986). Este argumento complementa aquele proposto por May e Woolhouse (1993), que consideraram o enviesamento em direção a fêmeas, em baixa densidade populacional, uma adaptação promovendo maiores chances de acasalamento. Entretanto, para se confirmar a hipótese de que razões sexuais enviesadas para fêmeas constituem uma estratégia para aumentar a possibilidade de cópula em sistemas poligâmicos, é preciso verificar experimentalmente a capacidade dos machos de fecundar diversas fêmeas em uma infrapopulação com razão sexual enviesada. Além disso, se os machos são raros, uma proporção maior de fêmeas pode ser forçada a retardar o momento do acasalamento, afetando a viabilidade dos gametas ou o vigor competitivo da prole (HATCHER et al., 1999).

O declínio do número de fêmeas, em populações com altas densidades, pode também ser resultado da determinação ambiental do sexo (TINGLEY; ANDERSON, 1986).

Tingley e Anderson (1986) desenvolveram um modelo determinístico do sistema nematóide *Romanomermis culicivorax* – mosquito hospedeiro e observaram que a relação funcional observada entre a proporção de fêmeas na população e a carga parasitária média de equilíbrio constitui um forte mecanismo regulador do crescimento da população de parasitos. Segundo esse modelo, a proporção de nematóides fêmeas declina rapidamente (declínio aproximadamente exponencial) com o aumento da intensidade média. A menor proporção de fêmeas, segundo os autores, é resultante da determinação ambiental do sexo, com maior frequência de diferenciação de larvas imaturas em machos, em resposta à alta densidade da infrapopulação.

Stien et al. (1996) observaram razões sexuais enviesadas para fêmeas e enviesadas para machos correlacionadas a intensidades de parasitos baixas e altas, respectivamente, em infrapopulações do nematóide *Echinomermella matsi* (Mermithoidea). Os autores observaram que a frequência de fêmeas imaturas foi mais baixa em infrapopulações que já apresentavam fêmeas grávidas e que havia um acúmulo de machos conforme as fêmeas se tornavam mais velhas. Concluíram, portanto, que as razões sexuais observadas resultaram do recrutamento diferencial de fêmeas dependente da densidade, havendo uma associação negativa entre fêmeas imaturas e maduras. O recrutamento de fêmeas seria suprimido, quando fêmeas mais velhas estariam estabelecidas. Os autores sugeriram que o número de fêmeas seria regulado por competição entre fêmeas em diferentes estágios de desenvolvimento e que o acúmulo de machos seria o fator determinante das razões sexuais observadas em altas intensidades. A observação de que os machos são geralmente menores em infrapopulações com maior densidade também indica que a competição influencia a estrutura das infrapopulações de *E. matsi*. Entretanto, para os nematóides, o maior tamanho de corpo é provavelmente mais importante para o desempenho reprodutivo de fêmeas do que de machos, o que justificaria o estabelecimento de machos, mas não de fêmeas, em infrapopulações com alto nível de competição. Os autores também consideram a possibilidade de as razões sexuais observadas serem produto da determinação ambiental do sexo. Segundo esta segunda hipótese, o sexo das larvas seria determinado à medida que elas se desenvolvessem no hospedeiro, com o resultado dependendo da presença ou ausência de fêmeas maduras na infrapopulação.

Além dos efeitos da competição intra-específica, é preciso considerar o impacto da competição inter-específica sobre a mortalidade ou fecundidade dos helmintos e em última instância sobre as razões sexuais observadas nas infrapopulações de uma dada espécie.

CAPÍTULO I

COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE *Columba livia* (GMELIN, 1798) (AVES, COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS, BRASIL

RESUMO

O objetivo do presente estudo foi descrever a estrutura das infracomunidades de helmintos presentes em *Columba livia*, no município de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. O estudo helmintológico de 35 hospedeiros revelou a presença de duas espécies de digenéticos, *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (prevalência 51.42%, intensidade média 288.8 ± 403.86 e abundância média 148 ± 320.9) e *T. inopina* (prevalência 2.85% e abundância média 0.68 ± 4.05); cinco espécies de cestóides, *Raillietina allomyodes* (prevalência 34.28%, intensidade média 6.66 ± 9.14 e abundância média 2.28 ± 6.11), *Raillietina* sp. (prevalência 37.14%, intensidade média 9 ± 10.68 e abundância média 3.34 ± 7.7), *Skrjabinia bonini* (prevalência 20%, intensidade média 2.14 ± 1.21 e abundância média 0.42 ± 1), *Skrjabinia* sp. (prevalência 5.7%, intensidade média 6 ± 7 e abundância média 0.34 ± 7) e *Fuhrmanneta* sp. (prevalência 2.85% e abundância média 0.028 ± 0.16) e quatro espécies de nematóides, *Baruscapillaria obsignata* (prevalência 51.42%, intensidade média 29.72 ± 44.2 e abundância média 15.28 ± 34.7); *Ascaridia columbae* (prevalência 51.42%, intensidade média 60.55 ± 79.88 e abundância média 31.14 ± 64.2); *Tetrameres fissipina* (prevalência 14.28%, intensidade média 346.3 ± 504.4 e abundância média 49.42 ± 212.1) e *Synhimanthus (Dyspharynx) nasuta* (prevalência 2.85% e abundância média 0.028 ± 0.16). Dentre os hospedeiros examinados, 97.2 % estavam infectados por pelo menos uma espécie de helminto. De acordo com a prevalência de cada espécie, *T. bragai*, *A. columbae* e *B. obsignata* foram consideradas espécies secundárias, e *T. inopina*, *T. fissipina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes*, *Raillietina* sp. e *Fuhrmanneta* sp. foram consideradas espécies satélites. Todas as espécies apresentaram distribuição agregada, confirmando o padrão típico de agregação dos helmintos na população de hospedeiros.

Palavras-chave: *Columba livia*, comunidade, ecologia, helmintofauna.

ABSTRACT

The objective of the present study was to describe the structure of the helminth infracommunities present in *Columba livia*, in the municipality of Juiz de Fora, Minas Gerais, Brazil. The helminthological study of 35 hosts revealed the presence of two digenetic trematodes, *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (prevalence 51.42%, mean intensity 288.8 ± 403.86 and mean abundance 148 ± 320.9) and *T. inopina* (prevalence 2.85% and mean abundance 0.68 ± 4.05); five cestodes, *Raillietina allomyodes* (prevalence 34.28%, mean intensity 6.66 ± 9.14 and mean abundance 2.28 ± 6.11), *Raillietina* sp. (prevalence 37.14%, mean intensity 9 ± 10.68 and mean abundance 3.34 ± 7.7), *Skrjabinia bonini* (prevalence 20%, mean intensity 2.14 ± 1.21 and mean abundance 0.42 ± 1), *Skrjabinia* sp. (prevalence 5.7%, mean intensity 6 ± 7 and mean abundance 0.34 ± 7) and *Fuhrmanneta* sp. (prevalence 2.85% and mean abundance 0.028 ± 0.16) and four nematodes, *Baruscapillaria obsignata* (prevalence 51.42%, mean intensity 29.72 ± 44.2 and mean abundance 15.28 ± 34.7); *Ascaridia columbae* (prevalence 51.42%, mean intensity 60.55 ± 79.88 and mean abundance 31.14 ± 64.2); *Tetrameres fissipina* (prevalence 14.28%, mean intensity 346.3 ± 504.4 and mean abundance 49.42 ± 212.1) and *Synhimanthus (Dyspharynx) nasuta* (prevalence 2.85% and mean abundance 0.028 ± 0.16). Among the examined hosts, 97.2 % were found parasitized by at least one helminth species. In accordance with the prevalence of each species *T. bragai*, *A. columbae* and *B. obsignata* were considered secondary species and *T. inopina*, *T. fissipina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes*, *Raillietina* sp. and *Fuhrmanneta* sp. were considered satellite species. All the species exhibited aggregate distributions, which is the most common distribution pattern in helminth populations.

Key Words: community, ecology, *Columba livia*, helminth fauna.

1 INTRODUÇÃO

O conhecimento da helmintofauna de *Columba livia* (Gmelin, 1798) no Brasil, teve início com as investigações a respeito do parasitismo em animais domésticos, com a publicação de listas de espécies de helmintos, seus hospedeiros e distribuição geográfica (PINTO; ALMEIDA, 1935; GIOVANNONI; KULLAK, 1947; FREITAS, 1957; COSTA; FREITAS, 1959 e 1970; FREIRE, 1968; MARTINS; FREITAS, 1975; COSTA et al., 1986).

Paralelamente às investigações faunísticas, foram produzidos estudos taxonômicos e descrições de espécies novas (SANTOS, 1934; FREITAS; ALMEIDA, 1935; FREITAS, 1951; FRANCO, 1965; CARNEIRO et al., 1975), além dos relatos de ocorrência e prevalência (FREITAS, 1946; PORTUGAL et al., 1972; ROLAS, 1976; FEDERMAN et al. 1979; SILVA et al., 1990).

Costa e Freitas (1970), em sua lista de helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil, relacionaram *Tanaisia bragai*, *Raillietina bonini*, *Capillaria columbae*, *Ascaridia columbae*, *Dispharynx spiralis* e *Tetrameres fissipina* como parasitos de *C. livia*.

Carneiro et al. (1975) registraram a presença de *A. columbae*, *T. bragai*, *C. columbae*, *Raillietina* sp. e *T. confusa*, em pombos na cidade de Goiânia, Goiás.

Costa et al. (1986) registraram a presença de *C. columbae*, *A. columbae*, *Raillietina allomyodes* e *R. bonini*, no intestino delgado e *T. bragai*, nas vias urinárias de *C. livia*, em grande parte dos estados brasileiros.

Silva (1990) relatou parasitismo em *C. livia* por *D. spiralis* (prevalência 2.8%), *R. bonini* (45.71%), *T. bragai* (42.85%), *C. columbae* (25.7%) e *A. columbae* (11.42%), no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro.

Os estudos mais recentes tratam da patologia no hospedeiro definitivo e ciclo de vida dos helmintos (KELLER; ARAÚJO, 1992; BRANDOLINI et al., 1997; PINTO et al., 2004), não existindo publicações sobre a ecologia das infracomunidades de helmintos em *C. livia*, no Brasil.

O objetivo do presente trabalho foi realizar uma análise quantitativa da comunidade de helmintos de *C. livia*, ao nível de infracomunidade e de comunidade componente.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Trinta e cinco aves da espécie *Columba livia* (Gmelin, 1798), foram capturadas em duas localidades do município de Juiz de Fora, o Museu Mariano Procópio e a praça Jarbas de Lery Santos. Os procedimentos adotados para o sacrifício e necropsia das aves foram previamente aprovados pelo comitê de ética em experimentação animal da Universidade Federal de Juiz de Fora. Todos os órgãos e cavidades do corpo foram examinados à procura de parasitos. Os espécimes encontrados foram coletados e preparados segundo as técnicas helmintológicas convencionais (AMATO et al., 1991) e posteriormente identificados e quantificados. A terminologia ecológica utilizada é a recomendada por Bush et al. (1997). O índice de dispersão (quociente entre a variância e a abundância parasitária média), foi calculado para cada espécie de parasito para determinar o padrão de distribuição das infrapopulações. Para avaliar a presença de espécie dominante na estrutura da comunidade, o índice de concentração de dominância de Simpson foi utilizado. Adicionalmente, os componentes das infracomunidades parasitárias foram classificados, de acordo com Bush e Holmes (1986), em espécies centrais (presentes em mais de dois terços dos hospedeiros), espécies secundárias (presentes em um a dois terços dos hospedeiros) e espécies satélites (presentes em menos de um terço dos hospedeiros). Os componentes também foram definidos pela atribuição do valor de importância, baseado na abundância e prevalência das espécies (THUL et al., 1985). A diversidade parasitária de cada infracomunidade foi calculada através do índice de Brillouin (H), incluindo apenas as espécies com prevalência maior que 10% (BUSH e HOLMES, 1986). A existência de correlação entre a abundância parasitária de espécies que ocorriam nos mesmos órgãos foi verificada por meio do teste de correlação de Sperman ($p < 0.05$).

3 RESULTADOS

3.1 Comunidade Componente

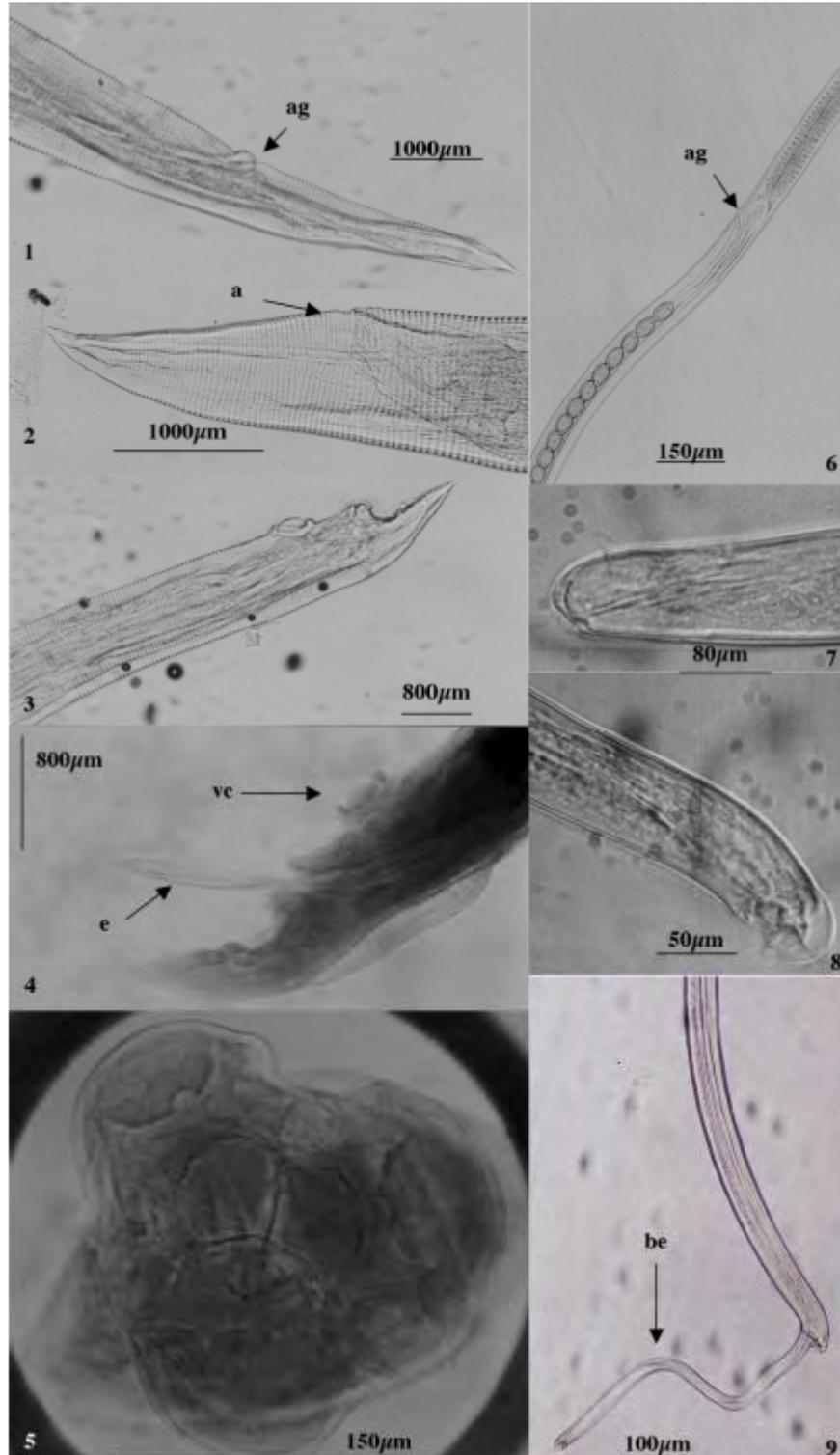
Dentre os 35 hospedeiros examinados, 34 apresentaram-se infectados, correspondendo a uma prevalência de 97.2 %. Foram coletados 8805 espécimes de helmintos, sendo 225 cestóides, 3356 nematóides e 5224 digenéticos. Foram registrados, em média, $251,5 \pm 401,5$ parasitos por hospedeiro infectado, com amplitude de abundância de 1-1517. Os hospedeiros infectados apresentaram em média $8,3 \pm 11,3$ cestóides; $95,8 \pm 214,1$ nematóides e $290 \pm 403,3$ digenéticos. Os digenéticos corresponderam a 59.32%, do total de espécimes coletados e constituíram, portanto, o táxon maioritário, com abundância média de $149,2 \pm 320,9$. Os cestóides corresponderam a 2.55% dos espécimes, com abundância média de $6,42 \pm 10,5$ e os nematóides a 38.11%, com abundância média de $95,9 \pm 214,1$.

A identificação do material coletado revelou a presença de duas espécies de digenéticos, *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934) (prevalência 51.42%, intensidade média $288,8 \pm 403,86$ e abundância média $148 \pm 320,9$) e *T. inopina* Freitas, 1951 (prevalência 2.85% e abundância média $0,68 \pm 4,05$); cinco espécies de cestóides, *Raillietina allomyodes* (Kotlán, 1921) (prevalência 34.28%, intensidade média $6,66 \pm 9,14$ e abundância média $2,28 \pm 6,11$), *Raillietina* sp. (prevalência 37.14%, intensidade média $9 \pm 10,68$ e abundância média $3,34 \pm 7,7$), *Skrjabinia bonini* (Méglin, 1889) (prevalência 20%, intensidade média $2,14 \pm 1,21$ e abundância média $0,42 \pm 1$), *Skrjabinia* sp. (prevalência 5.7%, intensidade média 6 ± 7 e abundância média $0,34 \pm 7$) e *Fuhrmanneta* sp. (prevalência 2.85% e abundância média $0,028 \pm 0,16$) e quatro espécies de nematóides, *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945) (prevalência 51.42%, intensidade média $29,72 \pm 44,2$ e abundância média $15,28 \pm 34,7$); *Ascaridia columbae* (Gmelin, 1790) (prevalência 51.42%, intensidade média $60,55 \pm 79,88$ e abundância média $31,14 \pm 64,2$); *Tetrameres fissipina* (Diesing, 1860) Travassos, 1914 (prevalência 14.28%, intensidade média $346,3 \pm 504,4$ e abundância média $49,42 \pm 212,1$) e *Synhimanthus (Dyspharynx) nasuta* (Rudolphi, 1819) (prevalência 2.85% e abundância média $0,028 \pm 0,16$) (Tabela 1, Figuras 1- 23).

Tabela 1. Prevalência, status comunitário, amplitude da intensidade, intensidade média, abundância média e sítio de infecção de helmintos parasitos de *Columba livia* (Gmelin), no Município de Juíz de Fora, Minas Gerais, Brasil.

Parasitos	Total de espécimes coletados	Prevalência (%)	Status comunitário	Amplitude da intensidade	Intensidade média	Abundância Média	Sítio de infecção	Ciclo de vida
Digenea								
Eucotylidae								
<i>Tanaisia (Paratanaisia) bragai</i> (Santos, 1934)	5200	51.42	S	15-1517	288.8 ± 403.86	148 ± 320.9	Ductos coletores dos rins	Indireto
<i>Tanaisia inopina</i> Freitas, 1954	24	2.85	Sa	-	-	0.68 ± 4.05	Ductos coletores dos rins	Indireto
Nematoda								
Capillariidae								
<i>Baruscapillaria obsignata</i> (Madsen, 1945)	535	51.42	S	1-165	29.72 ± 44.2	15.28 ± 34.7	Intestino delgado	Direto
Ascaridiidae								
<i>Ascaridia columbae</i> (Gmelin, 1790)	1090	51.42	S	1-328	60.55 ± 79.88	31.14 ± 64.2	Intestino delgado	Direto
Tetrameridae								
<i>Tetrameres fissipina</i> (Diesing, 1860) Travassos, 1914	1730	14.28	Sa	1-1116	346.3 ± 504.4	49.42 ± 212.1	Pró-ventrículo	Indireto
Acuariidae								
<i>Synhimantus (Dispharynx) nasuta</i> (Rudolphi, 1819) Chabaud, 1975	1	2.85	Sa	-	-	0.028 ± 0.16	Pró-ventrículo	Indireto
Cestoda								
Davaineidae								
<i>Skrjabinia bonini</i> (Méglin, 1889)	15	20	Sa	1-4	2.14 ± 1.21	0.42 ± 1	Intestino delgado	Indireto
<i>Skrjabinia sp.</i>	12	5.7	Sa	1-11	6 ± 7	0.34 ± 7	Intestino delgado	Indireto
<i>Raillietina sp.</i>	117	37.14	Sa	1-35	9 ± 10.68	3.34 ± 7.7	Intestino delgado	Indireto
<i>Raillietina allomyodes</i> (Kotlán, 1921)	80	34.28	Sa	1-33	6.66 ± 9.14	2.28 ± 6.11	Intestino delgado	Indireto
<i>Fuhrmanneta sp.</i>	1	2.85	Sa	-	-	0.028 ± 0.16	Intestino delgado	Indireto

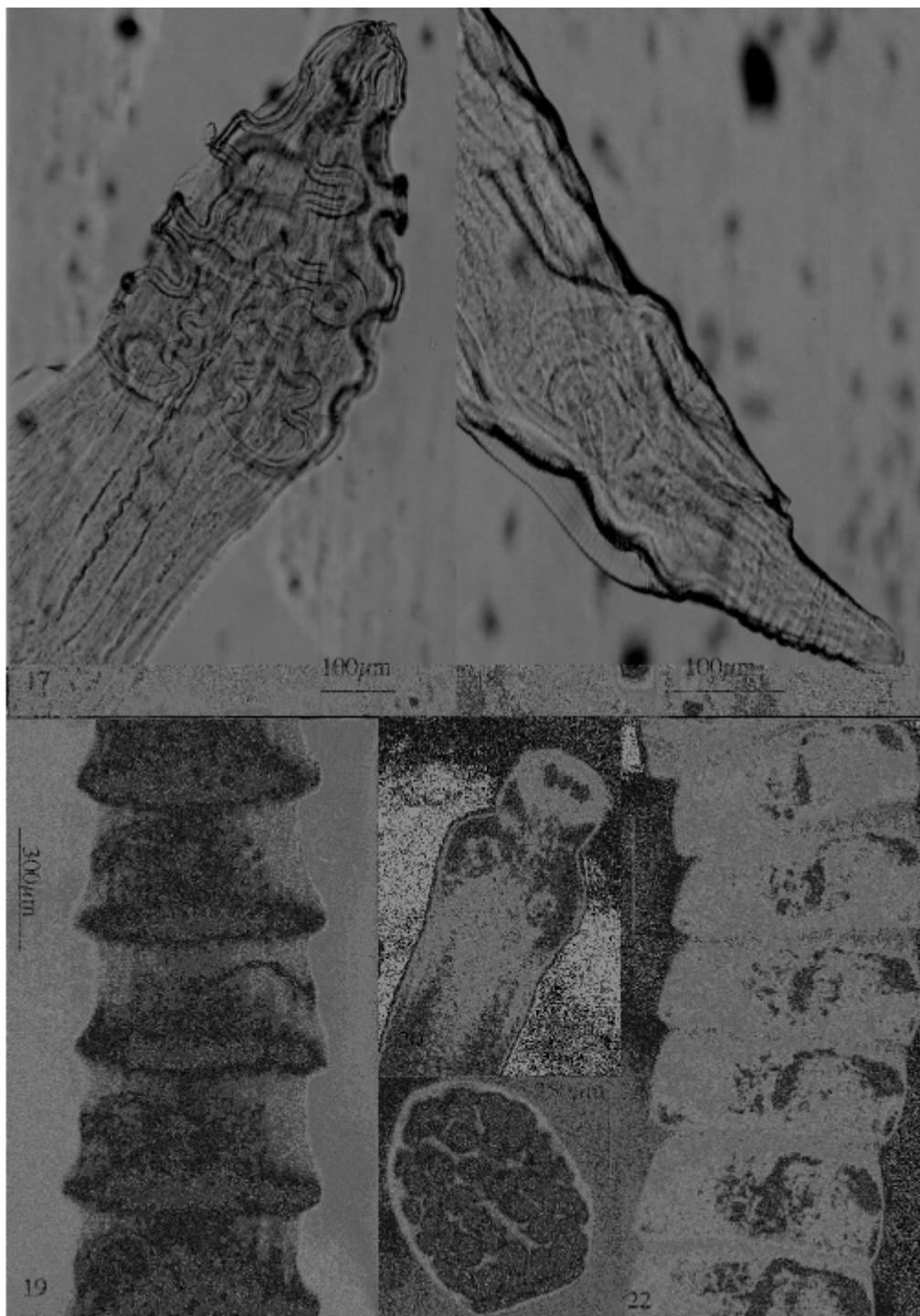
S: espécie secundária. Sa: espécie satélite.



Figuras 1-9. Helmintos parasitos de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. 1-5. *Ascaridia columbae*. 1-2. região posterior da fêmea. 3-4. Região posterior do macho. 5. Cápsula bucal e lábios. 6-9. *Baruscapillaria obsignata*. 6-7. Fêmea. 8-9. Região posterior do macho. a: Ânus. ag: Abertura genital. be: Bainha do espículo. e: Espículo. vc: Ventosa cloacal.



Figuras 10-16. Helmitos parasitos de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. *Tetrameres fissipina*. 10-15. Fêmea. 10. Região posterior. 11. Cutícula. 12. Região anterior. 13. Região posterior. 14-16. Macho. 14. Região anterior. 15. Região posterior. 16. Região posterior. A seta indica o espículo maior. a: Ânus. ag: Abertura genital. e: Esôfago. o: Ovário. A seta indica o espículo menor.



Figuras 17-22. Helminhos parasitos de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. 17-18. *Synhimanthus (D.) nasuta*. 17. Região anterior da fêmea. 18. região posterior da fêmea. 19. *Skrjabinia bonini*. Proglótides maduras. 20-22. *Raillietina allomyodes*. 20. escólice. 21. Proglótides maduras. 22. proglótide grávida.

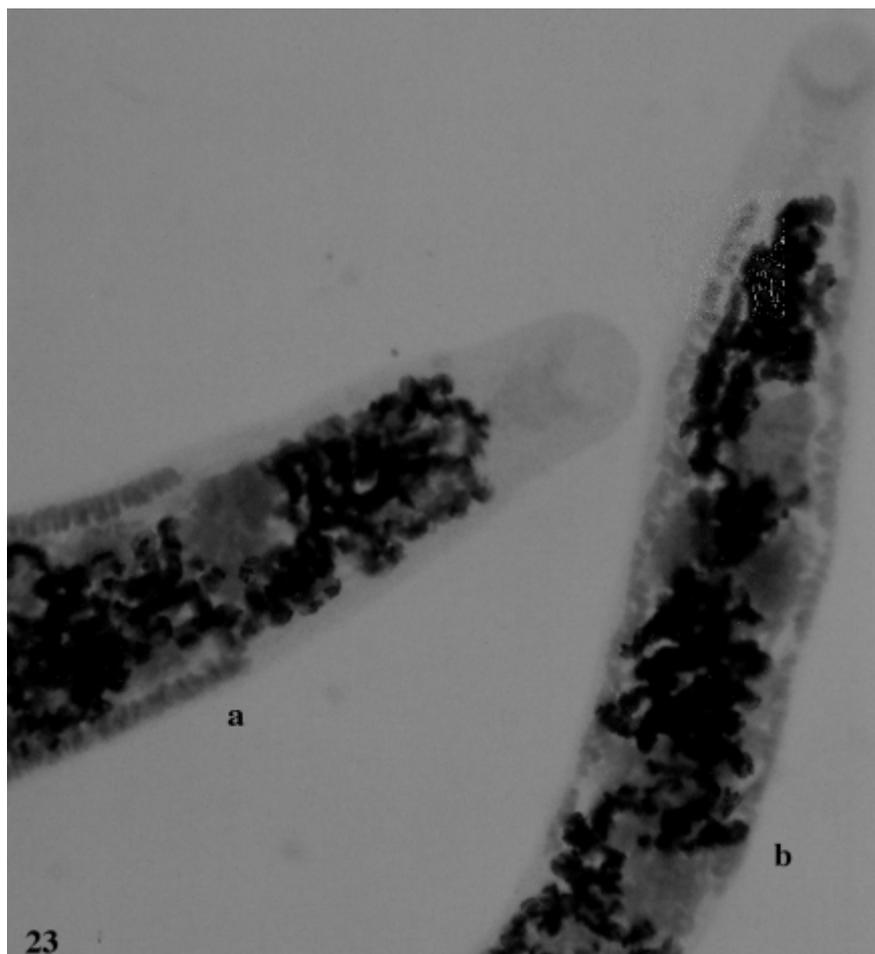


Figura 23. Helmintos parasitos de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. 23. *Tanaisia inopina* (a) e *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (b).

A análise pelo índice de concentração de dominância de Simpson demonstrou que não há concentração de dominância na comunidade componente por uma espécie de helminto ($C = 0.146$). Após o cálculo do valor de importância de cada espécie, *T. bragai*, *Raillietina* sp., *B. obsignata*, *T. fissipina* e *A. columbae* foram classificadas como espécies co-dominantes, enquanto *T. inopina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes* e *Fuhrmanneta* sp. foram consideradas espécies mal sucedidas (Tabela 2).

Tabela 2. Valor de importância atribuído aos componentes da comunidade parasitária de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil.

Espécies	Valor de importância	Interpretação
<i>Tanaisia (Paratanaisia) bragai</i> (Santos, 1934)	0.7	co-dominante
<i>Tanaisia inopina</i> (Freitas, 1951)	0	mal sucedida
<i>Baruscapillaria obsignata</i> (Madsen, 1945)	0.07	co-dominante
<i>Tetrameres fissipina</i> (Diesing, 1860) Travassos, 1914	0.06	co-dominante
<i>Ascaridia columbae</i> Gmelin, 1790)	0.14	co-dominante
<i>Synhimanthus (D.) nasuta</i> (Rudolphi, 1819)	0	mal sucedida
<i>Skrjabinia bonini</i> (Méglin, 1889)	0	mal sucedida
<i>Skrjabinia</i> sp.	0	mal sucedida
<i>Raillietina</i> sp.	0.11	co-dominante
<i>Raillietina allomyodes</i> (Kotlán, 1921)	0	mal sucedida
<i>Fuhrmanneta</i> sp.	0	mal sucedida

De acordo com a classificação proposta por Bush e Holmes (1986), a comunidade componente não apresentou espécies centrais. *Tanaisia (Paratanaisia) bragai*, *A. columbae* e *B. obsignata*, mais prevalentes, foram consideradas espécies secundárias. *Tanaisia inopina*, *T. fissipina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes*, *Raillietina* sp. e *Fuhrmanneta* sp. foram consideradas espécies satélites.

Dentre as espécies satélites, *S. nasuta* e *Fuhrmanneta* sp. foram as menos prevalentes, tendo sido encontrado apenas um indivíduo deste nematóide e fragmentos das proglótides grávidas deste cestóide.

Todas as espécies de helmintos da comunidade parasitária apresentaram distribuição agregada (Tabela 3).

Tabela 3. Valores do índice de dispersão (ID) para os helmintos parasitos de *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil.

Espécies	Índice de dispersão
<i>Tanaisia (Paratanaisia) bragai</i> (Santos, 1934)	693.37
<i>Tanaisia inopina</i> (Freitas, 1951)	24.19
<i>Baruscapillaria obsignata</i> (Madsen, 1945)	78.82
<i>Tetrameres fissipina</i> (Diesing, 1860) Travassos, 1914	911.06
<i>Ascaridia columbae</i> Gmelin, 1790)	132.74
<i>Synhimanthus (D.) nasuta</i> (Rudolphi, 1819)	1
<i>Skrjabinia bonini</i> (Méglin, 1889)	2.40
<i>Skrjabinia</i> sp.	10.17
<i>Raillietina</i> sp.	17.89
<i>Raillietina allomyodes</i> (Kotlán, 1921)	16.39
<i>Fuhrmanneta</i> sp.	1

3.2 Infracomunidades parasitárias

Infecção por apenas uma espécie de helminto foi detectada em dez hospedeiros (29.41% dos hospedeiros infectados). Infecções múltiplas foram mais frequentes, ocorrendo em 70.58% dos hospedeiros. Cinco hospedeiros (14.7%) apresentaram-se infectados por duas espécies; sete (20.58%), por três espécies; cinco (14.7%), por quatro espécies e sete (20.58%), por 5 espécies. As infecções por apenas uma espécie de nematóide foram mais frequentes (50%) do que as infecções por uma espécie de cestóide (25%) ou de digenético (25%). A presença de nematóides foi registrada em 80%; 87%; 100% e 100% das infracomunidades compostas por duas, três, quatro e cinco espécies, respectivamente.

As co-infecções por duas espécies de nematóides foram mais frequentes (60%), do que as co-infecções por cestóide e digenético (20%) e cestóide e nematóide (20%).

Cestóides estavam presentes em 40%; 57.1%, 100% e 100% das infracomunidades compostas por duas, três, quatro e cinco espécies, respectivamente e digenéticos em 20%, 57.1%, 80% e 100% das infracomunidades compostas por duas, três, quatro e cinco espécies, respectivamente.

O número de espécies nas infracomunidades variou de 1 a 5 espécies, 2.8 ± 1.5 , em média. A diversidade média encontrada foi 0.33 ± 0.34 e a diversidade máxima foi 1.06.

4 DISCUSSÃO

A comunidade componente foi caracterizada pela co-dominância entre *T. bragai*, *Raillietina* sp., *B. obsignata*, *T. fissipina* e *A. columbae*, espécies mais prevalentes e mais abundantes nos hospedeiros e pela presença de espécies mal-sucedidas, ou pioneiras: *T. inopina*, *S. nasuta*, *S. bonini*, *Skrjabinia* sp., *R. allomyodes* e *Fuhrmanneta* sp.

Dentre as espécies mal sucedidas, estão helmintos com registros anteriores em *C. livia*, como *S. bonini* e *S. nasuta* (FOGGIE, 1933; FREITAS, 1946 e 1957; GIOVANNONI, 1946; GIOVANNONI; KULLAK, 1947; HWANG et al., 1961; MARTINS; FREITAS, 1975; ROLAS, 1976). A baixa prevalência dessas espécies pode estar relacionada a uma menor oportunidade ecológica de infecção, uma vez que utilizam hospedeiros intermediários e o fechamento do ciclo depende da presença e abundância desses hospedeiros no ambiente. A biologia desses parasitos é influenciada por interações ecológicas complexas e a infecção por essas espécies pode ser menos favorecida em determinados contextos. O sucesso da transmissão de *T. bragai*, que também apresenta ciclo indireto, é aumentado pela capacidade de reprodução assexuada das formas larvais, nos hospedeiros intermediários. A proliferação das larvas aumenta as chances de sucesso de colonização do hospedeiro definitivo pelas formas infectantes e, além disso, proporciona um padrão de distribuição agregada das formas sexuadas, favorecendo a diversidade genética e aumentando o potencial de adaptação desses parasitos ao hospedeiro.

Espécies originalmente descritas para outros hospedeiros, como *R. allomyodes* e *T. inopina*, também foram classificadas como mal-sucedidas ou pioneiras. *Raillietina allomyodes* foi originalmente descrita por Kotlán (1921), parasitando *Psittaculirostris salvadorii*, na Nova Guiné. Esta espécie foi registrada em *C. livia*, para o Brasil por Rolas (1976), entretanto, o autor não forneceu dados sobre a prevalência ou intensidade da infecção. É provável que seja um parasito pioneiro em *C. livia* e próprio de infracomunidades de outros hospedeiros, uma vez que foi originalmente descrito em outro continente, em um hospedeiro filogeneticamente distante de *C. livia*.

Tanaisia inopina foi originalmente descrita por Freitas (1951), a partir de espécimes coletados dos rins de *Passer domesticus* e identificados como *T. zarudinyi*, por Almeida (1936). Posteriormente, *Sterna* sp., *Icterus chrysocephalus* e *Coturnix japonica* foram registrados por Freitas (1959) Franco (1965) e Pinto et al. (2005), respectivamente, como novos hospedeiros dessa espécie. O parasitismo por *T. inopina* em *C. livia* nunca havia sido

registrado. É provável que *T. inopina* seja uma espécie pioneira em *C. livia*, uma vez que este parasito foi encontrado em baixa prevalência (apenas um hospedeiro infectado) e utiliza como hospedeiros intermediários moluscos terrestres que participam igualmente do ciclo biológico de *T. bragai* (MALDONADO, 1945; BRASIL; AMATO, 1992; KELLER; ARAÚJO, 1992; BRANDOLINI et al., 1997).

O presente trabalho relata pela primeira vez a ocorrência de *T. inopina* em Minas Gerais e constitui o primeiro registro de co-ocorrência entre *T. inopina* e *T. bragai* em uma mesma infrapopulação. Foram encontrados 140 digenéticos adultos nos ductos coletores de um hospedeiro. Dentre estes indivíduos, 116 foram identificados como *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934) e 24 como *Tanaisia inopina* Freitas, 1951. Todos os espécimes apresentavam o útero repleto de ovos, o que indica que, ainda que *T. inopina* seja um parasito próprio de infracomunidades presentes em outros hospedeiros que não *C. livia*, seu desenvolvimento não foi prejudicado pelas condições inerentes a esse hospedeiro. Provavelmente *T. inopina* apresenta potencial para a colonização deste novo hospedeiro.

No presente estudo, foi observado um padrão agregado de distribuição das espécies, confirmando o padrão típico de dispersão dos helmintos na população de hospedeiros. A agregação dos indivíduos pode ocorrer em três níveis: em um pequeno número de espécies hospedeiras, em um número relativamente pequeno de indivíduos da população de hospedeiro e em apenas alguns poucos microhabitats dentre os disponíveis no hospedeiro (COMBES; THÉRON, 2000). Esse padrão pode ser explicado pelas vantagens trazidas pelo aumento da probabilidade de acasalamento e da diversidade genética, que em última instância favorece a especialização em resposta à heterogeneidade característica do ambiente vivo que é o hospedeiro. A agregação pode ocorrer também em resposta à competição. Teoricamente, esse processo promoveria a estabilidade da comunidade, minimizando a frequência de interações inter-específicas (VON ZUBEN, 1997).

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALMEIDA, J. L. Sobre alguns helmintos ainda não observados no Brasil. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 3, p. 415-416, 1936.
- AMATO, J. F. R.; BOEGUER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.
- BRANDOLINI, S. V. P. B.; AMATO, S. B.; PEREIRA, A. A. Relacionamento de *Tanaisia bragai* (Digenea, Eucotylidae) e seu hospedeiro intermediário, *Subulina octona* (Gastropoda, Subulinidae) sob condições experimentais. **Parasitologia al Día**, v. 21, n. 3, p. 20-26, 1997.
- BRASIL, M. C.; AMATO, S. B. Faunistic analysis of the helminths of sparrows *Passer domesticus* L. 1758) captured in Campo Grande, Rio de Janeiro, RJ. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 87, Suppl.I, p. 43-48, 1992.
- BUSH, A. O.; Holmes, J. C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. **Canadian Journal of Zoology**, v. 64, n. 3, p. 142-152, 1986.
- BUSH, A. O. et al. Parasitology meets ecology in its own terms: Margolis et al. revisited. **Journal of Parasitology**, v. 83, n. 3, p. 575-583, 1997.
- COMBES, C.; THÉRON, A. Metazoan parasites and resource heterogeneity: constrains and benefits. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 2, p. 299-304, 2000.
- CARNEIRO, J. R. et al. Incidência de ecto e endoparasitos de pombos *Columba livia domestica*) em Goiânia. **Revista de Patologia Tropical**, v.4, n.1, p. 39-41, 1975.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G. Novos achados helmintológicos em animais domésticos de Minas Gerais. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v.12, n. 2, p. 293-297, 1959.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G. Lista dos helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil. **Arquivos da Escola de Veterinária**, v. 22, n. 1, p. 33-93, 1970.
- COSTA, H. M. A. et al. Distribuição de helmintos parasitos de animais domésticos no Brasil. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 38, n. 4, p. 465-579, 1986.
- FEDERMAN, H. B.; HOLANDA, J. C.; EVANGELISTA, A. Ocorrência de parasitos em gatos (*Felis catus domesticus*) e pombos (*Columba livia*) procedentes de algumas localidades de Minas Gerais. **Revista de Patologia Tropical**, v. 2, n. 2, p. 207-215. 1979.
- FOGGIE, A. On a cestode parasite of the domestic pigeon (*Columba livia*). **Annals and Magister of Natural History**, v. 10, n. 2, p. 168-172, 1933.
- FRANCO, S. R. N. Nota sobre trematódeos eucotilídeos (Trematoda, Eucotylidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 63, n. 1, p. 59 – 65, 1965.

FREIRE, J. J. Fauna parasitária riograndense. III. Coelho, cobaia, galinha d' Angola, peru, pombo, avestruz. **Revista de Medicina Veterinária**, v. 3, n. 3, p. 251-267, 1968.

FREITAS, M. G. Sobre um cestóide de pombo doméstico em Minas Gerais – Brasil. **Congresso Brasileiro de Veterinária**, v. 10, n. 3, p. 256-258, 1946.

FREITAS, J. F. T. Revisão da família Eucotylidae Skrjabin, 1924 (Trematoda). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 49, n. 1, p. 34 – 123, 1951.

FREITAS, M. G. Lista dos helmintos parasitos dos animais domésticos de Minas Gerais. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v. 10, n. 3, p. 373-381, 1957.

FREITAS, J. F. T. Nota sobre *Tanaisia inopina* Freitas, 1951 (Trematoda, Eucotylidae). **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro**, v. 3, n. 6, p. 2-4, 1959.

FREITAS, J. F. T.; ALMEIDA, J. L. O gênero “*Capillaria*” Zeder, 1800 (Nematoda – Trichuroidea) e as capillarioses nas aves domésticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 3, p. 311-363, 1935.

GIOVANNONI, M. Fauna parasitológica paranaense. III. *Raillietina (Skrjabinia) bonini* (Méglin, 1889) em pombos domésticos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 1, n. 1, p. 29-31, 1946.

GIOVANNONI, M.; KULLAK, G. V. L. Fauna parasitológica paranaense. IV. Lista de helmintos em animais domésticos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 2, n. 3, p. 225-232, 1947.

HWANG, J. C. et al. Case report – *Dispharynx nasuta* – causing severe proventriculitis in pigeons. **Avian Diseases**, v. 5, n. 1, p. 60- 65, 1961.

KELLER, D. G.; ARAÚJO, J. L. B. Ciclo evolutivo de *Paratanaisia bragai* (Santos 1934) (Trematoda, Eucotylidae) com novo hospedeiro intermediário no Brasil: *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 1, n. 2, p. 82-92, 1992.

KOTLÁN, A. Uj-Guinea Mádar-Cestodák. I. Papagály – Cestodák. **Annales Musei Nationalis Hungarici**, v. 18, n. 1, p. 1-27, 1921.

MALDONADO, J. F. The life cycle of *Tarmelanea bragai* Santos, 1934 (Eucotylidae), a kidney fluke of domestic pigeons. **Journal of Parasitology**, v. 31, n.5, p. 306-314, 1945.

MARTINS, J. W.; FREITAS, M. G. Lista de helmintos parasitos de animais domésticos da região geoeconômica de Brasília e de outras regiões de Goiás. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v. 27, n.3, p. 309-324, 1975.

PORTUGAL, M. A. S. C. et al. Ocorrência de *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Trematoda, Eucotylidae) em pomba doméstica (*Columba livia domestica*). **Arquivos do Instituto de Biologia**, v. 39, n. 3, p. 189-194, 1972.

PINTO, C.; ALMEIDA, J. L. Sinopse dos helmintos dos animais domésticos do Brasil. **O Campo**, v. 6, n. 8, p. 54-63, 1935.

PINTO, R. M.; MENEZES, R. C.; TORTELLY, R. Systematic and pathologic study of *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Digenea, Eucotyliidae) infestation in ruddy ground dove *Columbina talpacoti* (Temminck, 1811). **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 56, n.4, p. 472-479, 2004.

PINTO, R. M. et al. First report of a natural helminth infection in the japanese quail *Coturnix japonica* Temminck & Schlegel (Aves, Phasianidae, Galliformes) in the Neotropical region. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 836-838, 2005.

ROLAS, F. J. T-S. Contribuição para o conhecimento de alguns cestódeos do gênero *Raillietina* Fuhrmann, 1920, (Cestoda-Davaineidae), parasitos de Columbiformes. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 74, n. 1, p. 65- 70, 1976.

SANTOS, V. Monostomose renal das aves domésticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal do Brasil**, v. 1, n. 2, p. 203-215, 1934.

SILVA, C. C.; MATTOS-JÚNIOR, D. G.; RAMIRES P. M. Helmintos parasitas de *Columba livia* (Gm) no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 42, n. 5, p. 391-394, 1990.

THUL, J. E.; FORRESTER, D. J. & ABERCROMBIE, C.L. Ecology of parasite helminths of wood ducks, *Aix sponsa*, in the Atlantic Flyway. **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 52, n. 2, p. 297-310.

VON ZUBEN, C. J. Implicações da agregação espacial de parasitos para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. **Revista de Saúde Pública**, v. 31, n. 1, p. 1-15, 1997.

CAPÍTULO II

**ASPECTOS ECOLÓGICOS DE *Baruscapillaria obsignata* (NEMATODA,
CAPILLARIIDAE), PARASITO DE *Columba livia* (AVES,
COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE FORA, MINAS GERAIS,
BRASIL.**

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi obter dados da ecologia das infrapopulações de *B. obsignata*, em *C. livia* no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. Indivíduos machos e fêmeas de *B. obsignata* foram coletados de 27 aves, fixados, conservados em etanol e posteriormente quantificados. *Baruscapillaria obsignata* foi muito mais frequente no terço anterior do intestino delgado e as fêmeas foram muito mais abundantes que os machos em todas as infra-populações. A prevalência foi 55.6%, a intensidade média 11.8 ± 9.22 e a abundância média 6.56 ± 9.03 . No presente estudo foi observado um padrão agregado de distribuição das infrapopulações de parasitos, demonstrado pelo índice de discrepância, $D = 0.656$ e pela razão variância/ abundância média, 12.44. Nenhuma infrapopulação foi encontrada ocupando todo o intestino delgado. Dentre as 15 infrapopulações observadas, apenas 3 foram encontradas em mais de uma das 3 regiões do intestino (terço anterior e médio), 12 foram encontradas exclusivamente no terço anterior e 1 no terço posterior. A razão sexual fêmea/macho encontrada em todas as infrapopulações foi sempre maior que 1, o que demonstra a existência de um viés em favor da abundância de fêmeas. Esta tendência foi especialmente marcante nas infrapopulações que continham menor número de indivíduos. Os tamanhos das infrapopulações variaram de 5 a 31 indivíduos. Nas infrapopulações com 5 a 15 indivíduos, as razões sexuais observadas variaram de 2.6 a 9, enquanto naquelas com 17 to 31 indivíduos, as razões sexuais foram mais baixas, variando de 1.7 to 2.4. Foi encontrada correlação negativa entre a intensidade de infecção e a razão sexual das infrapopulações. Os resultados são discutidos em termos dos possíveis fatores com influência nos processos que levam `a restrição de nicho e razões sexuais enviezadas em infrapopulações de parasitos.

Palavras-chave: *Baruscapillaria*, Capillaridae, ecologia de população, razão sexual.

ABSTRACT

This work aimed to obtain data on population ecology of nematodes of the species *Baruscapillaria obsignata*, parasites of *Columba livia*. Male and female individuals of *B. obsignata* were obtained from 27 birds, fixed and conserved in 70 °GL ethyl alcohol, and then counted. *Baruscapillaria obsignata* was much more frequent in the anterior third of the small intestine, and females were more abundant than males in all the infra-populations. The prevalence was 55.6%, mean intensity was 11.8 ± 9.22 and mean abundance 6.56 ± 9.03 . In the present study, an aggregate distribution pattern of parasite infrapopulations was observed, demonstrated by the discrepancy index, $D = 0.656$ and by the variance/mean ratio, 12.44. No infrapopulation was found occupying the entire length of the small intestine. Of the 15 infrapopulations observed, only 3 were found occupying more than 1 of the 3 intestinal regions (anterior and median third), 12 were found exclusively in the anterior third and 1 in the posterior third. The female/male sex ratios found in all the infrapopulations were always greater than 1, which shows there is a bias in favor of female abundance. This tendency was especially marked in the infrapopulations containing fewer individuals. The sizes of the infrapopulations ranged from 5 to 31 individuals. In the infrapopulations with 5 to 15 individuals, the sex ratios observed varied from 2.6 to 9, while in those with 17 to 31 individuals, the sex ratios were lower, ranging from 1.7 to 2.4. There was a negative correlation between the infection intensity and the sex ratio of the Infrapopulations. Results are discussed in terms of possible factors influencing the processes that lead to niche restriction and biased sex ratios in parasite infrapopulations.

Key words: *Baruscapillaria*, Capillaridae, biased sex ratio, population ecology.

1 INTRODUÇÃO

A família Capillaridae Neveu-Lemaire 1936 inclui um grande grupo de nematóides tricurídeos, com aproximadamente 300 espécies parasitas de todos os grupos de vertebrados e amplamente distribuídas (MORAVEC, 1982 e 1987).

Em 1982, Moravec propôs um novo arranjo taxonômico para a família Capillaridae, considerando que as características morfológicas das espécies, as diferenças de hábitat e a heterogeneidade de hospedeiros definitivos forneciam evidências suficientes para o estabelecimento de diversos gêneros. Várias espécies antes consideradas como representantes do gênero *Capillaria*, foram redistribuídas em gêneros validados e em gêneros novos. Dentre os novos gêneros criados, encontra-se *Baruscapillaria* Moravec 1982, cuja espécie-tipo é *Baruscapillaria obsignata* (Madsen 1945), um parasito muito comum no continente americano (MORGAN, 1932).

No Brasil, a presença desse parasito foi registrada para os estados do Piauí, Pernambuco, Rio de Janeiro, Minas Gerais, São Paulo, Goiás, Mato Grosso do Sul, Paraná e Rio Grande do Sul (COSTA; FREITAS, 1970; COSTA et al. 1986). Outros autores relataram a presença de *B. obsignata* no intestino delgado de *Zenaidura carolinensis*; *Gallus gallus* e *Meleagris gallopavo* (TRAVASSOS, 1915; MORGAN, 1932; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937).

Existe uma grande lacuna na literatura a respeito de dados ecológicos das infrapopulações de *B. obsignata* no Brasil. A maior parte dos trabalhos refere-se apenas aos hospedeiros e localidades em que esses parasitos ocorrem. O objetivo do presente trabalho foi obter dados da ecologia das infrapopulações de *B. obsignata*, em *C. livia* no município de Juiz de Fora, Minas Gerais.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Indivíduos machos e fêmeas de *B. obsignata* foram coletados de 27 aves da espécie *C. livia*, capturadas em duas localidades do município de Juiz de Fora, o Museu Mariano Procópio e a Praça Jarbas de Lery Santos. Todos os órgãos do aparelho digestório dos hospedeiros foram removidos e dissecados em placas de Petri separadas, contendo solução de NaCl 0.85%. O intestino foi removido, medido e dividido em três porções, o terço anterior, terço médio e terço posterior, que foram analisados separadamente. A superfície mucosa do intestino foi raspada com o auxílio de lâminas de vidro para microscopia e o conteúdo foi analisado. Após a recuperação dos nematóides, estes foram fixados em A.F.A., conservados em etanol 70 °GL (AMATO et al., 1991) e posteriormente quantificados, sob microscópio estereoscópico.

A terminologia ecológica utilizada foi aquela recomendada por Bush et al. (1997). A razão sexual em cada infrapopulação foi calculada dividindo-se o número de fêmeas pelo número de machos encontrados (ROCHE; PATRZEC, 1966). O padrão de distribuição espacial das infrapopulações de parasitos na população de hospedeiros foi obtido através do cálculo da razão variância / média e do índice de discrepância (POULIN, 1993). Para verificar a existência de correlação entre a razão sexual e a intensidade de infecção foi realizado o teste de correlação de Spearman ($p < 0,05$). As razões sexuais iguais a zero não foram incluídas nesta análise.

3 RESULTADOS

Das 27 aves necropsiadas, 15 estavam infectadas por *B. obsignata*, correspondendo a uma prevalência de 55.6%, com intensidade média de 11.80 ± 9.22 e abundância média de 6.56 ± 9.03 (Tabela 1).

Tabela 1. Prevalência, Intensidade, razão variância/média e abundância de *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945), parasitando *Columba livia* (Gmelin), no município de Juiz de Fora, Minas Gerais.

Hospedeiros examinados	Hospedeiros Infectados	Prevalência	Intensidade Média	Razão Variância/Média	Abundância média
27	15	55.6%	11.80	12.44	6.56

No presente estudo, foi observado um padrão agregado de distribuição das infrapopulações de parasitos, demonstrado pelo índice de discrepância, $D = 0.656$ e pela razão variância / média, 12.44.

Nenhuma infrapopulação foi encontrada ocupando toda a extensão do intestino delgado. Das 15 infrapopulações observadas, apenas três foram encontradas ocupando mais de uma das regiões delimitadas (o terço anterior e o terço médio do intestino), as demais foram observadas em apenas uma das regiões: 12 exclusivamente no terço anterior e uma no terço posterior. Dos hospedeiros examinados, 51.9% apresentavam nematóides no terço anterior do intestino delgado, 11.1% no terço médio, e 3.7% no terço posterior. Quando a razão variância/média foi calculada, considerando-se separadamente cada segmento do intestino, os menores valores foram relativos ao terço anterior (Tabela 2), demonstrando uma maior uniformidade na distribuição dos nematóides nessa região do intestino, decorrente da maior frequência de *B. obsignata*.

Tabela 2. Índice de discrepância e razão variância/média, considerando-se separadamente cada segmento do intestino de *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945), parasitando *Columba livia* (Linnaeus), no município de Juiz de Fora, Minas Gerais.

Região do Intestino	Hospedeiros examinados	Índice de discrepância	Razão variância/média
Terço anterior	27	0.67	9.62
Terço médio	27	0.89	11.21
Terço posterior	27	0.92	31

A razão sexual encontrada em todas as infrapopulações foi sempre maior que 1, o que demonstra a presença de um viés em direção à abundância de fêmeas (Tabela 3). Esta tendência foi marcante nas infrapopulações com menor número de indivíduos. Nas infrapopulações encontradas nos hospedeiros 7, 12 e 13, foram encontradas as maiores proporções de fêmeas em relação aos machos: 12:3, 11:1 e 9:1, respectivamente.

Tabela 3. Número de indivíduos da espécie *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945), machos e fêmeas, em diferentes regiões do intestino delgado de *Columba livia*.

	Intestino delgado							Razão Sexual
	Terço anterior		Terço médio		Terço posterior		Total	
	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea		
	Número de indivíduos							
Hospedeiros								
H1	6	11	0	0	0	0	17	1.83
H2	7	14	0	0	0	0	21	2
H3	0	0	0	0	9	22	31	2.4
H4	0	7	0	0	0	0	7	0
H5	6	11	0	0	0	0	17	1.83
H6	3	8	0	0	0	0	11	2.6
H7	3	12	0	0	0	0	15	4
H8	4	9	5	7	0	0	25	1.7
H9	0	1	0	0	0	0	1	0
H 10	0	1	0	0	0	0	1	0
H 11	0	3	0	0	0	0	3	0
H 12	1	11	0	0	0	0	12	11
H 13	1	6	0	3	0	0	10	9
H 14	0	1	0	0	0	0	1	0
H 15	0	2	1	2	0	0	5	4

Os tamanhos das infrapopulações variaram de 5 a 31 indivíduos. Nas infrapopulações com 5 a 15 indivíduos, a razão sexual variou de 2.6 a 9, enquanto naquelas com 17 a 31 indivíduos, a razão sexual variou de 1.7 a 2.4. Foi observada correlação negativa entre a intensidade de infecção e a razão sexual nas infrapopulações (Sperman r : -0,709; $p=0.021$), confirmando a tendência de viés em direção à abundância de fêmeas em baixas intensidades.

4 DISCUSSÃO

Carneiro et al. (1975) e Silva (1990) registraram a ocorrência de “*Capillaria columbae*” em *C. livia*, no Rio de Janeiro, com prevalência de 25.7% e intensidade média de 6.8; e em Goiânia, com prevalência de 8.3%, respectivamente. Pinto et al. (2004) registraram pela primeira vez a ocorrência de *B. obsignata* em *Phasianus colchicus* Linnaeus, 1758 (Phasianidae), no Rio de Janeiro, tendo encontrado prevalência de 2%, intensidade média de 1.0 e abundância média de 0.02.

O nicho ecológico de uma espécie de parasito pode ser definido como um hiper-volume multidimensional determinado por um grande número de variáveis físicas e bióticas, dentre estas o microhabitat (ROHDE, 1994). O sítio de localização no hospedeiro pode representar uma primeira aproximação do seu nicho (HOLMES, 1990). E, portanto, a restrição do microhabitat pode refletir a restrição do nicho daquela espécie (ROHDE, 1979 e 1994; COMBES; THÉRON, 2000). Os resultados do presente estudo sugerem a existência de restrição do nicho de *B. obsignata* ao nível de microhabitat no hospedeiro. É possível que agregação dos parasitos observada ao nível da população hospedeira e ao nível de microhabitat no hospedeiro, represente uma estratégia para o aumento da probabilidade de acasalamento e da permuta genética. Entretanto, para se revelar a causa próxima da agregação e conseqüente restrição de microhabitat observada nas infrapopulações de *B. obsignata*, são necessárias investigações sobre o papel da coexistência entre *B. obsignata* e outras espécies de helmintos, sobre suas necessidades nutricionais e a existência de especializações voltadas para tais necessidades, bem como sobre a importância da agregação em um microhabitat restrito para a performance reprodutiva dos indivíduos.

Diversos autores vêm discutindo os possíveis fatores com influência sobre os processos que levam à restrição de nicho em espécies de helmintos e lançando hipóteses a respeito do valor adaptativo dessa restrição. Rohde (1994) se referiu à competição, probabilidade de acasalamento, reforço das barreiras reprodutivas e adaptação à complexidade ambiental como pressões seletivas levando à restrição de nicho. Holmes (1990) discutiu a importância da especialização, competição e acasalamento.

A probabilidade do encontro de parceiros para o acasalamento é apontada como um fator que poderia promover a restrição de nicho em espécies de helmintos. Segundo tal hipótese, a agregação em um microhabitat restrito aumenta as chances de acasalamento, a

permuta genética e, conseqüentemente, a diversidade genética dos parasitos. Há evidências experimentais de que essa agregação poderia ser mediada por feromônios (SALM; FRIED, 1973; BONE et al. 1977; BONE; STOREY, 1977a,b; BONE et al. 1978; BONE, 1982; SCHIRAZIAN; SCHILLER, 1982; EVELAND et al. 1982 e 1983; BONE; BOTTJER, 1985). A restrição de microhabitat, aliada à mediação química da agregação teria também a vantagem de promover o reforço das barreiras reprodutivas entre espécies próximas, evitando a hibridização (HOLMES, 1990; ROHDE, 1994; COMBES; THÉRON, 2000).

Segundo Rhode (1979), a restrição de nicho pode ser explicada pelas vantagens trazidas pelo aumento da probabilidade de acasalamento e conseqüentemente da diversidade genética. Combes e Théron (2000) generalizaram a hipótese de Rhode (1979) e sugeriram que a especialização provoca a agregação dos indivíduos em três níveis: em um pequeno número de espécies hospedeiras, em um número relativamente pequeno de indivíduos da população de hospedeiros e em apenas alguns poucos microhabitats dentre os disponíveis no hospedeiro. Segundo esses autores, a especialização promove a agregação, a agregação aumenta a diversidade genética e a diversidade genética favorece a especialização em resposta à heterogeneidade característica do ambiente vivo que é o hospedeiro.

Outro fator considerado com influência sobre os processos de restrição de nicho, é a competição intra e inter-específica (HOLMES, 1990; SUKHDEO; SUKHDEO, 1994; DEZFULI et al., 2002). Vários tipos de modelos de heterogeneidade espaço-temporal têm sido usados para explicar a coexistência de espécies. Um desses modelos é o modelo agregação de coexistência, que propõe que a co-existência pode ser favorecida pela redução da intensidade de competição via utilização agregada de recursos fragmentados (SIMKOVÁ et al., 2000). A agregação em resposta à competição pode ocorrer tanto ao nível de microhabitat no hospedeiro como ao nível da distribuição da população de parasitos na população hospedeira. Teoricamente, esse processo promoveria a estabilidade da comunidade, minimizando a freqüência de interações inter-específicas e tornando predominantes os mecanismos intra-específicos de regulação do tamanho da população (VON ZUBEN, 1997).

Em todas as infrapopulações de *B. obsignata*, as fêmeas foram mais abundantes que os machos, fato também relatado por Graybill (1924). O viés em direção à abundância de fêmeas e a correlação entre razão sexual e intensidade de infecção nas infrapopulações de *B. obsignata*, estão de acordo com as observações de Roche e Patrzec (1966), Tingley e Anderson (1986), Stien et al. (1996), Poulin (1997) e Dezfuli et al. (2002).

Diversos autores vêm demonstrando, ou ao menos lançando hipóteses, sobre a existência de relação entre parâmetros ecológicos densidade-dependentes e aspectos da

reprodução, como a razão sexual, a permuta genética e a diversidade genética nas populações de parasitos (ROCHE; PATRZEC, 1966; TINGLEY; ANDERSON, 1986; HOLMES, 1990; MAY; WOOLHOUSE, 1993; ROHDE, 1994; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997; COMBES; THÉRON, 2000; DEZFULI et al., 2002).

A razão sexual primária das populações de nematóides é usualmente 1:1, uma vez que, com exceção dos oxiurídeos, os cromossomos sexuais atuam como o mecanismo genético de determinação sexual nesses helmintos (STIEN et al., 1996; TINGLEY; ANDERSON, 1986). Entretanto, razões sexuais enviesadas para fêmeas já foram observadas em várias espécies de nematóides (ROCHE; PATRZEC, 1966; TINGLEY; ANDERSON, 1986; GUYATT; BUNDY, 1993; POULIN, 1997). Aspectos da biologia e ecologia das espécies, tais como a longevidade e taxa de desenvolvimento diferencial de machos e fêmeas; competição intra e inter-específica e estrutura espacial e genética das populações têm sido apontados como importantes fatores promovendo desvios das razões sexuais 1:1 (ROCHE; PATRZEC, 1966; MAY; WOOLHOUSE, 1993; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997).

Poulin (1997) examinou a relação entre a razão sexual e a prevalência ou intensidade de infecção em espécies de nematóides. As razões sexuais tenderam a ser enviesadas para fêmeas. Em populações experimentais de nematóides, a intensidade da infecção foi correlacionada negativamente com a razão sexual, ou seja, a razão sexual foi menos enviesada para fêmeas em altas densidades populacionais. Já para as populações de acantocéfalos, foi observada uma relação negativa significativa entre a prevalência e a razão sexual. Roche e Patrzec (1966) mostraram que a intensidade da infecção e a razão sexual fêmea: macho foram significativamente correlacionadas em infrapopulações de *Ancylostoma caninum*, obtidas experimentalmente. Os maiores valores de razão sexual foram observados em infrapopulações com o menor número de indivíduos. Os autores também observaram que a razão sexual se correlacionou positivamente com o tempo de infecção, ou seja, quanto mais recente a infecção, mais próxima a razão sexual de 1. Os machos seriam, portanto perdidos durante o curso da infecção. Os autores concluíram que os padrões observados foram devidos à longevidade diferencial entre machos e fêmeas.

A densidade e o padrão de distribuição das infrapopulações de parasitos podem favorecer o surgimento de razões sexuais enviesadas, quando a probabilidade de acasalamento é afetada pela abundância de parasitos (MAY; WOOLHOUSE, 1993; POULIN, 1997). Em populações de parasitos com sistema de acasalamento poligâmico, razões sexuais enviesadas para fêmeas podem ser favorecidas, quando a intensidade de infecção é baixa e, portanto a probabilidade de acasalamento diminui. Em tais sistemas, quando os parasitos são menos

abundantes, o maior número de fêmeas na infrapopulação pode aumentar a probabilidade de acasalamento.

Os efeitos da densidade de parasitos sobre a razão sexual também sugerem que as variações nas proporções entre machos e fêmeas podem ser induzidas pela competição intra-específica, e resultam na regulação do tamanho da população (TINGLEY; ANDERSON, 1986; STIEN et al., 1996; POULIN, 1997). A regulação do sucesso reprodutivo pode ser obtida pela alteração da razão sexual, de maneira que, com o crescimento da infrapopulação, a proporção de fêmeas declina. Com isso, a frequência de acasalamentos é reduzida e, conseqüentemente, o crescimento da população é refreado (TINGLEY; ANDERSON, 1986). Este argumento complementa aquele proposto por May e Woolhouse (1993), que consideraram o enviesamento em direção a fêmeas, em baixa densidade populacional, uma adaptação promovendo maiores chances de acasalamento.

O declínio do número de fêmeas, em populações com altas densidades, pode também ser resultado de competição intra-específica por nutrientes (STIEN et al., 1996) ou da determinação ambiental do sexo (TINGLEY; ANDERSON, 1986).

Além dos efeitos da competição intra-específica, é preciso considerar o impacto da competição inter-específica sobre a mortalidade ou fecundidade dos helmintos e em última instância sobre as razões sexuais observadas nas infrapopulações de uma dada espécie.

No presente trabalho, não foi possível determinar as causas das razões sexuais enviesadas para fêmeas nas infrapopulações de *B. obsignata* com menor intensidade de infecção. Todavia, sugerimos que a competição por nutrientes entre fêmeas, associada ao sistema de acasalamento poligâmico, torna as razões enviesadas para fêmeas uma estratégia ótima em infrapopulações com baixas intensidades. Sugerimos ainda, que a exclusão competitiva entre fêmeas, refletida nos menores valores de razão sexual, em infrapopulações com altas intensidades, funcionaria como um processo regulador do tamanho da infrapopulação, favorecendo um tamanho ótimo para o sucesso reprodutivo dos indivíduos.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.
- BLISS, C. I.; FISHER, R. A. Fitting the negative binomial distribution to biological data. **Biometrics**, v. 9, n. 2, p. 176-200, 1953.
- BONE, L. W. *Nippostrongylus brasiliensis*: female incubation, release of pheromone, fractionation of incubates. **Experimental Parasitology**, v. 54, n. 1, p. 12-20, 1982.
- BONE, L. W.; SHOREY, H. H. Disruption of sex pheromone communication in a nematode. **Science**, v. 197, n. 5, p. 694-695, 1977.
- BONE, L. W.; SHOREY, H. H. Interactive influences of male- and female-produced pheromones on male attraction to female *Nippostrongylus brasiliensis*. **The Journal of Parasitology**, v. 63, n. 5, p. 845-848, 1977.
- BONE, L. W. et al. *Nippostrongylus brasiliensis*: age and time of day effects on pheromone production and response. **Experimental Parasitology**, v. 42, n. 1, p. 82-86, 1977.
- BONE, L. W.; SHOREY, H. H.; GASTON, L. K. *Nippostrongylus brasiliensis*: factors influencing movement of males toward a female pheromone. **Experimental Parasitology**, v. 44, n. 1, p. 100-108, 1978.
- BONE, L. W.; BOTTJER, K. P. Cuticular carbohydrates of three nematodes species and chemoreception by *Trichostrongylus colubriformis*. **Journal of Parasitology**, v. 71, n. 2, p. 235-238, 1985.
- BUSH, A. O. et al. Parasitology meets ecology in its own terms: Margolis et al revisited. **Journal of Parasitology**, v. 83, n. 5, p. 575-583, 1997.
- CARNEIRO, J. R. et al. Incidência de ecto e endoparasitos de pombos (*Columba livia domestica*) em Goiânia. **Revista de Patologia Tropical**, v. 4, n. 1, p. 39-41, 1975.
- COMBES, C.; THÉRON, A. Metazoan parasites and resource heterogeneity: constraints and benefits. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 3, p. 299-304, 2000.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G.. Lista de helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil. **Arquivos da Escola de Veterinária**, v. 22, n. 1, p. 33-93, 1970.
- COSTA, H. M. A. et al. Distribuição de helmintos parasitos de animais domésticos no Brasil. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 38, n. 4, p. 465-579, 1986.

- EVELAND, L. K.; FRIED, B.; COHEN, L. M. *Schistosoma mansoni*: adult worm chemoattraction with and without barriers. **Experimental Parasitology**, v. 54, n. 2, p. 271-276, 1982.
- EVELAND, L. K.; FRIED, B.; COHEN, L. M. *Schistosoma mansoni*: adult worm chemoattraction with barriers of specific molecular weight exclusions. **Experimental Parasitology**, v. 56, n. 2, p. 255-258, 1983.
- FREITAS, J. F.; ALMEIDA, J. L. O gênero “*Capillaria*” Zeder, 1800 (“Nematoda – Trichuroidea”) e as capillarioses nas aves domesticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 3, p. 311-363, 1935.
- GRAYBILL, H. W. *Capillaria columbae* (Rud.) from the chicken and turkey. **Journal of Parasitology**, v. 10, n. 2, p. 205-207, 1924.
- GUYATT, H. L.; BUNDY, D. A. P. Estimation of intestinal nematode prevalence: influence of parasite mating patterns. **Parasitology**, v. 107, n. 1, p. 99-106, 1993
- HATCHER, M. J.; TANEYHILL, D. E.; DUNN, A. M. Population dynamics under parasitic sex ratio distortion. **Theoretical Population Biology**, v. 56, n. 1, p. 11-28, 1999.
- HOLMES, J. C. Competition, contacts and other factors restricting niches of parasitic helminthes. **Annales de Parasitologie Humaine et Comparée**, v. 65, Supl. I, p. 69-72, 1990.
- MADSEN, H. Notes on the species of *Capillaria* Zeder, 1800 known from gallinaceous birds. **Journal of Parasitology**, v. 37, n. 3, p. 257-265, 1950.
- MAY, M. R.; WOOLHOUSE, M. E. J. Biased sex ratios and parasite mating probabilities. **Parasitology**, v. 107, n. 3, p. 287-295, 1993.
- MILLER, M. J. The parasites of pigeons in Canada. **Canadian Journal of Veterinary Research**, v. 15, n. 1, p. 91-103, 1937.
- MORAVEC, F. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. **Folia Parasitologica**, v. 29, n. 1, p. 119-132, 1982.
- MORAVEC, F. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. **Folia Parasitologica**, v. 34, n. 1, p. 39-56, 1987.
- MORGAN, D. O. On three species of the genus *Capillaria* from the English domestic fowl. **Journal of Helminthology**, v.10, n. 4, p. 183-194, 1932.
- PINTO, R. M. et al. Trichurid nematodes in ring-necked pheasants from backyard flocks of the state of Rio de Janeiro, Brazil: frequency and pathology. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 7, p. 721-726, 2004.
- POULIN, R. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. **International Journal for Parasitology**, v. 23, n. 6, p. 937-944, 1993.

POULIN, R. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. **Oecologia**, v. 111, n. 3, p. 375-380, 1997.

ROCHE, M.; PATRZEC, D. The female to male ratio (FMR) in hookworm. **The Journal of Parasitology**, v. 52, n. 2, p. 117-121, 1966.

ROHDE, K. Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. **Parasitology**, v. 109, Supl., p. 69-84, 1994.

SALM, R. W.; FRIED, B. Heterosexual chemical attraction in *Camallanus* sp. (Nematoda) in the absence of worm mediated tactile behavior. **The Journal of Parasitology**, v. 59, n. 3, p. 434-436, 1973.

SCHIRAZIAN, D.; SCHILLER, E. L. Mating recognition by *Schistosoma mansoni* in vitro. **The Journal of Parasitology**, v. 68, n. 4, p. 650-652, 1982.

SILVA, C. C. Helintos parasitos de *Columba livia* (Gm) no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 42, n. 5, p. 391-394, 1990.

SIMKOVÁ, A. et al. Co-existence of nine gill ectoparasites (*Dactylogyrus*: Monogenea) parasitising the roach (*Rutilus rutilus* L.): history and present ecology. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 6, p. 1077-1088, 2000.

STIEN, A.; HALVORSEN, O.; LEINAAS, H-P. Density-dependent sex ratio in *Echinomermella matsi* (Nematoda) a parasite of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. **Parasitology**, v. 112, n. 1, p. 105-112, 1996.

SUKHDEO, M. V. K.; SUKHDEO S. C. Optimal habitat selection by helminths within the host environment. **Parasitology**, v. 109, Supl., p. 41-55, 1994.

TINGLEY, G. A.; ANDERSON, R. M. Environmental sex determination and density dependent population regulation in the entomogenous nematode *Romanomermis culicivorax*. **Parasitology**, v. 92, n. 3, p. 431-449, 1986.

TRAVASSOS, L. Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. V. Sobre as espécies brasileiras do gênero *Capillaria* Zeder, 1800. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 7, n. 2, p. 146-172, 1915.

VON ZUBEN, C. J. Implicações da agregação espacial de parasitos para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. **Revista de Saúde Pública**, v. 31, n. 5, p. 1-15, 1997.

CAPITULO III

**ESTUDO MORFOMÉTRICO E ASPECTOS TAXONÔMICOS DE
Baruscapillaria obsignata (NEMATODA, CAPILLARIIDAE), PARASITO
DE *Columba livia* (AVES, COLUMBIDAE), NO MUNICÍPIO DE JUIZ DE
FORA, MINAS GERAIS, BRASIL.**

RESUMO

O objetivo deste estudo foi obter dados sobre a morfologia e morfometria de nematóides da espécie *Baruscapillaria obsignata*, parasitos de *Columba livia*. Para as análises morfométricas, 41 espécimes (13 machos e 28 fêmeas) foram medidos em microscópio de campo claro adaptado com ocular micrométrica. O comprimento do corpo das fêmeas variou de 11.8 a 18.0 mm (14.8 ± 2.0 mm). A maior largura do corpo variou de 65 a 92.5 mm (74.32 ± 7.6 mm). A distância entre a vulva e a porção final do esôfago variou de 50 a 200 mm (101.31 ± 42.2 mm), e o comprimento da vagina variou de 55 a 210 mm (135.92 ± 41 mm). A largura dos ovos variou de 27.08 a 34.28 mm (29.56 ± 2 mm), e o comprimento de 45.83 a 56.87 mm (51.08 ± 3 mm). O comprimento do esôfago variou de 6.32 a 4.6 mm (5.42 ± 0.55 mm). O comprimento do corpo dos machos variou de 5.82 a 11.25 mm (9.29 ± 1.5 mm) e a largura do corpo, de 42.5 a 110 mm (59.77 ± 18.92 mm). O comprimento do espículo variou de 1.0 to 4.25 mm (1.55 ± 0.89 mm) e a largura do espículo, de 7.5 to 12.5 mm (9.58 ± 1.79 mm). Os resultados do estudo morfológico e morfométrico estão de acordo com os dados apresentados por outros autores para esta espécie. As características morfológicas e morfométricas, hospedeiros e habitat de *B. obsignata* são similares `aqueles atribuídos a *Capillaria dujardini*, confirmando que se trata de uma única espécie.

Palavras chave: *Baruscapillaria*, Capillaridae, morfometria, morfologia, taxonomia.

ABSTRACT

This work aimed to obtain data on the morphology and morphometry of nematodes of the species *Baruscapillaria obsignata*, parasites of *Columba livia*. For morphometric analysis, 41 specimens (13 males and 28 females) were measured with the aid of an ocular micrometer coupled to the objective of a photonic microscope. The body length of the females varied from 11.8 to 18.0 mm (14.8 ± 2.0 mm). The greatest body width ranged from 65 to 92.5 mm (74.32 ± 7.6 mm). The distance between the vulva and the end of the esophagus ranged from 50 to 200 mm (101.31 ± 42.2 mm), and the vagina length varied from 55 to 210 mm (135.92 ± 41 mm). The width of the eggs ranged from 27.08 to 34.28 mm (29.56 ± 2 mm), and their length was between 45.83 and 56.87 mm (51.08 ± 3 mm). Finally, the esophagus length ranged from 6.32 to 4.6 mm (5.42 ± 0.55 mm). For males, the body length varied between 5.82 and 11.25 mm (9.29 ± 1.5 mm) and body width ranged from 42.5 to 110 mm (59.77 ± 18.92 mm). The espiculum length varied from 1.0 to 4.25mm (1.55 ± 0.89 mm) and the espiculum width ranged from 7.5 to 12.5 mm (9.58 ± 1.79 mm). The results of the morphometric and morphological study agree with those presented by other authors for this species. The morphological and morphometric characteristics, hosts and habitat attributed to *B. obsignata* are similar to those attributed to *Capillaria dujardini*, confirming that they are the same species.

Key words : *Baruscapillaria*, Capillaridae, morphometric, morphology, taxonomy.

1 INTRODUÇÃO

A família Capillaridae Neveu-Lemaire 1936 inclui um grande grupo de nematóides tricurídeos, com aproximadamente 300 espécies parasitas de todos os grupos de vertebrados atuais e amplamente distribuídas (MORAVEC, 1982 e 1987). A taxonomia desses nematóides ainda não está bem estabelecida, principalmente no que se refere aos gêneros e espécies reconhecidas por diferentes autores.

Segundo Moravec (1982), anteriormente à década de 1980, haviam sido criados 19 gêneros de capillarídeos: *Capillaria* Zeder, 1800 (= *Trichosoma* Rudolphi, 1819); *Trichosomum* Creplin, 1829, *Liniscus* Dujardin, 1845; *Thominx* Dujardin, 1845, *Calodium* Dujardin, 1845; *Eucoleus* Dujardin, 1845; *Hepaticola* Hall, 1916; *Capillostrongyloides* Freitas e Lent, 1935; *Skryabinocapillaria* Skarbilovich, 1946; *Aonchoteca* Lopes-Neyra, 1947, *Gessyella* Freitas, 1959; *Pterothominx* Freitas, 1959; *Pseudocapillaria* Freitas, 1959; *Ritaklossia* Freitas, 1959; *Pearsonema* Freitas e Mendonça, 1960; *Orthothominx* Freitas e Silva, 1960; *Paracapillaria* Mendonça, 1963; *Schulmanela* Ivashkin, 1964 e *Armocapillaria* Gagarin e Nazarova, 1966, muitos deles não reconhecidos por diversos autores.

Como resultado do conhecimento inadequado da morfologia e discordância entre os autores sobre os caracteres relevantes para a taxonomia, muitas espécies de capillarídeos eram incluídas no gênero *Capillaria* Zeder, 1800, que apresentava uma diagnose generalizada, no que se refere à morfologia, hospedeiros e hábitat das espécies (TRAVASSOS, 1915; FREITAS; ALMEIDA, 1935; LEVINE, 1980).

Em 1982, Moravec propôs um novo arranjo taxonômico para a família Capillaridae, considerando que as características morfológicas das espécies, as diferenças de hábitat e a heterogeneidade de hospedeiros definitivos forneciam evidências suficientes para o estabelecimento de diversos gêneros. O autor reconheceu 16 gêneros. O gênero *Capillaria* recebeu uma diagnose mais objetiva, no que se refere aos caracteres morfológicos e hábitat das espécies. Várias espécies antes consideradas como representantes do gênero *Capillaria*, foram redistribuídas, em gêneros que Moravec (1982) considerou como válidos e em gêneros criados por ele. Dentre os novos gêneros criados, encontra-se *Baruscapillaria* Moravec, 1982, cuja espécie-tipo é *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945). Os nematóides do gênero *Baruscapillaria* são parasitos do intestino e estômago de aves e mamíferos e caracterizam-se pela ausência de asas caudais laterais no macho, bursa bem desenvolvida, lobular ou não, sustentada em cada lado por um, ou algumas vezes dois pequenos lobos arredondados,

freqüentemente mais estreitos na base; cada lobo apresentando uma pequena projeção, usualmente na região ventral; espículo bem esclerotizado, relativamente longo; bainha do espículo sem espinhos; apêndice vulvar presente ou ausente nas fêmeas.

A primeira espécie de capilarídeo relatada parasitando *Columba livia* (Gmelin) (Columbidae), no Brasil, foi *Capillaria dujardini* Travassos, 1914 e atualmente, esta espécie é denominada *Baruscapillaria obsignata* (Madsen 1945). Desde a descrição de *C. dujardini* por Travassos (1915), nota-se uma grande lacuna na literatura a respeito de dados morfológicos e morfométricos desta espécie.

Os objetivos do presente trabalho foram caracterizar morfológica e morfometricamente nematóides da espécie *B. obsignata*, parasitos de *C. livia*, no município de Juiz de Fora, Minas Gerais.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Indivíduos machos e fêmeas de *B. obsignata* foram coletados de 27 aves da espécie *C. livia*, capturadas em duas localidades do município de Juiz de Fora, o Museu Mariano Procópio e a Praça Jarbas de Lery Santos. Os hospedeiros foram sacrificados por meio de asfixia com éter e necropsiados para a procura de parasitos. Todos os órgãos do aparelho digestório foram removidos e dissecados em placas de Petri separadas, contendo solução de NaCl 0.85%. A superfície mucosa do intestino foi raspada com o auxílio de lâminas de vidro para microscopia e o conteúdo foi analisado. Após a obtenção dos nematóides, estes foram fixados em A.F.A., conservados em etanol 70% (AMATO et al., 1991) e quantificados, sob microscópio estereoscópico.

Para a análise morfométrica, 41 indivíduos (13 machos e 28 fêmeas) foram clarificados em lactofenol, montados em lâminas semipermanentes com glicerol e medidos com o auxílio de ocular micrométrica acoplada à objetiva de um microscópio de campo claro. Foi adotada a classificação taxonômica proposta por Moravec (1982).

3 RESULTADOS

3.1 Dados Morfológicos e morfométricos

3.1.1 Fêmeas (Figuras 1-8)

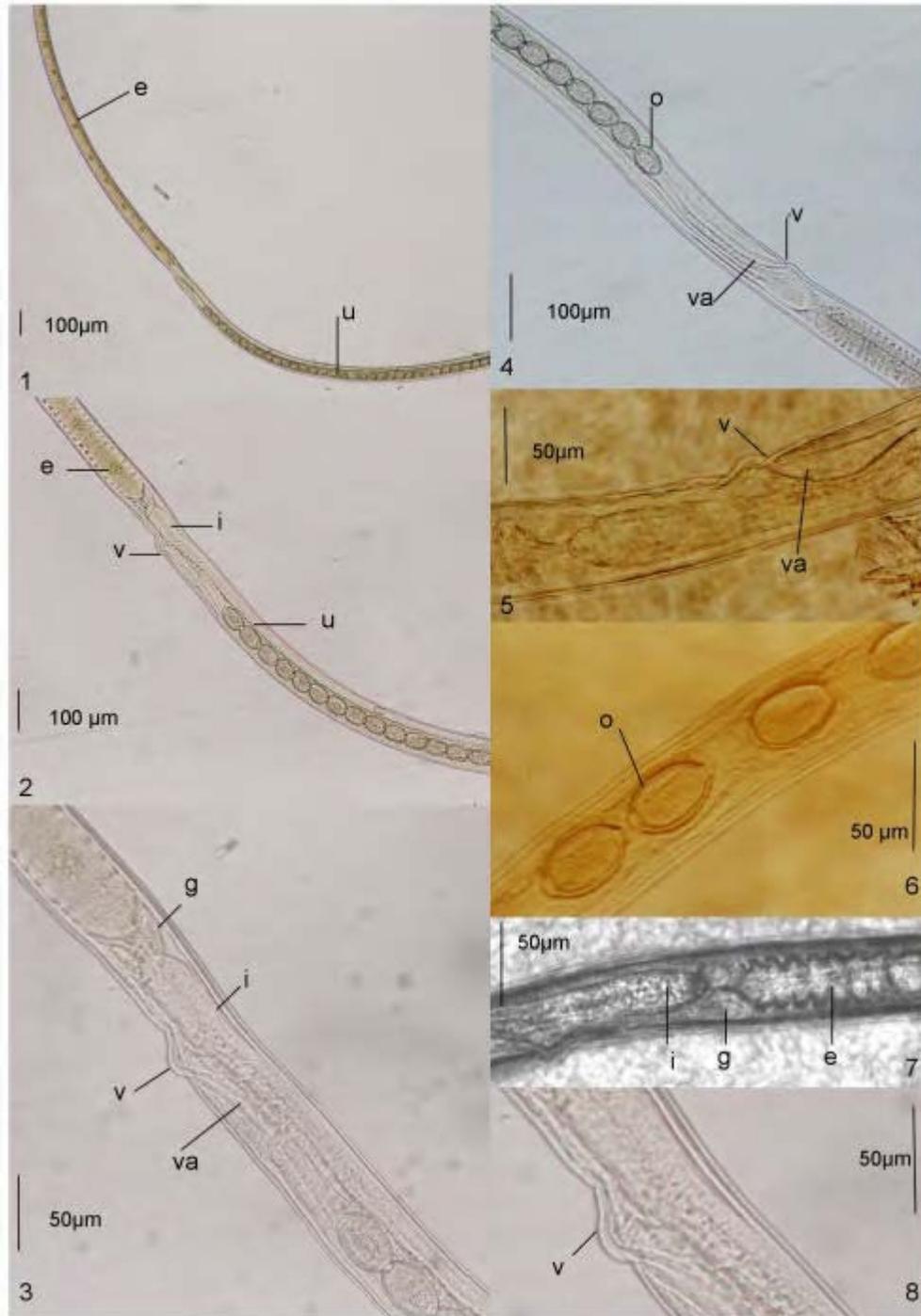
Comprimento do corpo 14.8 ± 2.0 mm (11.8-18.0 mm); maior largura do corpo 74.32 ± 7.6 mm (65-92.5 mm); distância entre a vulva e a porção final do esôfago 101.31 ± 42.2 mm (50-200 mm); comprimento da vagina 135.92 ± 41 mm (55-210 mm); largura dos ovos 29.56 ± 2 μ m (27.08-34.28 mm); comprimento dos ovos 51.08 ± 3 μ m (45.83-56.87 mm); comprimento do esôfago 5.42 ± 0.55 mm (6.32-4.6 mm).

3.1.2 Machos (Figuras 9-13)

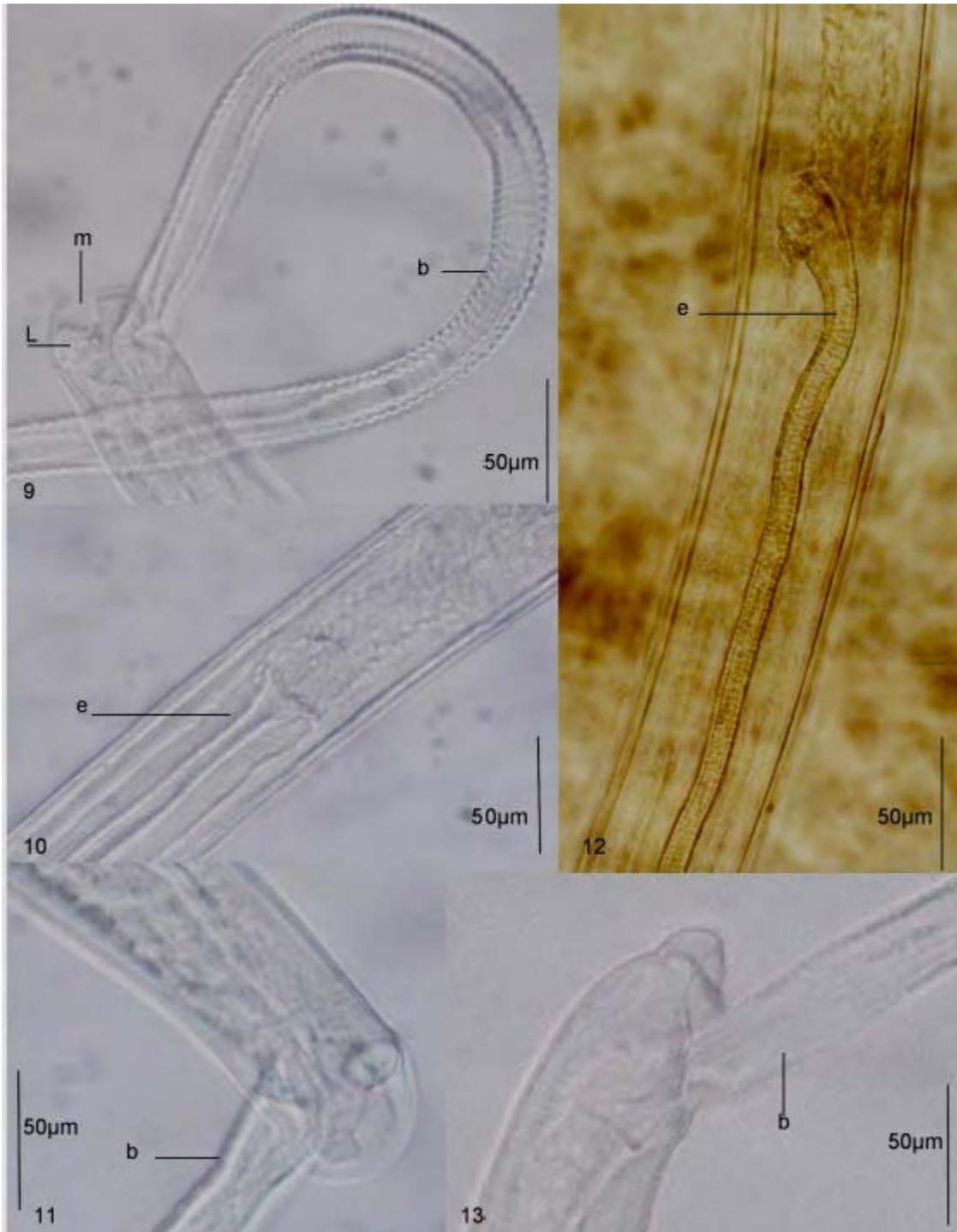
Comprimento do corpo 9.29 ± 1.5 mm (5.82-11.25 mm); largura do corpo 59.77 ± 18.92 mm (42.5-110 mm); comprimento do espículo 1.55 ± 0.89 mm (1.0 e 4.25mm); largura do espículo 9.58 ± 1.79 mm (7.5-12.5 mm).

3.1.3 Habitat

Foram encontrados indivíduos adultos de *B. obsignata* apenas no intestino delgado, com marcante preferência pelo terço anterior desse órgão.



Figuras 1-8. Morfologia de fêmeas de *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945). 1-5. Transição entre a região anterior e posterior do corpo, mostrando o esôfago (e), glândulas esofagianas (g), intestino (i), vulva (v), vagina (va) e útero (u) repleto de ovos (o). 6. Ovos dentro do útero. 7. Glândulas esofagianas e esôfago. 8. Vulva com lábios ligeiramente salientes.



Figuras 9-13. Morfologia de machos de *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945). 9. Região posterior, mostrado os dois lobos arredondados (L), que sustentam uma membrana tipo bolsa copuladora (m), e a bainha do espículo (b). 10 e 11. Região proximal do espículo (e). 12. Espículo no interior da bainha do espículo. 13. bainha do espículo em detalhe.

4 DISCUSSÃO

Baruscapillaria obsignata é um parasito muito comum no continente americano (MORGAN, 1932). A presença desse parasito foi registrada para a maior parte dos estados brasileiros (COSTA; FREITAS, 1970; COSTA et al. 1986). Outros autores relataram a presença de *B. obsignata* no intestino delgado de *C. livia*, *Zenaidura carolinensis*; *Gallus gallus dom.* e *Meleagris gallopavo* (TRAVASSOS, 1915; MORGAN, 1932; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937).

Todas as características morfológicas dos nematóides estudados, no presente trabalho (Figuras 1-13), estão de acordo com aquelas descritas por Travassos (1915), com exceção da região posterior do macho. Segundo o autor, os nematóides desta espécie apresentam cutícula com fina estriação transversal; extremidade cefálica em ponta; boca muito pequena, nua; esôfago com comprimento de cinco a seis milímetros. Os machos apresentam comprimento do corpo de 8,8 a 10,5 mm e largura de 0,035 a 0,064 mm; enquanto as fêmeas medem 14 a 18 mm de comprimento por 0,031 a 0,085 mm de largura. As fêmeas apresentam vulva circular, de lábios ligeiramente salientes; vagina mais ou menos longa, musculosa, medindo 0,12 a 0,14 mm de comprimento; ovos de casca delgada com 0,053 a 0,056 mm de comprimento e 0,028 a 0,032 mm de largura máxima; ânus terminal; relação entre a parte anterior e a posterior mais ou menos 2:3. Os machos apresentam abertura cloacal situada ventralmente; espículo longo de 1,5 a 1,57 mm de comprimento e 0,010 mm de largura, geralmente retraído; bainha do espículo sem espinhos; proporção entre a parte anterior e posterior 14:11.

Travassos (1915) descreveu a região posterior dos machos como uma “cauda trilobada”. Na verdade, os machos dessa espécie apresentam uma membrana tipo bolsa copuladora, que é uma extensão da cutícula, suportada por dois raios arredondados (GRAYBILL, 1924; MORGAN, 1932; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937; LEVINE, 1980). Travassos (1915) provavelmente examinou a região posterior dos machos de perfil, o que leva à sobreposição de planos cuticulares, dando a impressão de haver lobos (FREITAS; ALMEIDA, 1935). Os dados morfométricos obtidos no presente estudo também são próximos daqueles apresentados por Travassos (1915) e outros autores (GRAYBILL, 1924; MORGAN, 1932; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937; LEVINE, 1980) (Tabela 1).

Tabela 1. Morfometria de *Baruscapillaria obsiganta* (Madsen, 1945).

	Travassos (1915)	Graybill (1924)	Morgan (1932)	Freitas e Almeida (1935)	Miller (1937)	Levine (1980)	Presente trabalho
Cc macho	8.8-10.5mm	8.6-10mm	9.5-11.5mm	9.7-11.8mm	11.4mm	6.1-9.3mm	5.83-11.25mm (9.29 mm)
Cc fêmea	14-18mm	10-12.3mm	10.5- 14.5mm	12.5-14.7mm	14-19mm	10.2-40mm	11.8-18mm (14.8mm)
Lc macho	0.064mm	0.085	0.055mm	0.024- 0.057mm	*	0.023- 0.031mm	42.5-110 μ m (59.77 μ m)
Lc fêmea	0.085mm	0.079mm	0.08mm	0.016- 0.098mm	*	0.041- 0.05mm	65-92.5 μ m (74.32mm)
Ce macho	5-6	*	5.2mm	4.7-5.7mm	5.53mm	*	*
Ce fêmea	5-6	4.6-5.6mm	4.5mm	4.2-6.1mm	*	*	4.6-6.3mm (5.4mm)
Dv-e fêmea	*	*	0.06mm	0.060- 0.172mm	*	0.046- 0.076mm	50-200 μ m (101.3 μ m)
Cv fêmea	0.12- 0.14mm	*	*	0.12-0.21mm	*	*	55-210 μ m (135.92 μ m)
Co fêmea	53-56 μ m	50-62 μ m	48-55 μ m	41-51 μ m	47-72 μ m	41-51 μ m	45.8-56.8 μ m (51 μ m)
Lo Fêmea	28-32 μ m	20-27 μ m	22-27 μ m	24-32 μ m	24-31 μ m	*	27-34.2 μ m (29.5 μ m)
Cesp macho	1.50- 1.57mm	1.2mm	1.08- 1.43mm	1.20-1.56mm	1.4-1.56mm	1.16- 1.53mm	1-4.25mm (1.55mm)
Lesp macho	*	0.0082mm	*	0.005- 0.012mm	*	*	7.5-12.5 μ m (9.58 μ m)

Os dados morfométricos descritos por outros autores foram obtidos nos trabalhos de Travassos (1915), Graybill (1924); Morgan (1932), Miller (1937) e Levine (1980).

Legenda. **Cc** comprimento do corpo; **Lc** largura do corpo; **Ce** comprimento do esôfago; **Dv-e** distância entre a vulva e o esôfago; **Cv** comprimento da vagina; **Co** comprimento dos ovos; **Lo** largura dos ovos; **Cesp** comprimento do espículo; **Lesp** largura do espículo.

* Informação não disponível.

Em 1914, Travassos renomeou a espécie *Trichosoma columbae* Rudolphi, 1819 como *Capillaria dujardini*. O autor validou o gênero *Capillaria* e considerou a denominação *columbae* como *nomen nudum*. Em 1915, em seu trabalho sobre as espécies brasileiras do gênero *Capillaria* (*sensu* Zeder 1800), Travassos colocou *C. columbae* na lista de nomes que deveriam desaparecer. Entretanto, a denominação *Capillaria columbae* ainda permaneceu em uso (GRAYBILL, 1924; FREITAS; ALMEIDA, 1935; MILLER, 1937; LEVINE, 1938; COSTA; FREITAS, 1970; CARNEIRO et al. 1975; COSTA et al. 1986; SILVA, 1990) e a sinonímia envolvendo os nomes *C. columbae* (Rudolphi, 1819), *C. obsignata* Madsen, 1945 e *C. dujardini* criou controvérsias a respeito da identidade dessa espécie. Morgan (1932) e Madsen (1950) consideraram *C. dujardini* sinônimo de *C. obsignata* e *C. columbae*. Read (1949), entretanto, considerou *C. obsignata* sinônimo de *C. columbae*, mas afirmou que *C. dujardini* e *C. obsignata* são espécies diferentes. Morgan (1932), assim como Freitas e Almeida (1935), adotaram a denominação *Capillaria columbae* (Rudolphi, 1819) Travassos, 1915, e consideraram *C. dujardini* sinônimo de *T. columbae*, *Calodium tenue* e *C. columbae*, mas não fizeram menção a *C. obsignata*. Levine (1980) referiu-se a *C. dujardini*, *C. obsignata* e *C. caudinflata* Molin, 1858 como espécies distintas que teriam como sinônimo a denominação *C. columbae*, mas destacou que outros autores consideraram que *C. dujardini* e *C. obsignata* são a mesma espécie. Anderson (2000) referiu-se a *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945), como sinônimo de *C. columbae*, mas não fez menção a *C. dujardini*. As características morfológicas (Tabela 2), ciclos de vida, hospedeiros e habitat atribuídos a *C. dujardini* e *B. obsignata* confirmam que se trata de uma única espécie.

Tabela 2. Habitat, características morfométricas e morfológicas atribuídas a *Capillaria dujardini* Travassos, 1914 e *Baruscapillaria obsignata* (Madsen, 1945).

	<i>Capillaria dujardini</i> Travassos, 1914		<i>Baruscapillaria obsignata</i> (Madsen, 1945)	
	machos	fêmeas	machos	fêmeas
Comprimento do corpo (mm)	8.8-10.5	14-18	8.6-10	10-18
Largura máxima do corpo (mm)	0.064	0.085	0.053	0.031-0.085
Comprimento do esôfago (mm)	5-6	5-6	*	*
Distância vulva – esôfago (mm)	-	*	-	*
Vulva	-	Sem apêndice vulvar	-	Sem apêndice e vulvar
Comprimento da vagina (mm)	-	0.12-0.14	-	*
Comprimento dos ovos (mm)	-	0.053-0.056	-	0.048-0.062
Largura dos ovos (mm)	-	0.028-0.032	-	0.020-0.032
Relação entre a região anterior e posterior	11:14	2:3	*	*
Cauda do macho	membrana tipo bolsa	-	membrana tipo bolsa	-
Comprimento do espículo (mm)	1.50-1.57	-	1.2	-
Bainha do espículo	Sem espinhos, com estriações transversais	-	Sem espinhos, com estriações transversais	-
Habitat	intestino delgado	intestino delgado	intestino delgado	intestino delgado

Os dados descritos foram obtidos nos trabalhos de Travassos (1915) e Madsen (1950).

* Informação não disponível.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária Universidade Federal do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.
- ANDERSON, R. C. **Nematode parasites of vertebrates. Their development and transmission**. CAB publishing, New York, 2000. 650p.
- CARNEIRO, J. R et al. Incidência de ecto e endoparasitos de pombos *Columba livia domestica*) em Goiânia. **Revista de Patologia Tropical**, v. 4, n. 1. p. 39-41, 1975.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G. Lista de helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil. **Arquivos da Escola de Veterinária**, v. 22, n. 1, p. 33-93, 1970.
- COSTA, H. M. A. et al. Distribuição de helmintos parasitos de animais domésticos no Brasil. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 38, n. 4, p. 465-579, 1986.
- FREITAS, J. F.; ALMEIDA, J. L. O gênero “*Capillaria*” Zeder, 1800 (“Nematoda – Trichuroidea”) e as capillarioses nas aves domesticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 4, p. 311-363, 1935.
- GRAYBILL, H. W. *Capillaria columbae* (Rud.) from the chicken and turkey. **Journal of Parasitology**, v. 10, n. 3, p. 205-207, 1924.
- LEVINE, P. P. Infection of the chicken with *Capillaria columbae* (Rud.). **Journal of Parasitology**, v. 24, n. 1, p. 45-52, 1938.
- LEVINE, N. D. **Nematodes parasites of domestic animals and of man**. Burges Publishing company, Minneapolis, 1980. 477p.
- MADSEN, H. Notes on the species of *Capillaria* Zeder, 1800 known from gallinaceous birds. **Journal of Parasitology**, v. 37, n. 3, p. 257-265, 1950.
- MILLER, M. J. The parasites of pigeons in Canada. **Canadian Journal of Veterinary Research**, v. 15, n. 1, p. 91-103, 1937.
- MORAVEC, F. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. **Folia Parasitologica**, v. 29, n.1, p. 119-132, 1982.
- MORAVEC, F. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. **Folia Parasitologica**, v. 34, n. 1, p. 39-56, 1987.
- MORGAN, D. O. On three species of the genus *Capillaria* from the English domestic fowl. **Journal of Helminthology**, v. 10, n. 4, p. 183-194, 1932.

PINTO, R. M. et al. Trichurid nematodes in ring-necked pheasants from backyard flocks of the state of Rio de Janeiro, Brazil: frequency and pathology. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 7, p. 721-726, 2004.

READ, C. P. Studies on North American helminths of the genus *Capillaria* Zeder, 1800 (Nematoda): III. Capillarids from the lower digestive tract of North American birds. **Journal of Parasitology**, v. 35, n.3, p. 240-249, 1949.

SILVA, C. C. Helmintos parasitos de *Columba livia* (Gm) no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 42, n. 5, p. 391-394, 1990.

TRAVASSOS, L. Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. V. Sobre as espécies brasileiras do gênero *Capillaria* Zeder, 1800. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 7, n. 2, p. 146-172, 1915.

CAPÍTULO IV

**ESTUDO MORFOLÓGICO E MORFOMÉTRICO DE ADULTOS PRÉ-
OVÍGEROS E PÓS-OVÍGEROS DE *Tanaisia (Paratanaisia) bragai*
(SANTOS, 1934) (DIGENEA, EUCOTYLIDAE).**

RESUMO

O objetivo do presente trabalho foi realizar um estudo morfométrico e morfológico de indivíduos adultos pré-ovígeros e pós-ovígeros da espécie *Tanaisia (Paratanaisia) bragai*, utilizando a microscopia de varredura a laser confocal como ferramenta para a visualização das estruturas de fixação e tegumento. Foi realizado um estudo morfométrico de 45 espécimes de *T. bragai*, 30 indivíduos adultos pré-ovígeros e 15 pós-ovígeros, que foram corados com Hematoxilina, montados em Bálsamo do Canadá e medidos com ocular micrométrica, sob microscópio de campo claro. Indivíduos adultos pré-ovígeros, corados com hematoxilina e montados em lâminas permanentes e indivíduos adultos pós-ovígeros, corados com Carmalumem de Mair foram analisados por microscopia de varredura a laser confocal. Houve correlação positiva entre o comprimento do corpo dos indivíduos adultos pós-ovígeros e o comprimento do ovário (sig.: 0.774; $p < 0.01$); do testículo direito (sig.: 0.604; $p < 0.05$); testículo esquerdo (sig.: 0.659; $p < 0.05$) e extensão em comprimento do útero (sig.: 0.839; $p < 0.01$). Também houve correlação positiva entre a largura do ovário e o comprimento dos ovos (sig.: 0.777; $p < 0.01$). O estudo da morfologia das formas pré-ovígeras revelou que o desenvolvimento do ovário e testículos é simultâneo e anterior ao desenvolvimento do útero e das glândulas vitelínicas. Foi detectada a presença de acetábulo em indivíduos pré-ovígeros corados por Hematoxilina e observados sob microscopia de luz. O acetábulo nestes espécimes mediu $36.7 \pm 6.9\mu\text{m}$ (25 - 50 μm) de largura e $39.91 \pm 6.8\mu\text{m}$ (25 - 55 μm) de altura. O acetábulo não foi detectado em indivíduos pós-ovígeros observados sob microscopia de luz. Entretanto, através da Microscopia de varredura a laser confocal, esta estrutura foi evidenciada em indivíduos pré-ovígeros e pós-ovígeros. Nos espécimes pós-ovígeros, o acetábulo apresentou tamanho reduzido, quando comparado ao dos indivíduos pré-ovígeros. O encontro de que o acetábulo é mais desenvolvido nas formas pré-ovígeras e com o crescimento do indivíduo e desenvolvimento do aparelho reprodutor até a ovipostura, torna-se proporcionalmente menor, pode significar que tal estrutura apresenta maior importância funcional nos estágios larvais e no estágio pré-ovígero.

Palavras-chave: *Tanaisia*, microscopia confocal, adultos pré-ovígeros, adultos pós-ovígeros.

ABSTRACT

This work aimed to obtain data on the morphology and morphometry of pre-ovigerous and post-ovigerous adults of the species *Tanaisia (Paratanaisia) bragai*, using confocal laser scanning microscopy to obtain tomographic images of the suckers and tegument. For morphometric analysis, 45 specimens (30 pre-ovigerous adults and 15 post-ovigerous adults) were measured with the aid of an ocular micrometer coupled to the objective of a photonic microscope. Pre-ovigerous adult individuals, stained with hematoxilin and mounted in permanent preparations and post-ovigerous adults, stained with Mair carmalumen, were analysed by means of confocal laser scanning microscopy. Positive correlation was detected between the body length and ovary length of post-ovigerous adults (sig.: 0.774; $p < 0.01$), as well as between the body length and testes (sig.: 0.604 e 0.659; $p < 0.05$), the body length and the length of uterus (sig.: 0.839; $p < 0,01$) and between the ovary width and egg length (sig.: 0.777; $p < 0.01$). The study of the pre-ovigerous adults morphology demonstrated that the development of ovary and testes are simultaneous and prior to the development of uterus and vitelline glands. The acetabulum was detected in pre-ovigerous adults stained with hematoxilin and observed by means of light microscopy. In these specimens the acetabulum measured $36.7 \pm 6.9 \mu\text{m}$ (25-50 μm) in width and $39.91 \pm 6.8 \mu\text{m}$ (25-55 μm) in length. The acetabulum was not detected in post-ovigerous adults observed by means of light microscopy. However, this structure was evidenced by the confocal microscopy. In the post-ovigerous specimens, the acetabulum presented a reduced size, when compared to the pre-ovigerous adults. This may imply that this structure present more functional significance in larval stages and in pre-ovigerous stage.

Key words : *Tanaisia*, confocal microscopy, pre-ovigerous adults, post-ovigerous adults.

1 INTRODUÇÃO

O trematódeo digenético *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos 1934), parasito de aves domésticas e silvestres, tem ocorrência descrita para a América do Norte, América Central, América do Sul e Oceania (BYRD; DENTON, 1950; FREITAS, 1951; FRANCO, 1965; FEDERMAN et al., 1973; CARNEIRO et al., 1975; KELLER; ARAÚJO 1992).

As aves adquirem a infecção ao se alimentarem de moluscos terrestres infectados com metacercárias, que se desencistam no duodeno do hospedeiro definitivo, migram para a cloaca, vias urinárias e atingem os rins, seu habitat final (MALDONADO, 1945; KELLER; ARAÚJO, 1992).

No Brasil, foram realizados estudos sobre a ocorrência, prevalência, patologia causada no hospedeiro definitivo e ciclo de vida de *T. bragai*, sendo registrado parasitismo em *Columba livia*; *Gallus gallus* (SANTOS, 1934); *Odontophorus capueira*; *Meleagris gallopavo* (FRANCO, 1965) e *Columbina talpacoti* (PINTO et al., 2004). Keller e Araújo (1992) realizaram em laboratório o ciclo de *T. bragai*, infectando *Leptinaria unilamellata* d'Orbigny, 1835 e Brandolini et al. (1997) realizaram a infecção experimental de *Subulina octona* (Bruguière, 1789), hospedeiro intermediário originalmente relatado por Maldonado (1945). Portugal et al. (1972) e Pinto et al. (2004) realizaram estudos sobre a patologia causada por *T. bragai* em *C. livia* e *C. talpacoti*, respectivamente. Destacam-se ainda os estudos taxonômicos realizados por Freitas (1951) e Franco (1965) e o estudo sobre a prevalência de *T. bragai* em *C. livia* realizado por Silva et al. (1990).

A descrição de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* foi realizada por Santos, em 1934, sob a denominação *Tarmelanea bragai*, a partir de espécimes adultos obtidos de *C. livia* e *G. gallus*. Entretanto, o ciclo de vida desta espécie foi elucidado aproximadamente 10 anos mais tarde, por Maldonado (1945), que descreveu a morfologia de todos os estágios do ciclo de vida e observou, pela primeira vez, a presença de ventosa acetabular em indivíduos adultos.

Nos adultos maduros de *T. bragai*, o acetábulo é dificilmente detectável, mas a presença desta estrutura em indivíduos adultos e nos estágios de vida anteriores, relatada por Maldonado (1945) suscitou discussões a cerca da posição taxonômica e filogenética dos eucotylídeos e questionamentos sobre a validade das ordens Monostomata e Distomata (STUNKARD, 1946).

Ainda na década de 1940, Maldonado (1945) apontou como uma dificuldade para o esclarecimento da posição sistemática das espécies pertencentes à família Eucotylidae a taxonomia baseada inteiramente nas características da forma adulta. Entretanto, até os dias de hoje, pouca informação foi acrescentada ao conhecimento sobre a morfologia das espécies.

Portanto, estudos que tragam informações a respeito da morfologia, especialmente no que diz respeito às formas imaturas e larvais, das espécies de eucotilídeos, podem auxiliar a revisão da posição taxonômica e filogenética desses trematódeos.

O objetivo do presente trabalho foi realizar um estudo morfométrico e morfológico de indivíduos adultos pré-ovígeros e pós-ovígeros da espécie *T. bragai* e visualizar as estruturas de fixação e o tegumento por meio da microscopia de varredura a laser confocal.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foi realizado um estudo morfométrico de 45 espécimes de *T. bragai*, 30 indivíduos adultos pré-ovígeros e 15 indivíduos adultos pós-ovígeros, de uma infrapopulação obtida de *C. livia*, no município de Juiz de Fora, Minas Gerais.

Como os helmintos foram obtidos a partir de uma infecção natural, não foi possível determinar, com precisão de dias de vida, o estágio de desenvolvimento dos indivíduos pré-ovígeros observados neste estudo. Entretanto, esses indivíduos apresentavam características morfológicas correspondentes `aquelas descritas por Maldonado (1945) para as formas jovens de *T. bragai* por volta do oitavo dia após o helminto atingir o habitat final, que são: ovário e testículos nitidamente segregados e presença do primórdio do útero e das glândulas vitelínicas. A terminologia adotada para caracterizar os dois estágios observados está de acordo com Sebelová et al. (2004), sendo denominadas “adultos pré-ovígeros” as formas intermediárias entre a fase de metacercária e o adulto que apresenta o útero repleto de ovos, este último denominado pós-ovígero.

Após a obtenção dos helmintos, estes foram fixados em A.F.A. e conservados em etanol 70 °GL. Posteriormente foram corados com Hematoxilina ou Carmalúmen de Mair, e montados em Bálsamo do Canadá (AMATO et al., 1991). Os helmintos foram medidos com ocular micrométrica, sob microscopia de campo claro. Os indivíduos pré-ovígeros corados com hematoxilina e montados em lâminas permanentes e os indivíduos pós-ovígeros, corados com o Carmim foram analisados por microscopia de varredura a laser confocal. A existência de correlação entre os dados morfométricos das diferentes estruturas mensuradas foi verificada por meio do teste de correlação de Pearson ($p < 0,01$; $p < 0,05$).

3 RESULTADOS

Os dados obtidos a partir do estudo morfométrico de adultos pré-ovígeros e pós-ovígeros estão apresentados nas Tabelas 1 e 2.

Tabela 1. Morfometria de indivíduos adultos pré-ovígeros da espécie *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934).

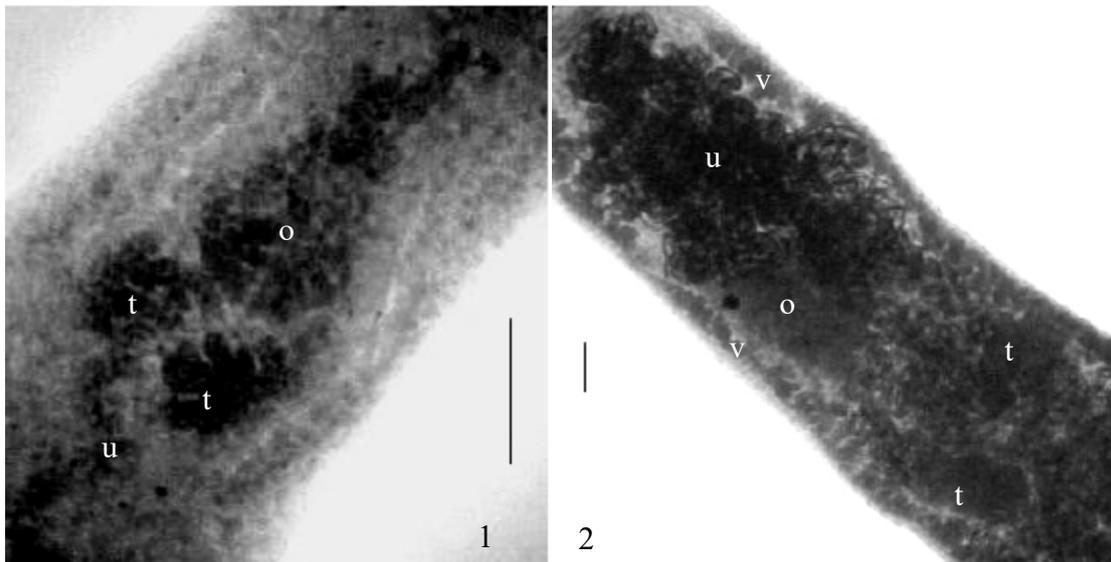
	Amplitude	Média ± desvio padrão
Maior largura do corpo	91.6 - 215µm	131.81 ± 27.9 µm
Comprimento do corpo	530 - 1000µm	736 ± 119.5 µm
Largura da ventosa oral	70 - 130µm	90.91 ± 13.17µm
Comprimento da ventosa oral	50 - 625µm	95 ± 101µm
Largura do acetábulo	25 - 50µm	36.7 ± 6.9µm
Comprimento do acetábulo	25 - 55µm	39.91 ± 6.8µm
Largura da faringe	30 - 125µm	52.67 ± 20.51µm
Comprimento da faringe	27.5 - 75µm	41.63 ± 11.3µm
Largura dos cecos intestinais	10 - 100µm	23.31 ± 19.4µm
Comprimento dos cecos intestinais	187.5 - 1450µm	1048.9 ± 320.1µm
Largura do ovário	30 - 105µm	55.9 ± 18.5µm
Comprimento do ovário	32.5 - 175µm	100.4 ± 32.8µm
Largura do testículo direito	25 - 55µm	35.1 ± 9.5µm
Comprimento do testículo direito	25 - 75µm	49.1 ± 17.2µm
Largura do testículo esquerdo	22.5 - 55µm	35.05 ± 9.8µm
Comprimento do testículo esquerdo	25 - 110µm	51.04 ± 20.4µm
Distância entre os cecos intestinais e a margem posterior do corpo	72.5 - 182.5µm	108.17 ± 24.8µm
Comprimento do canal excretor	12.5 - 55µm	28.2 ± 14.2µm
Largura do útero em formação	15 - 30µm	22.58 ± 4.3µm
Comprimento do útero em formação	35 - 400µm	196.5 ± 105.3µm

Tabela 2. Morfometria de indivíduos adultos pós-ovígeros da espécie *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934).

	Amplitude	Média ± desvio padrão
Largura do corpo	191.6 - 350µm	275.7 ± 49 µm
Comprimento do corpo	1675 - 2250 µm	1879 ± 186 µm
Largura da ventosa oral	77.5 - 190 µm	145.7 ± 30.8 µm
Comprimento da ventosa oral	75 - 155 µm	137 ± 23.59 µm
Largura da faringe	55 - 85 µm	71 ± 11 µm
Comprimento da faringe	40 - 75 µm	57.7 ± 11.3 µm
Largura do ovário	85 - 220 µm	138.4 ± 41.9 µm
Comprimento do ovário	165 - 210 µm	183.18 ± 14.87 µm
Largura do testículo direito	50 - 125 µm	81.5 ± 22.9 µm
Comprimento do testículo direito	65 - 190 µm	125 ± 30.9 µm
Largura do testículo esquerdo	50 - 115 µm	70.3 ± 20.9 µm
Comprimento do testículo esquerdo	75 - 180 µm	124.3 ± 31 µm
Largura dos ovos	16.1 - 20 µm	18.72 ± 1.23 µm
Comprimento dos ovos	31.7 - 37.5 µm	34.72 ± 1.5 µm
Largura da glândula vitelínica direita	15 - 47.5 µm	30.6 ± 9.8 µm
Comprimento da glândula vitelínica direita	365 - 1225 µm	882 ± 241.8 µm
Largura da glândula vitelínica esquerda	15 - 45 µm	30.6 ± 8.9 µm
Comprimento da glândula vitelínica esquerda	360 - 1126 µm	888.1 ± 229.7 µm
Distância entre os cecos intestinais e a margem posterior do corpo	200 - 360 µm	252.1 ± 56.1 µm
Extensão do útero em largura	175 - 263.3 µm	216.6 ± 28.9 µm
Extensão do útero em comprimento	1225 - 1975 µm	1599 ± 212.6 µm

Houve correlação positiva entre o comprimento do corpo dos indivíduos adultos pós-ovígeros e o comprimento do ovário (sig.: 0,774; $p < 0,01$); do testículo direito (sig.: 0,604; $p < 0,05$); testículo esquerdo (sig.: 0,659; $p < 0,05$) e extensão em comprimento do útero (sig.: 0,839; $p < 0,01$). Também houve correlação positiva entre a largura do ovário e o comprimento dos ovos (sig.: 0,777; $p < 0,01$).

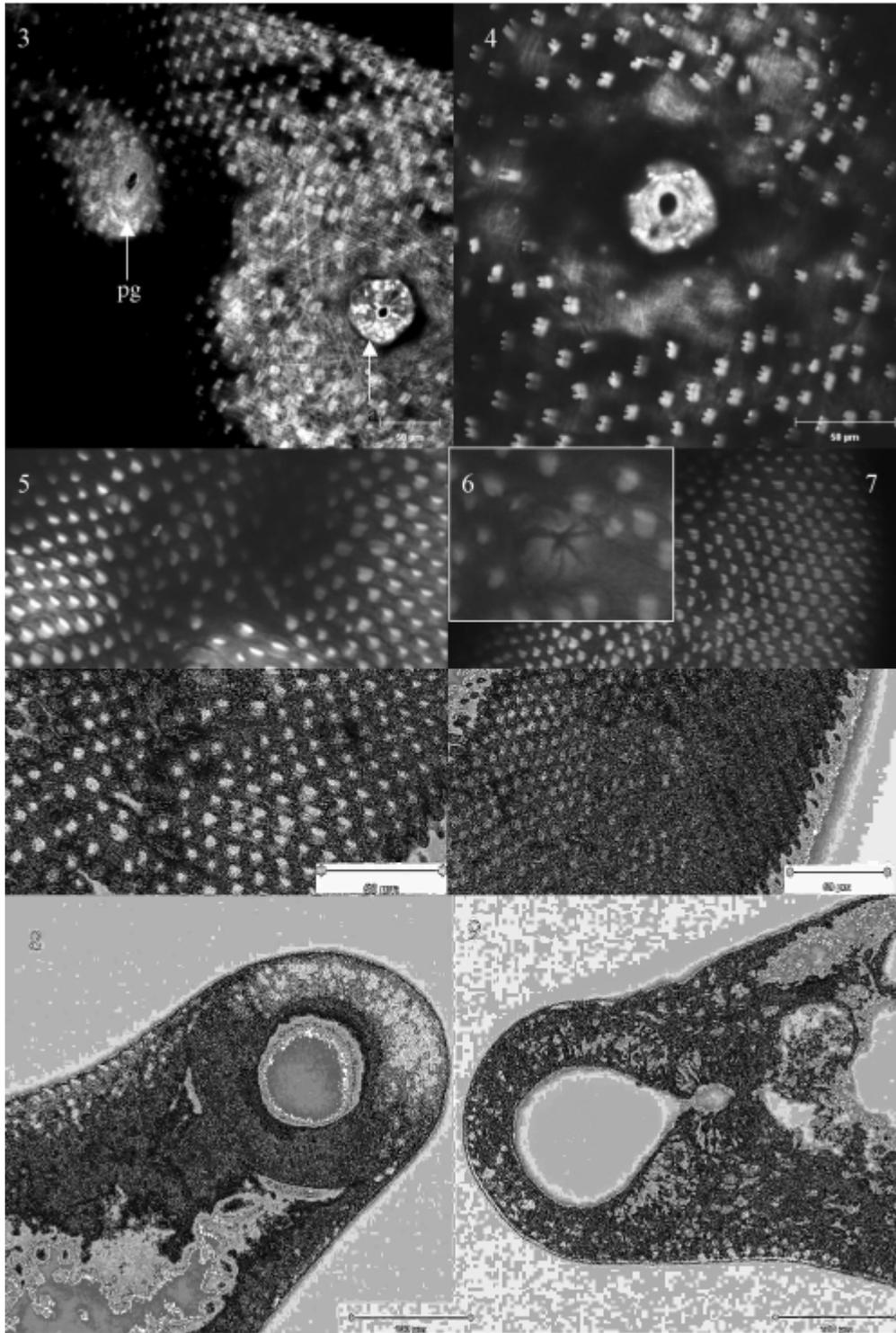
O estudo da morfologia das formas pré-ovígeras revelou que o desenvolvimento do ovário e testículos é simultâneo e anterior ao desenvolvimento do útero e das glândulas vitelínicas (Figura 1). Na Figura 2 está apresentado o arranjo dos órgãos do aparelho reprodutor no adulto pós-ovígero, com o útero plenamente formado e repleto de ovos, glândulas vitelínicas desenvolvidas e ovário e testículos segregados.



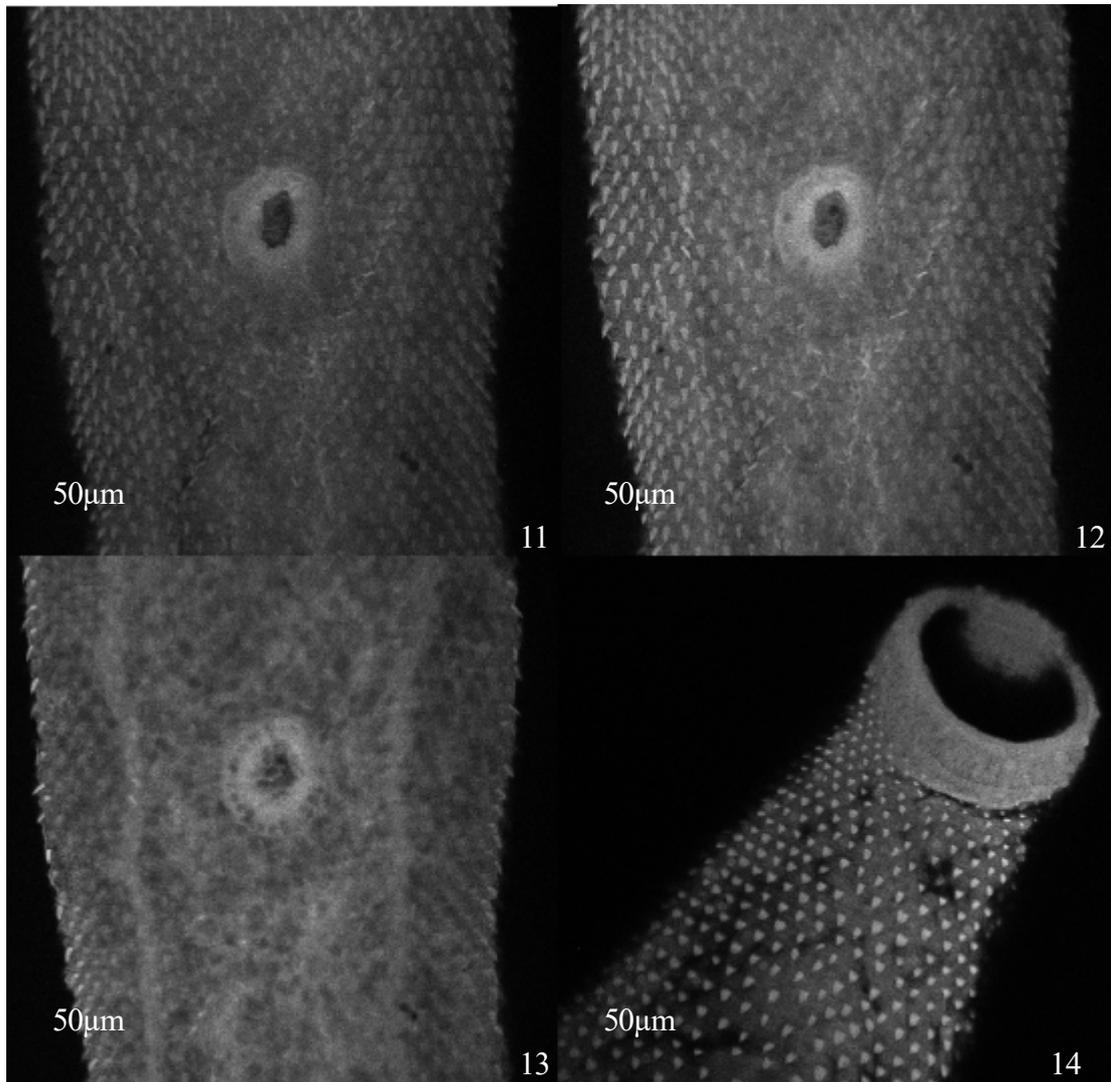
Figuras 1 e 2. Espécimes de *Tanaisia bragai* corados pela Hematoxilina. 1. Indivíduo adulto pré-ovígero. Primórdio do ovário (o), primórdio dos testículos (t) e primórdio do útero (u). 2. Indivíduo adulto pós-ovígero, com o aparelho reprodutor plenamente desenvolvido. Útero repleto de ovos (u), glândulas vitelínicas (v), ovário (o) e testículos (t). Barra = 50µm.

Foi detectada a presença de acetábulo em indivíduos pré-ovígeros corados por Hematoxilina e observados sob microscópio de campo claro. O acetábulo nestes espécimes mediu $36.7 \pm 6.9\mu\text{m}$ (25 - 50 μm) de largura e $39.91 \pm 6.8\mu\text{m}$ (25 - 55 μm) de altura. O acetábulo não foi detectado em indivíduos adultos pós-ovígeros observados sob microscopia de campo claro. Entretanto, através da Microscopia de varredura a laser confocal, o acetábulo foi evidenciado em indivíduos adultos pré- e pós-ovígeros. As imagens tomográficas obtidas estão apresentadas nas Figuras 3-14. Nos espécimes adultos pós-ovígeros, o acetábulo apresentou tamanho reduzido, quando comparado ao dos indivíduos pré-ovígeros.

A microscopia a laser confocal também permitiu a visualização das escamas que recobrem o tegumento de *T. bragai*. As escamas dos indivíduos pré-ovígeros apresentam a porção distal mais pontiaguda, quando comparadas às escamas dos adultos pós-ovígeros.



Figuras 3-9. Acetábulo e ventosa oral de indivíduo adulto pós-ovígero, da espécie *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* evidenciadas pela microscopia de varredura a laser confocal. 3 e 4. Ventosa acetabular. pg. Poro genital. a. acetábulo. 5, 6 e 7. poro genital. 8 e 9. ventosa oral.



Figuras 11-14. Acetábulo e ventosa oral de indivíduo adulto pré-ovígero da espécie *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* evidenciadas pela microscopia de varredura a laser confocal. 11-13. Ventosa acetabular em três níveis de profundidade, a partir da superfície do corpo. 14. Ventosa oral.

4 DISCUSSÃO

No presente estudo, a correlação positiva encontrada entre o tamanho do corpo e o tamanho dos órgãos do aparelho reprodutor e dos ovos, pode ser explicada pelo fato de que em animais com crescimento indeterminado, o desenvolvimento do aparelho reprodutor acompanha o crescimento do corpo, com o conseqüente aumento de espaço e de reservas energéticas (CICHON, 1999). Assim, o tamanho dos ovos e a reserva nutritiva destinada aos embriões podem depender do aumento em tamanho do animal.

O encontro de que o acetábulo é mais desenvolvido nos adultos pré-ovígeros, tornando-se proporcionalmente menor com o crescimento do indivíduo e a produção de ovos, pode significar que tal estrutura apresenta maior importância funcional nos estágios larvais e no estágio entre metacercária e adulto ovígero.

Esses resultados confirmam a observação de Maldonado (1945). Segundo o autor, durante o desenvolvimento de *T. bragai*, de metacercária até o estágio adulto, o acetábulo não acompanha o crescimento dos órgãos e o aumento em tamanho do corpo.

Em seu estudo sobre o ciclo de vida de *T. bragai*, Maldonado (1945) observou que as ventosas foram as primeiras estruturas formadas nas cercárias. O acetábulo aparece como uma estrutura proeminente no meio do corpo. Na cercária totalmente formada, o acetábulo é globular e proeminente, medindo 25µm de diâmetro. O acetábulo das metacercárias é globular e muscular, quase tão largo quanto a ventosa oral. Uma massa compacta de células na região do acetábulo constitui o primórdio genital. Ao atingir o habitat final no hospedeiro definitivo, *T. bragai* apresenta tamanho do corpo e arranjo dos órgãos praticamente idênticos aos das metacercárias. As primeiras modificações estruturais marcantes descritas por Maldonado (1945) foram a segregação do ovário (por volta do quarto dia após o helminto atingir o habitat final), e depois a segregação dos testículos, o aparecimento do primórdio do útero e a formação das glândulas vitelínicas, que ocorrem por volta do oitavo dia.

Maldonado (1945) observou pela primeira vez a presença de acetábulo nas formas larvais e nos adultos jovens de *T. bragai*, fato confirmado pelo estudo realizado por Stunkard (1945). Posteriormente, outros autores observaram a presença de acetábulo em espécies de *Tanaisia*. Dollfus (1946) observou a presença de acetábulo em *T. gallica* (= *T. zarudnyi*). O autor observou acetábulo apenas em indivíduos imaturos e relatou que em indivíduos maduros com o útero cheio de ovos, o acetábulo é 'rigorosamente invisível'. Dollfus (1946)

incluiu *T. bragai* entre espécies com acetábulo ausente, mas menciona os trabalhos de Maldonado (1945) e Stunkard (1945). A descoberta de acetábulo em *T. zarudnyi* e *T. bragai* suscitou questionamentos a respeito da classificação desses digenéticos como Monostomados e discussões a cerca da sua posição taxonômica e filogenética. Byrd e Denton (1950), baseando-se nas observações de Maldonado (1945) e Dollfus (1946), assim como em seus próprios estudos sobre espécies do gênero *Tanaisia*, questionaram a validade da divisão Monostomata e Distomata para os digenéticos, afirmando que a ausência de acetábulo nas formas adultas não constitui um caráter taxonômico confiável para inferir as relações entre espécies. Os autores observaram a presença de acetábulo em espécimes completamente desenvolvidos de *T. fedschenkoi* Skrjabin, 1924. Em *T. zarudnyi*, observaram acetábulo funcional nas formas imaturas, algumas vezes presente nos espécimes maduros. Os referidos autores não observaram a presença de acetábulo em espécimes adultos de *T. bragai*. Franco (1965) registrou a ocorrência de *T. bragai*, *T. inopina* Freitas, 1951 e *T. augusta* Franco, 1965, no Brasil. O autor não observou a presença de acetábulo em nenhum exemplar das espécies referidas. Keller e Araújo (1992) realizaram uma descrição da morfologia das formas larvais e adultos de *T. bragai*, mas não fizeram menção à presença de acetábulo nessas formas, o que leva a crer que essas estruturas não foram detectadas pelos referidos autores. Freitas (1951) observou a presença de acetábulo em *T. bragai*, *T. incerta* Freitas, 1951, *T. minax* Freitas, 1951, *T. magnicola* Freitas, 1951, *T. confusa* Freitas, 1951 e *T. robusta* Freitas, 1951. O autor descreveu a ventosa acetabular em *Tanaisia*, como uma estrutura sempre pouco desenvolvida e superficial, pouco musculosa e somente assinalada em poucas espécies e relatou que devido à sua pequena dimensão, passa comumente despercebida. Na diagnose de Eucotylidae proposta pelo autor foi incluído um novo caráter: “acetábulo presente ou ausente” e na diagnose da subfamília Tanaisiinae, “acetábulo geralmente presente, pouco desenvolvido”. Freitas (1951), também questionou a inclusão de Eucotylidae em Monostomata, julgando prematura a inclusão dessa família em qualquer agrupamento superior, em função da escassez de informações para o estabelecimento das relações filogenéticas deste grupo com outros digenéticos. A morfometria do acetábulo de espécies de *Tanaisia* fornecida pelos referidos autores está apresentada na Tabela 3 e os dados morfométricos de *T. bragai*, fornecidos por Santos (1934), estão apresentados na Tabela 4.

Tabela 3. Morfometria da ventosa acetabular de espécies de *Tanaisia*.

	Dimensões da ventosa acetabular	Autores
<i>T. bragai</i> (Santos, 1934)	30 a 100µm x 30 a 80µm	Freitas (1951)
<i>T. zarudnyi</i> (Skrjabin, 1924)	40 a 44µm de diâmetro 120 a 127µm de diâmetro	Byrd & Denton (1950) Dollfus (1946)
<i>T. fedtschenkoi</i> Skrjabin, 1924	54 a 84µm de diâmetro	Byrd & Denton (1950)
<i>T. incerta</i> Freitas, 1951	29 a 34µm de diâmetro	Freitas (1951)
<i>T. minax</i> Freitas, 1951	70 a 100µm de diâmetro	Freitas (1951)
<i>T. magnicolica</i> Freitas, 1951	20 a 40µm X 20 a 50µm	Freitas (1951)
<i>T. confusa</i> Freitas, 1951	50µm de diâmetro	Freitas (1951)
<i>T. robusta</i> Freitas, 1951	60 a 70µm X 60 a 100µm	Freitas (1951)

Tabela 4. Morfometria de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai*, baseada no trabalho de Santos (1934).

Comprimento do corpo	3.3 mm
Largura do corpo	0.66mm
Comprimento da ventosa oral	0.41 mm
Largura da ventosa oral	0.5mm
Diâmetro da Faringe	0.16 mm
Comprimento do ovário	0.15 mm
Largura do ovário	0.22 mm
Comprimento do testículo direito	0.5 mm
Comprimento do testículo esquerdo	0.5 mm
Largura do testículo direito	0.35 mm
Largura do testículo esquerdo	0.47 mm
Distância entre a glândula vitelínica e a extremidade anterior	0.32 mm
Distância entre a glândula vitelínica e a extremidade posterior	0.32 mm
Comprimento e Largura dos ovos	0.031 x 0.013 mm

Nas primeiras classificações propostas para Digenea, as estruturas de fixação eram consideradas critérios importantes para a taxonomia. Entretanto, com o acúmulo de estudos nos quais todos os estágios do ciclo de vida das espécies foram considerados, as unidades taxonômicas superiores baseadas nas estruturas de fixação tornaram-se obsoletas e ficou claro que Distomata e Monostomata eram grupos polifiléticos (STUNKARD, 1946). Atualmente, a classificação dos trematódeos digenéticos como Monostomata e Distomata não é mais utilizada na taxonomia do grupo. Ainda na década de 1940, Stunkard (1946) apontou a necessidade de transição do sistema artificial de classificação vigente na época, para um sistema natural, que expressasse as relações filogenéticas e a história evolutiva das espécies de Digenea. Atualmente, caracteres morfológicos e seqüências de nucleotídeos têm sido utilizados para se traçar relações filogenéticas entre Digenea e outros clados de Platyhelminthes, assim como as relações dentro de Digenea (BARKER et al., 1993; BLAIR,

1993; BLAIR; BARKER, 1993; BROOKS; MCLENNAN, 1993; JOHNSTON et al., 1993). Entretanto, há ainda pouca resolução quanto às afinidades das espécies incluídas em Digenea.

Maldonado (1945), assim como Byrd e Denton (1950) apontaram a necessidade de estudos mais aprofundados da anatomia e ciclo de vida das espécies do gênero *Tanaisia*. Entretanto, até os dias de hoje, pouca informação foi acrescentada sobre a morfologia desses trematódeos.

As novas tecnologias aplicadas à microscopia têm proporcionado grandes avanços em estudos sobre a morfologia de diversas espécies de trematódeos digenéticos (ROBSON; ERASMUS, 1970; MAIR et al., 1998a,b e 2000; ABDUL-SALAM; SREELATHA, 2000 e 2004; STEWART et al., 2003; HALTON, 2004; NEVES et al., 2004 e 2005). Novas estruturas morfológicas puderam ser visualizadas e seus papéis funcionais foram elucidados, permitindo a inclusão de novos caracteres na taxonomia e sistemática de diferentes grupos de trematódeos. A microscopia de varredura à laser confocal se revelou uma ferramenta importante para a elucidação da morfologia e organização de estruturas morfológicas internas de indivíduos adultos (MAIR et al. 1998a,b e 2000; NEVES et al., 2004 e 2005) e de formas larvais (STEWART et al., 2003) de diversas espécies de trematódeos digenéticos.

No presente estudo, a microscopia de varredura a laser confocal permitiu a visualização de acetábulo nos adultos pré-ovígeros e pós-ovígeros da espécie *T. bragai*. Esses resultados podem contribuir para o esclarecimento da posição filogenética das espécies do gênero *Tanaisia* dentro de Digenea.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Surface morphology of *Probolocoryphe uca* (Satkisian, 1957) (Digenea, Micriphallidae) from Kuwait Bay. **Systematic Parasitology**, v. 46, n.3, p. 209-214, 2000.

ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Description and surface topography of the cercaria of *Austrobilharzia* sp. (Digenea: Schistosomatidae). **Parasitology International**, v. 53, n. 1, p. 11-21, 2004.

AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária Universidade Federal do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.

BARKER, S. C. et al. Phylogenetic position of *Heronimus mollis* (Digenea): evidence from 18S ribosomal RNA. **International Journal for Parasitology**, v. 23, n. 4, p. 533-536, 1993.

BLAIR, D. The phylogenetic position of the Aspidobothrea within the parasitic flatworms inferred from ribosomal RNA sequence data. **International Journal for Parasitology**, v. 23, n. 2, p. 169-178, 1993.

BLAIR, D.; BARKER, S. C. Affinities of the Gyliachenidae: utility of the 18S rRNA gene for phylogenetic inference in the Digenea (Platyhelminthes). **International Journal for Parasitology**, v. 23, n. 4, p. 527-532, 1993.

BRANDOLINI, S. V. P. B.; AMATO, S. B.; PEREIRA, A. A. Relacionamento de *Tanaisia bragai* (Digenea, Eucotylidae) e seu hospedeiro intermediário, *Subulina octona* (Gastropoda, Subulinidae) sob condições experimentais. **Parasitologia al Día**, v. 21, n. 3, p. 20-26, 1997.

BROOKS, D.; MCLENNAN, D. A. Macroevoolutionary patterns of morphological diversification among parasitic flatworms (Platyhelminthes: Cercomeria). **Evolution**, v. 47, n. 2, p. 495-509, 1993.

BYRD, E. E.; DENTON, J. F. The helminth parasites of birds. 1. A review of the trematode genus *Tanaisia* Skrjabin, 1924. **American Midland Naturalist**, v. 43, n. 1, p. 32-57, 1950.

CARNEIRO, J. R. et al. Incidência de ecto e endoparasitos de pombos *Columba livia domestica*) em Goiânia. **Revista de Patologia Tropical**, v. 4, n. 1, p. 39-41, 1975.

CICHON, M. Growth after maturity as a suboptimal strategy. **Acta Oecologica**, v. 20, n. 1, p. 25 – 28, 1999.

DOLLFUS, R. P. Sur un distome du genre *Tamerlania* K.I. Skrjabin, 1924 avec un catalogue des trématodes des reins d'oiseaux. **Annales de Parasitologie Humaine et Comparée**, v. 21, n. 1, p. 25-73, 1946.

- FRANCO, S. R. N. Nota sobre trematódeos eucotilídeos (Trematoda, Eucotylidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 63, n. 1, p. 59 – 65, 1965.
- FREITAS, J. F. T. Revisão da família Eucotylidae Skrjabin, 1924 (Trematoda). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 49, n. 1, p. 34 – 123, 1951.
- FREITAS, J. F. T. Nota sobre *Tanaisia inopina* Freitas, 1951 (Trematoda, Eucotylidae). **Atas da Sociedade Biológica do Rio de Janeiro**, v. 3, n. 1, p. 2-4, 1959.
- HALTON, D. W. Microscopy and the helminth parasite. **Micron**, v. 35, n. 4, p. 361-390. 2004.
- JOHNSTON, D. A., KANE, R. A.; ROLLINSON, D. Small subunit (18S) ribosomal RNA gene divergence in the genus *Schistosoma*. **Parasitology**, v. 107, n. 2, p. 147-156, 1993.
- KELLER, D. G.; ARAÚJO, J. L. B. Ciclo evolutivo de *Paratanaisia bragai* (Santos 1934) (Trematoda, Eucotylidae) com novo hospedeiro intermediário no Brasil: *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 1, n. 2, p. 82-92, 1992.
- MAIR, G. R. et al. Muscling in on parasitic flatworms. **Parasitology Today**, v. 14, n. 2, p. 73-76, 1998.
- MAIR, G. R. et al. Gross anatomy of the muscle systems of *Fasciola hepatica* as visualized by phalloidin-fluorescence and confocal microscopy. **Parasitology**, v. 117, n. 1, p. 75-82, 1998
- MAIR, G. R. et al. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni*. **Parasitology**, v. 121, n. 2, p. 163-170, 2000.
- MALDONADO, J. F. The life cycle of *Tarmelanea bragai* Santos, 1934 (Eucotylidae), a kidney fluke of domestic pigeons. **Journal of Parasitology**, v. 31, n. 5, p. 306-314, 1945.
- NEVES, R. H. et al. Phenotypic plasticity in adult worms of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) evidenced by brightfield and confocal laser scanning microscopies. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 2, p. 131-136, 2004.
- NEVES, R. H. et al. A new description of the reproductive system of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) analysed by confocal laser scanning microscopy. **Parasitology Research**, v. 95, n. 1, p. 43-49, 2005.
- PENNER, L. R. *Tamerlania melospizae* n. sp. (Trematoda: Eucotylidae) with notes on the genus. **Journal of Parasitology**, v. 25, n. 4, p. 421-424, 1939 .
- PINTO, R. M.; MENEZES, R. C.; TORTELLY, R. Systematic and pathologic study of *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Digenea, Eucotylidae) infestation in ruddy ground dove *Columbina talpacoti* (Temminck, 1811). **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 56, n. 4, p. 472-479, 2004.

PORTUGAL, M. A. S. C. et al. Ocorrência de *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Trematoda, Eucotylidae) em pomba doméstica (*Columba livia domestica*). **Arquivos do Instituto de Biologia de São Paulo**, v. 39, n. 3, p. 189-194, 1972.

QUEIROZ, M. A. Ocorrência de *Tanaisia magnicola* em Rolinha, no Rio de Janeiro. **Atas da Sociedade Biológica do Rio de Janeiro**, v.10, n. 2, p. 117-118, 1966.

ROBSON, R. T.; ERASMUS, D. A. The ultrastructure, based on stereoscan observations, of the oral sucker of the cercaria of *Shistosoma mansoni* with special reference to penetration. **Zurnal Parazitenkund**, v. 35, n. 1, p. 76-86, 1970.

SANTOS, V. Monostomose renal das aves domesticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal do Brasil**, v. 1, n. 2, p. 203-215, 1934.

SEBELOVÁ, S. et al. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy. **Parasitology Research**, v. 93, n. 2, p. 196-206, 2004.

SILVA, C. C.; MATTOS-JÚNIOR, D. G.; RAMIRES, P. M.. Helminthos parasitas de *Columba livia* (Gm) no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 42, n. 5, p. 391-394, 1990.

STEWART, M. T. et al. Gross anatomy of the muscle systems and associated innervation of *Apatemon cobidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidae), as visualized by confocal microscopy. **Parasitology**, v. 126, n. 2, p. 273-282, 2003.

STUNKARD, H. W. The morphology of *Tarmelanea bragai* Santos, 1934. **Journal of Parasitology**, v. 31, n. 3, p. 301-305, 1945.

STUNKARD, H. W. Interrelationships and taxonomy of the digenetic trematodes. **Biological Review of Cambridge Philosophical Society**, v. 21, n. 4, p. 148-158, 1946.

YAMAGUTI, S. Studies on the helminth fauna of Japan Part 32. Trematodes of birds, V. **Japanese Journal of Zoology**, v. 9, n. 3, p. 321-341, 1941.

CAPÍTULO V

MORFOLOGIA DE *Tanaisia (Parataniaisia) bragai* (SANTOS, 1934) E *T. inopina* (FREITAS, 1951) (DIGENEA, EUCOTYLIDAE), OBSERVADA ATRAVÉS DA MICROSCOPIA DE VARREDURA A LASER CONFOCAL

RESUMO

Este trabalho apresenta uma descrição da morfologia geral da musculatura e do sistema reprodutor de indivíduos adultos das espécies *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* e *T. inopina*, incluindo a organização das fibras da parede corporal, ventosa oral e acetábulo, sistema digestório e reprodutor. A musculatura da parede corporal é formada por uma camada externa de fibras circulares, por uma camada intermediária de fibras longitudinais e por uma camada interna de fibras diagonais. A ventosa oral de *T. bragai* and *T. inopina*, e o acetábulo de *T. bragai*, são compostos por fibras meridionais, radiais e equatoriais. A parede do esôfago é formada por fibras circulares e longitudinais e os cecos intestinais contêm apenas fibras circulares. No sistema reprodutor feminino, as fibras circulares são predominantes.

Palavras-chave: Microscopia confocal, musculatura, sistema reprodutor, *Tanaisia*.

ABSTRACT

This study presents a description of general muscle morphology in adult *Tanaisia* (*Paratanaisia*) *bragai* e *T. inopina*, including the fibre organization of the body wall, oral and ventral suckers, the digestive tract and the reproductive system. The body wall musculature comprises an outer sheath of circular fibres, withing which there is a compact layer of longitudinal fibres and a lattice-like arrangement of inner diagonal fibres. Withing the oral sucker of *T. bragai* and *T. inopina*, and the acetabulum of *T. bragai*, meridional, radial and equatorial fibres can be distinguished. The wall of the oesophagus is lined by a grid –like array of circular and longitudinal fibres and the intestinal caecae contain only circular fibres. Withing the female reproductive system, the circular fibres are predominant.

Key words: Confocal microscopy, musculature, reproductive system, *Tanaisia*.

1 INTRODUÇÃO

Os trematódeos digenéticos *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* e *T. inopina* são parasitos de aves domésticas e silvestres (SANTOS, 1934; FREITAS, 1951 e 1959; FRANCO, 1965; PINTO et al. 2005). As aves adquirem a infecção ao se alimentarem de moluscos infectados com metacercárias, que se desencistam no duodeno do hospedeiro definitivo, migram para a cloaca, vias urinárias e atingem os ductos coletores dos rins, seu habitat final (MALDONADO, 1945; KELLER; ARAÚJO, 1992). *Tanaisia bragai* foi descrita por Santos (1934) a partir de espécimes coletados de *Columba livia* e *Gallus domesticus*. *Tanaisia inopina* foi descrita posteriormente, por Freitas (1951), a partir de espécimes coletados de *Passer domesticus*.

Embora essas espécies tenham sido descritas nas décadas de 1930 e 1950, nenhuma nova informação foi acrescentada ao conhecimento da sua morfologia desde a sua descrição.

Atualmente, as novas tecnologias aplicadas à microscopia têm proporcionado grandes avanços em estudos sobre a morfologia de diversas espécies de trematódeos digenéticos (ROBSON; ERASMUS, 1970; MAIR et al., 1998a,b e 2000; ABDUL-SALAM; SREELATHA, 2000 e 2004; STEWART et al., 2003; HALTON, 2004; NEVES et al., 2004 e 2005).

A microscopia de varredura a laser confocal se revelou uma ferramenta importante para a elucidação da morfologia e organização da musculatura, da inervação, assim como do sistema reprodutivo e digestório de diversas espécies (MAIR et al. 1998a,b e 2000; NEVES et al., 2004 e 2005; STEWART et al., 2003).

O objetivo deste trabalho foi realizar uma descrição da morfologia do sistema reprodutor e da musculatura de indivíduos adultos das espécies *T. bragai* e *T. inopina*, incluindo a organização das fibras da parede corporal, ventosa oral e acetábulo, sistema digestório e reprodutor, por meio da microscopia de varredura a laser confocal.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Parasitos

Os helmintos de ambas as espécies foram encontrados parasitando os ductos coletores dos rins de uma ave da espécie *Columba livia*, no Município de Juiz de Fora, Minas Gerais. Após a necropsia do hospedeiro, os espécimes foram coletados e preparados segundo as técnicas helmintológicas convencionais, seguindo-se os protocolos propostos por Amato et al. (1991).

2.2 Análise morfológica

Os helmintos foram corados com Carmalumem de Mair, pela técnica regressiva proposta por Amato et al. (1991) e montados em lâminas permanentes. Estas lâminas foram levadas ao Laboratório de Patologia do Instituto Oswaldo Cruz e observadas em microscópio de varredura a laser confocal (LSM 410, Zeiss).

3 RESULTADOS

As imagens tomográficas realizadas evidenciaram em *T. bragai* e *T. inopina* a morfologia dos órgãos do sistema reprodutor e das glândulas associadas, além da morfologia geral da musculatura da parede corporal, da ventosa oral, acetábulo, farínge, cecos intestinais, esôfago e ductos do sistema reprodutor.

3.1 Musculatura

3.1.1 Parede corporal

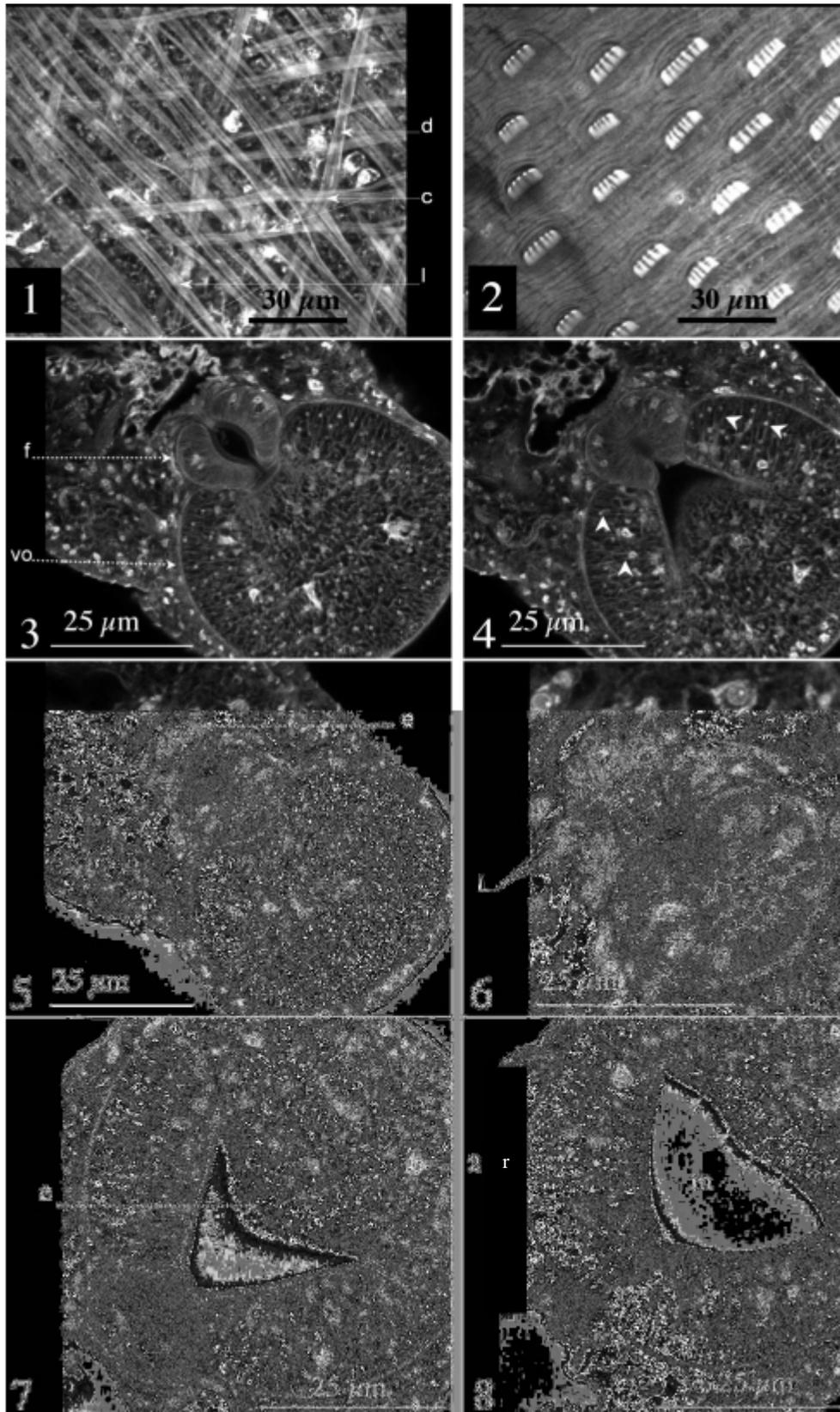
A musculatura subtegumental de *T. bragai* e *T. inopina* é formada por feixes musculares circulares, longitudinais e diagonais, arranjados em três camadas musculares distintas (Figuras 1 e 9-12). As fibras circulares formam a camada externa, localizada imediatamente abaixo do tegumento; as fibras longitudinais formam uma camada intermediária e as fibras diagonais se inter cruzam, formando a camada interna da parede corporal. As fibras circulares e longitudinais são organizadas de maneira mais regular e contínua, com um espessamento regular e menos pronunciado entre os feixes, enquanto as fibras diagonais formam feixes mais robustos e mais espessos entre si. A camada de músculo circular é formada por fibras dispostas paralelamente, que apresentam uma separação estreita entre si. A camada muscular longitudinal é formada por fibras que também correm paralelas entre si, porém são mais espessadas e orientadas quase em ângulos retos às fibras da camada circular. A camada muscular diagonal é formada por feixes que se inter cruzam de dois em dois e os conjuntos desses feixes é amplamente espessado entre si. Ao redor do poro genital e ao redor do acetábulo pode ser observado um arranjo mais intrincado de fibras musculares circulares e longitudinais. Na base das escamas que recobrem o tegumento são observadas fibras musculares tênues partindo em direção radial.

O tegumento de *T. bragai* e *T. inopina* é todo revestido por escamas, dispostas obliquamente. Essas escamas apresentam sulcos que delimitam dentes em número de 2-4 em *T. bragai* e de 3 a 6 em *T. inopina*. As escamas em *T. bragai* são menos largas e mais altas, apresentando uma largura média de $8.39\mu\text{m} \pm 1.84$ (5.7-12.2) e altura média de $7.8\mu\text{m} \pm 0.87$ (6.1-9.3) (n = 32). Enquanto as escamas em *T. inopina* apresentam largura média de $11.4\mu\text{m} \pm 1.42$ (8.9-14.7) e altura média de $5.1\mu\text{m} \pm 0.45$ (4.3-6) (Figuras 2 e 10).

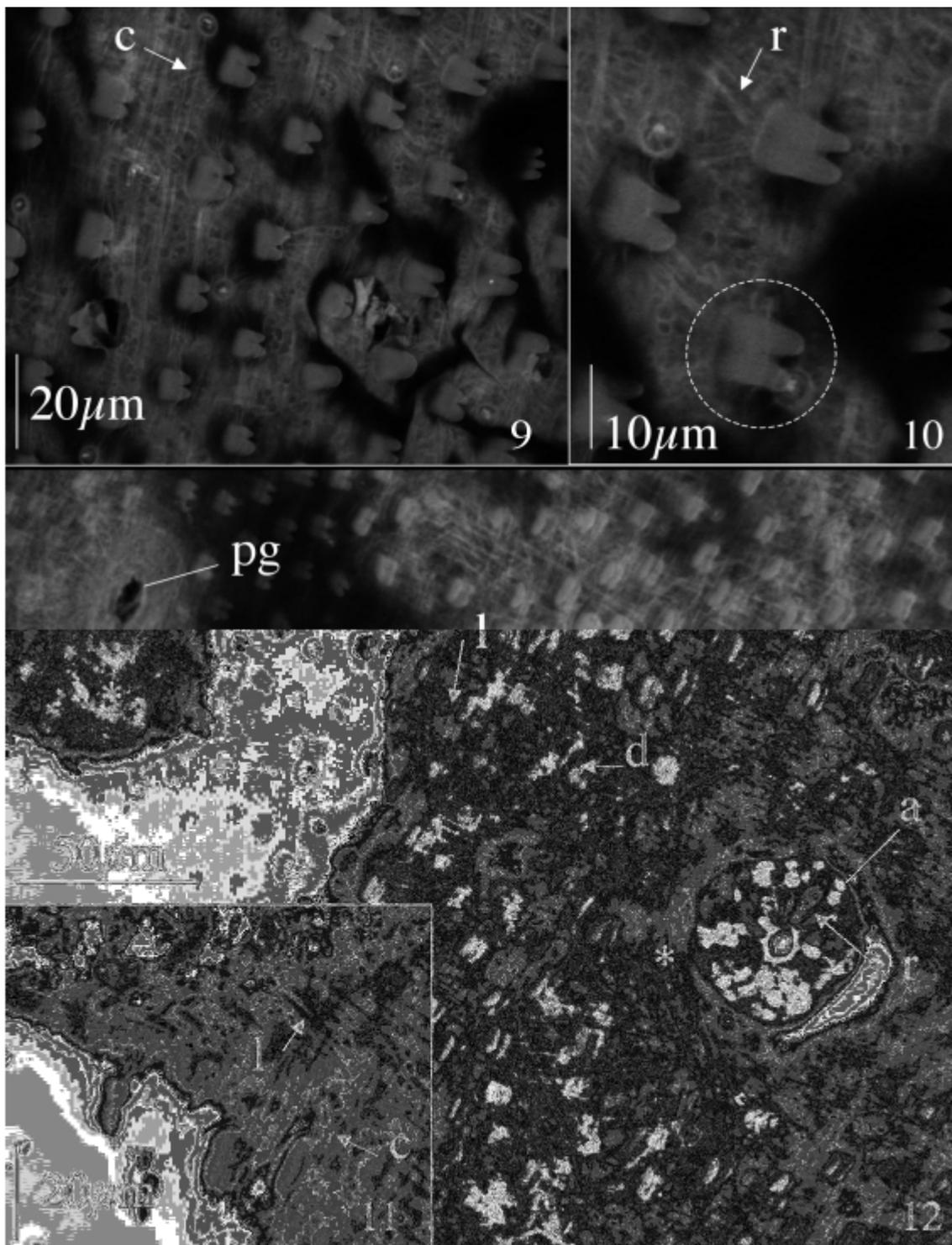
3.1.2 Estruturas de fixação

Além da ventosa oral, *T. bragai* apresenta acetábulo, enquanto em *T. inopina* esta estrutura é ausente. O acetábulo de *T. bragai* é posterior ao poro genital e localiza-se no mesmo plano do testículo do campo do ovário. É possível visualizar a presença dos núcleos de abundantes células na ventosa oral das duas espécies, que se comunica com a farínge por um estreito canal e apresenta feixes musculares bem desenvolvidos que serão descritos a seguir.

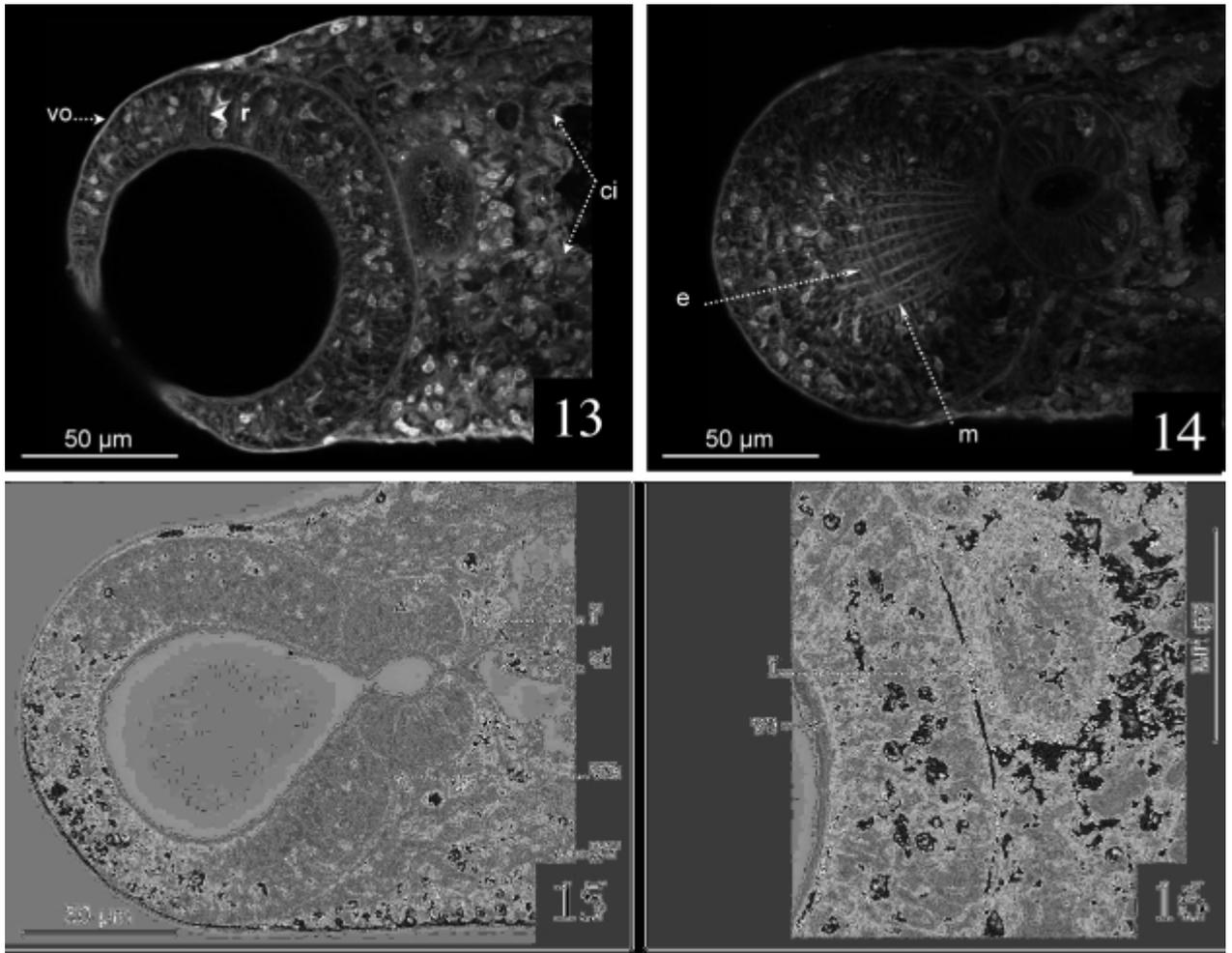
A musculatura da ventosa oral e do acetábulo de *T. bragai* e da ventosa oral de *T. inopina* é formada por fibras musculares equatoriais e meridionais, derivadas das fibras circulares e longitudinais que compõem a musculatura subtegumental, assim como por feixes musculares radiais, localizados entre a face interna e externa da parede da ventosa (Figuras 3-8 e 13-16). Na ventosa oral, as fibras equatoriais e meridionais são mais tênues, enquanto as fibras radiais são arranjadas em feixes mais robustos e mais espessos entre si. O acetábulo de *T. bragai* apresenta uma musculatura menos robusta, quando comparada àquela da ventosa oral.



Figuras 1-8. Parede corporal, tegumento e ventosa oral de *Tanaisia inopina* (Freitas, 1951).
1. Musculatura da parede corporal. d. Fibras musculares longitudinais. c. Fibras musculares circulares. 1. Fibras musculares longitudinais. 2. Tegumento recoberto por escamas. 3. Ventosa oral e farínge. f. Farínge. vo. Ventosa oral. 4. Ventosa oral. As setas indicam as fibras musculares radiais, localizadas entre as paredes da ventosa. 5. Ventosa oral. e. Esôfago. 6. Musculatura do esôfago. 1. Fibras musculares longitudinais. 7. Ventosa oral. e. Fibras musculares equatoriais. 8. ventosa oral. m. Fibras musculares meridionais. r. Fibras musculares radiais.



Figuras 9-12. Parede corporal, tegumento e acetábulo de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934). c fibras musculares circulares. r. fibras radiais. l. fibras longitudinais. d. fibras diagonais. pg. Poro genital. a. acetábulo. O asterisco (*) indica a trama intrincada de fibras ao redor do acetábulo.



Figuras 13-16. Ventosa oral de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934). vo. Ventosa oral. ci. Cecos intestinais. e. Fibras musculares equatoriais. m. fibras meridionais. r. fibras radiais. c. fibras circulares. f. farínge. gv. Glândula vitelínica.

3.1.3 Sistema digestório

A farínge apresenta fibras musculares circulares e longitudinais mais superficiais e fibras radiais arranjadas em feixes mais robustos, localizados entre a face interna e externa da parede.

Tanaisia inopina apresenta um esôfago curto, após a farínge, formado por fibras circulares e longitudinais. Essa estrutura não foi observada nos exemplares de *T. bragai* onde a farínge se abre diretamente nos cecos intestinais.

Os cecos intestinais de ambas as espécies é formado por musculatura circular.

3.1.4 Ductos do sistema reprodutor

Todos os ductos do sistema reprodutor das duas espécies são formados principalmente por fibras circulares. Fibras longitudinais menos densas foram evidenciadas no útero, que é formado também por fibras circulares bastante compactas. O cirro, a bolsa do cirro e a vesícula seminal também são formados por um conjunto compacto de fibras circulares.

3.2 Morfologia do sistema reprodutor

As tomografias dos órgãos do sistema reprodutor, assim como as glândulas associadas, de *T. inopina* e *T. bragai* estão documentadas nas figuras 17-55.

Tanaisia inopina apresenta testículos pós-ovarianos, na mesma zona, ou um pouco oblíquos, com contornos regulares e delimitados por uma parede externa distinta. É possível identificar os espermatozóides com as cabeças alinhadas formando uma estrutura em roseta, na região central do órgão e células esféricas, indiferenciadas, na periferia. Dos testículos, partem dois ductos deferentes que se unem à vesícula seminal, localizada imediatamente acima do ovário.

A vesícula seminal apresenta contorno arredondado e os espermatozóides podem ser vistos livres no lúmen. Ela é envolta pela bolsa do cirro e se continua por um ducto até o cirro, que é fortemente muscularizado e apresenta forma cilíndrica. Na região anterior da bolsa do cirro veem-se células de formato cilíndrico e núcleo grande, das quais partem ductos tênues em direção ao cirro. Tratam-se provavelmente das glândulas prostáticas. Tanto o cirro, quanto a porção distal do útero se abrem em um átrio genital que leva a um gonópore comum. Em *T. bragai*, o gonópore situa-se anteriormente ao acetábulo.

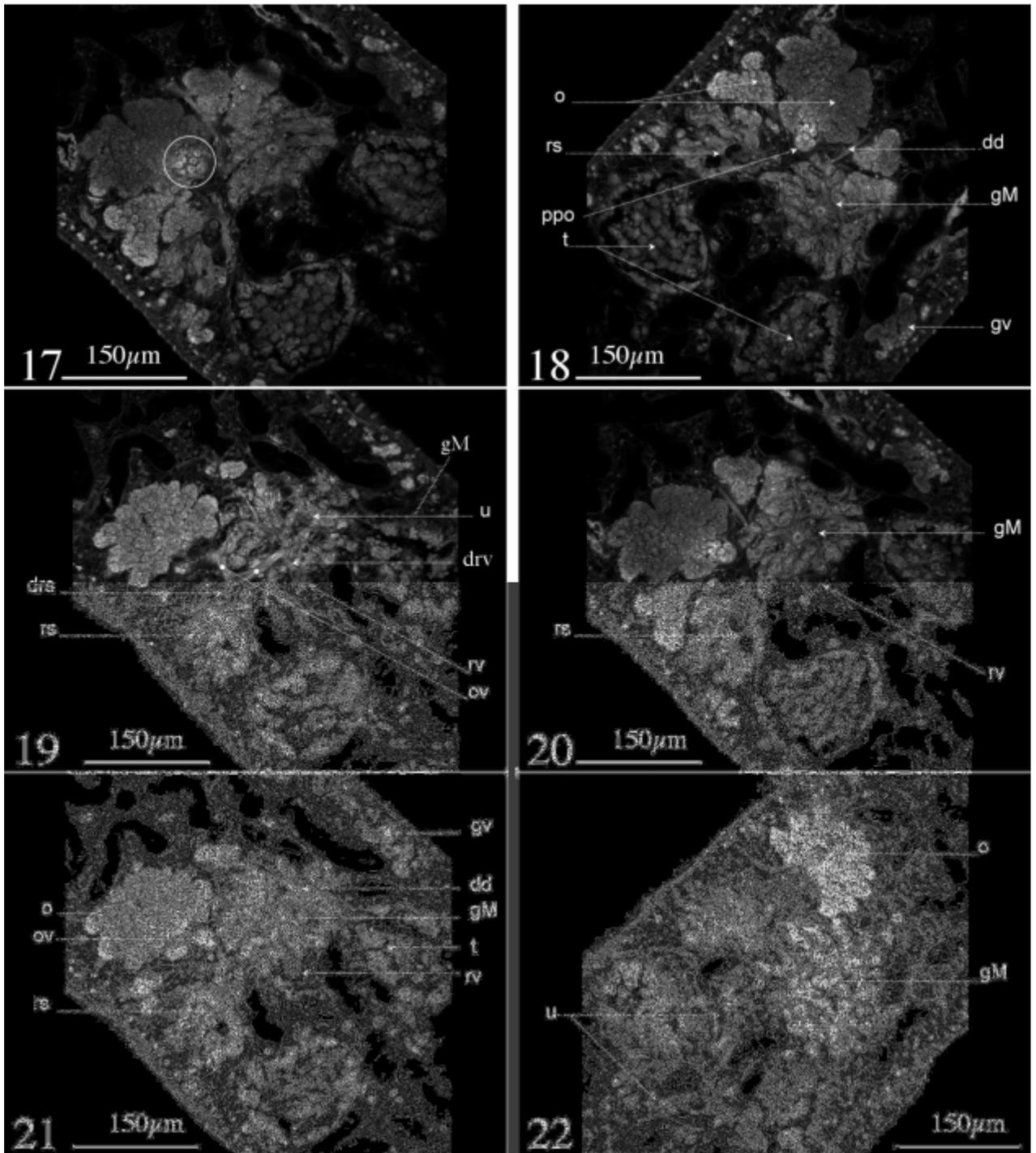
O ovário é pré-testicular, lobado e deslocado lateralmente. É completamente preenchido por oócitos, presumivelmente em diferentes fases de maturação devido às diferenças de tamanho das células. Na região posterior do ovário, adjacente ao oviduto, forma-se uma projeção arredondada. Neste sítio, os oócitos são maiores e esféricos e parecem estar livres. A porção proximal do oviduto tem calibre maior e abriga oócitos com as características descritas anteriormente. Logo abaixo do ovário, está o receptáculo seminal, de contorno irregular e parede espessa, que se liga ao oviduto por meio de um canal curto.

Na zona pré-testicular, no lado oposto ao do ovário está a glândula de Mehlis, formada por muitos ácinos que contêm células glandulares esféricas, circundando o oótipo. Logo abaixo da glândula de Mehlis, estão localizados vitelodutos transversais, que partem da região anterior das glândulas vitelínicas e se encontram na região mediana do corpo em um reservatório vitelínico, dentro do qual é possível observar vitelócitos maduros acumulados. O reservatório vitelínico se abre no oviduto por meio de um canal curto.

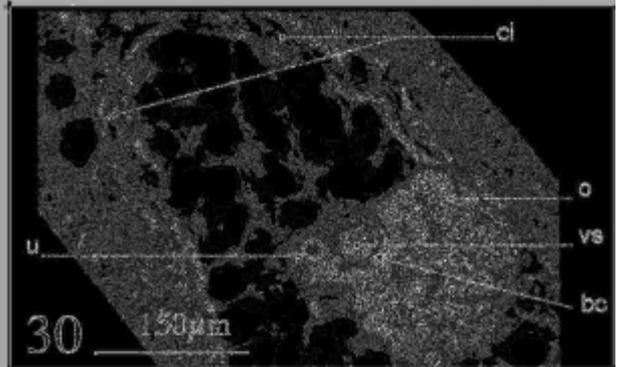
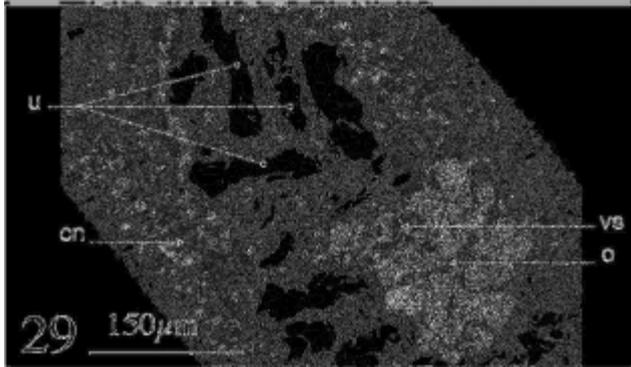
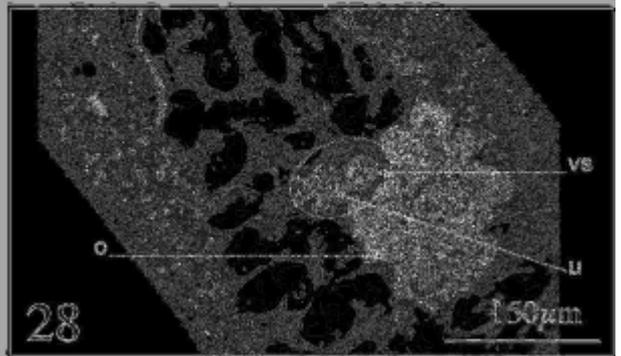
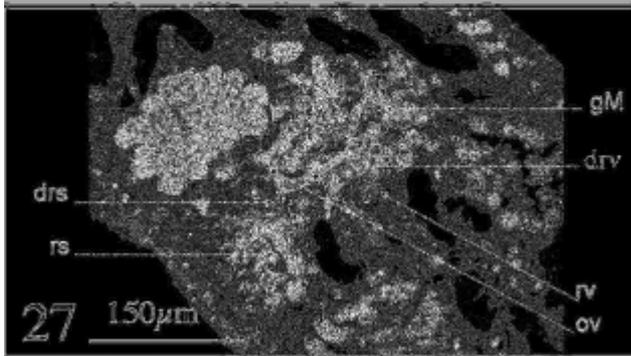
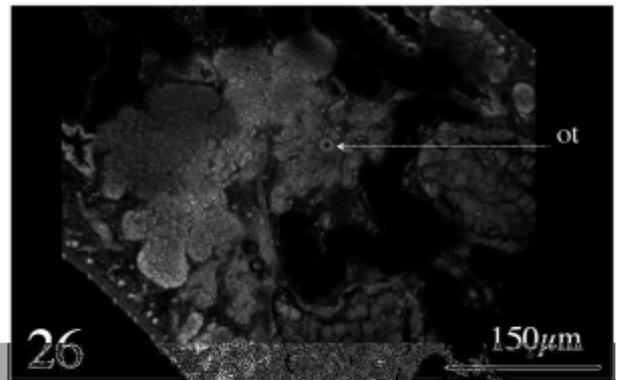
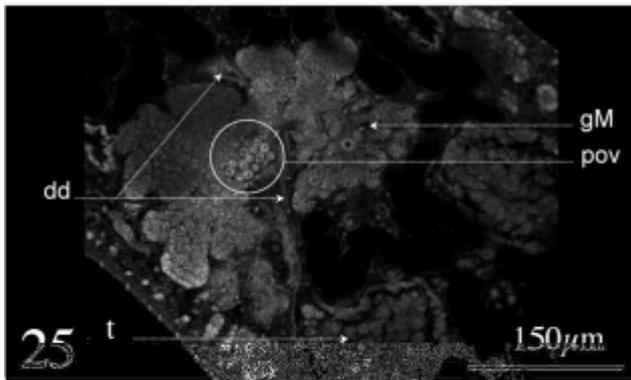
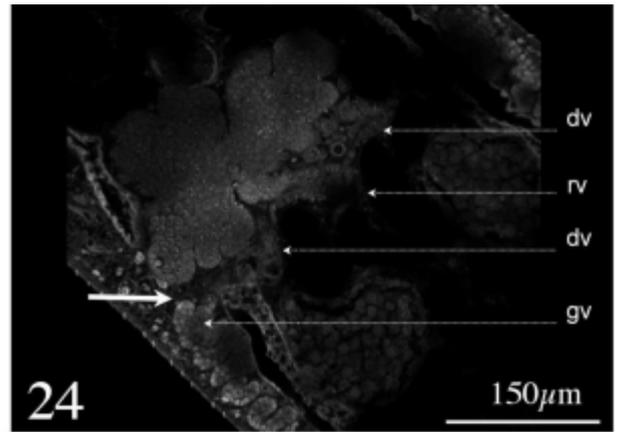
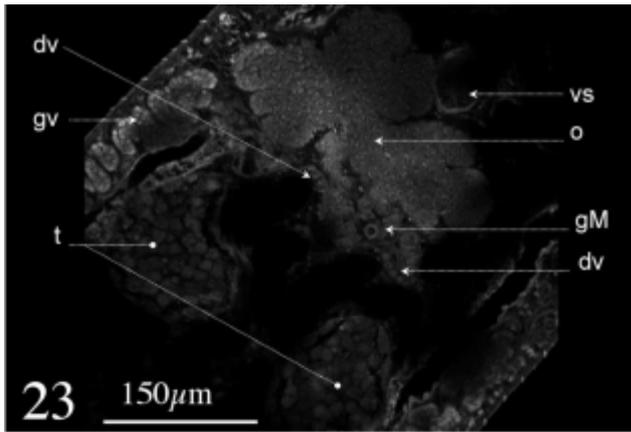
As glândulas vitelínicas se iniciam ao nível do limite posterior da zona ovariana. São formadas por células globosas com núcleo grande e um nucléolo conspícuo e excêntrico. É possível distinguir células em diferentes estágios de vitelogênese. Células imaturas são pequenas, com o núcleo ocupando a maior área da célula e sem inclusões citoplasmáticas. Os vitelócitos maduros e diferenciados têm aproximadamente três vezes o tamanho das células imaturas, apresentam citoplasma abundante, com inclusões citoplasmáticas de formato esférico e coloração escura.

O útero é formado por um ramo descendente e outro ascendente, que preenchem todo o corpo, desde a zona esofagiana até o limite posterior do corpo. Os ovos operculados, contendo a célula-ovo e os vitelócitos, podem ser vistos no lúmen.

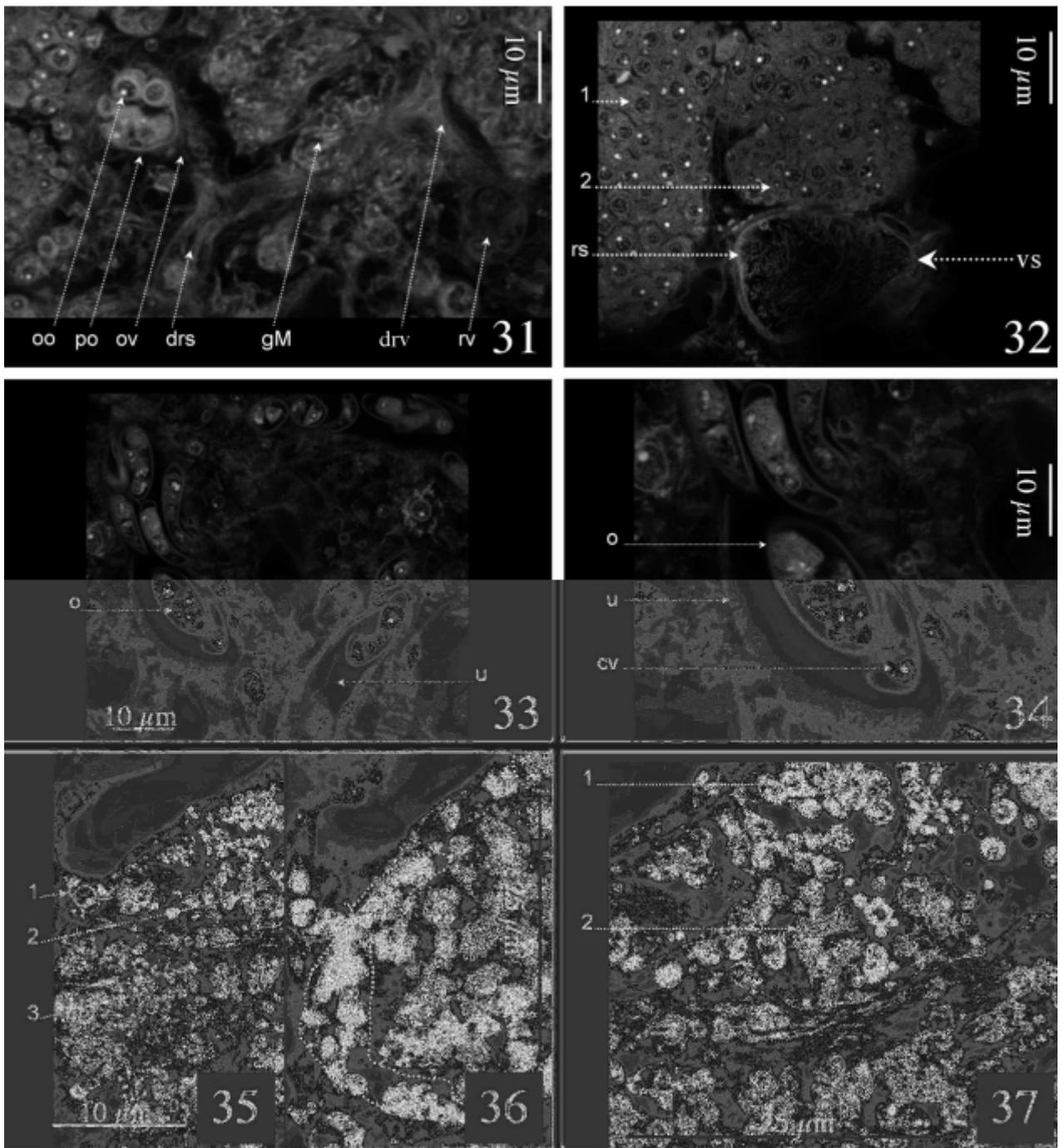
O sistema reprodutor de *Tanaisia bragai* apresenta morfologia geral semelhante ao descrito para *T. inopina*. Os testículos são pré-equatoriais, pós-ovarianos, de contorno regular, ficam na mesma zona ou são levemente oblíquos. O ovário é pré-testicular, lobado, deslocado lateralmente. É formado por oócitos de diferentes tamanhos e por um conjunto de ductos que levam ao oótipo. Diferentemente de *T. inopina*, os vitelinos se prolongam para a região pré-ovariana do corpo, atingindo a zona esofagiana. O útero se divide em um ramo ascendente e outro descendente, formando alças que preenchem todo o corpo. A vesícula seminal é relativamente ampla, podendo estar repleta de espermatozóides livres no lúmen.



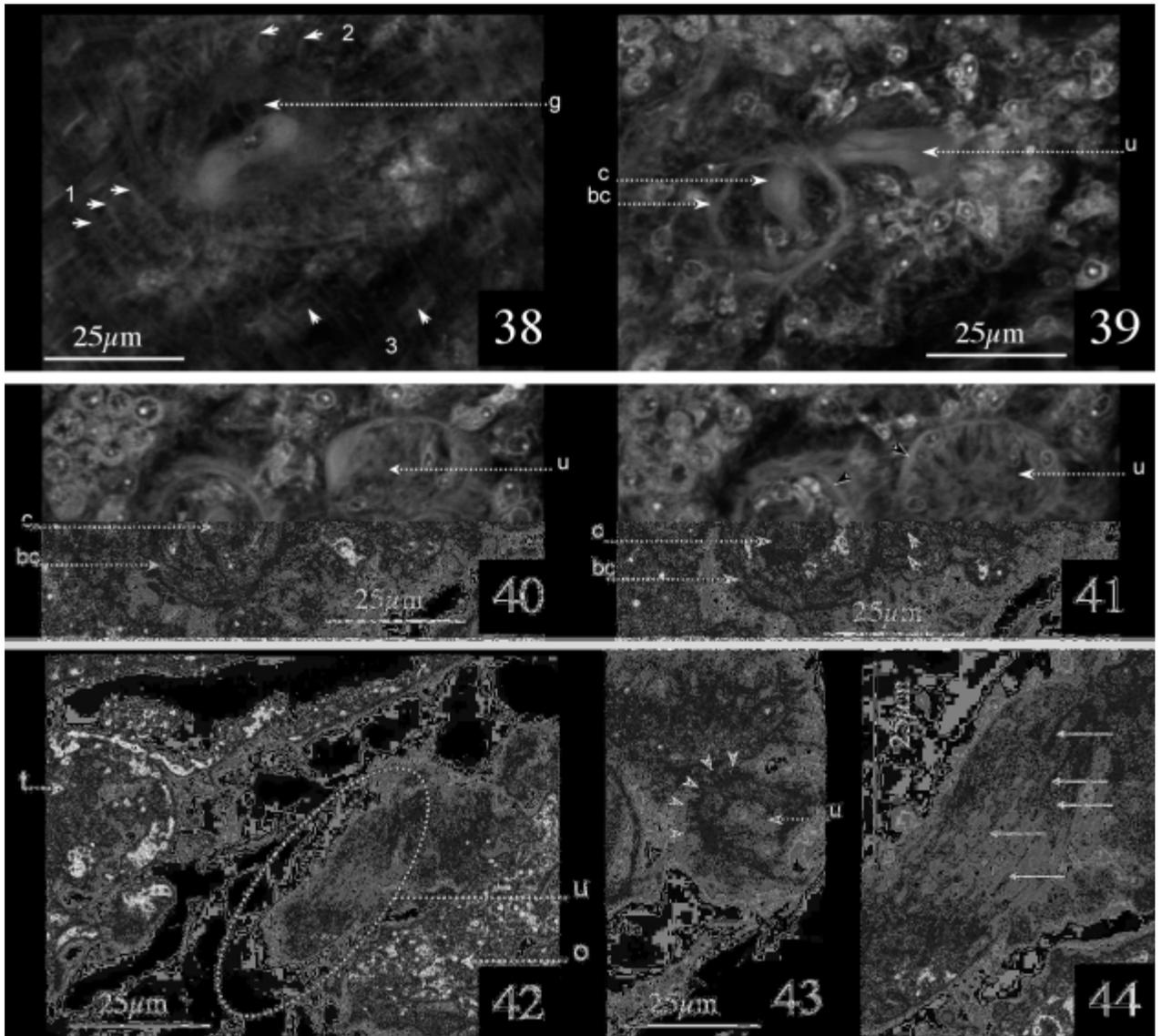
Figuras 17-22. Sistema reprodutor de *Tanaisia inopina* (Freitas, 1951). O círculo indica a região do ovário adjacente ao oviduto. o. ovário. rs. Receptáculo seminal. dd. Ducto deferente. ppo. Região próxima ao oviduto. t. testículos. gv. Glândula vitelínica. gM. Glândula de Mehlis. drs. Ducto do receptáculo seminal. rv. Reservatório vitelínico. drv. Ducto do reservatório vitelínico. ov. Oviduto. u. Útero.



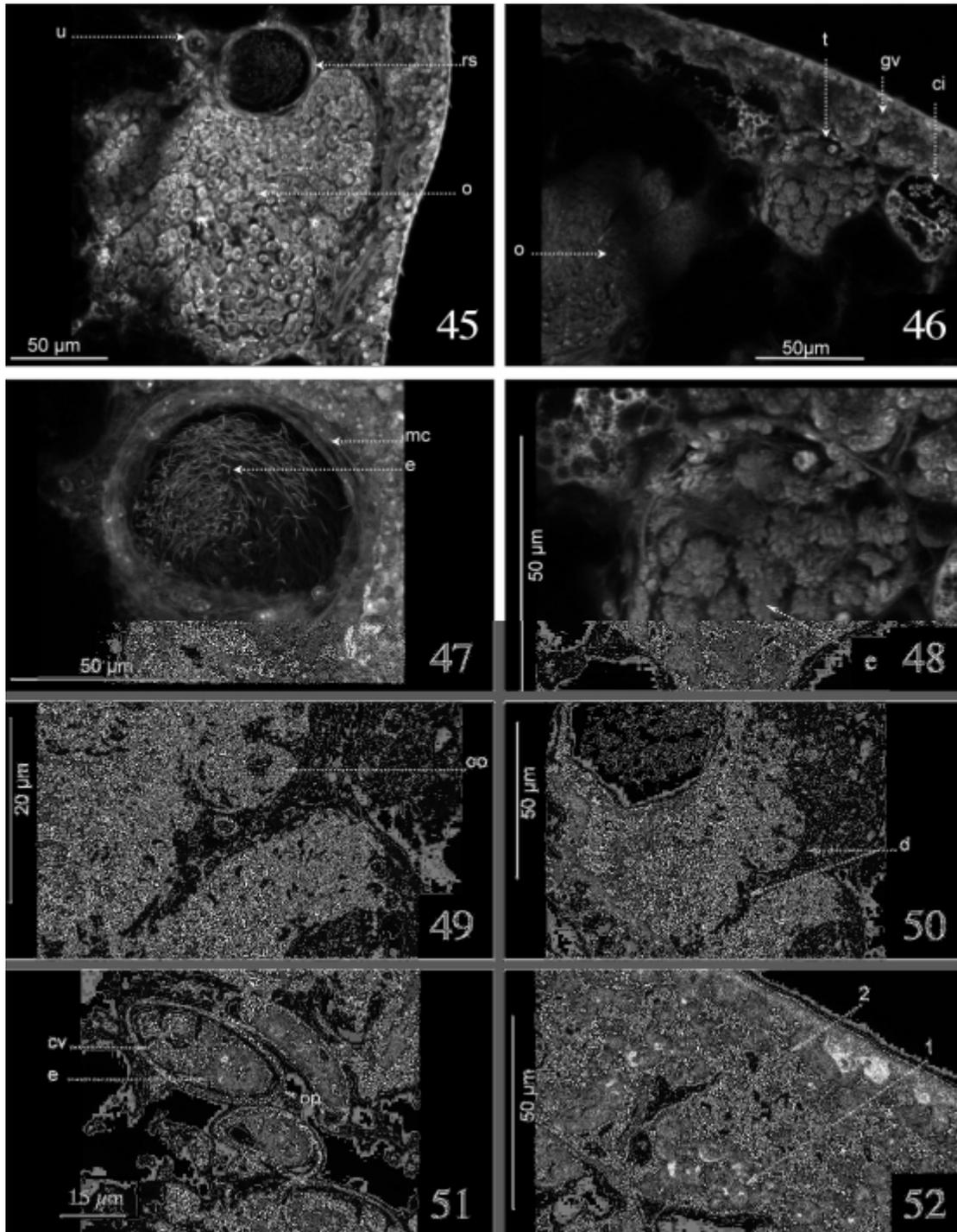
Figuras 23-30. Sistema reprodutor de *Tanaisia inopina* (Freitas, 1951). dv. Ducto vitelínico. gv. Glândula vitelínica. t. testículos. vs. vesícula seminal. o. ovário. gM. Glândula de Mehlis. dv. Ducto vitelínico. rv. Reservatório vitelínico. drv. Ducto do reservatório vitelínico. dd. Ducto deferente. pov. Região do ovário próxima ao oviduto. ot. Oótipo. u. útero. drs. Ducto do receptáculo seminal. rs receptáculo seminal. ov. Oviduto. cn. Cordão nervoso. bc. Bolsa do cirro.



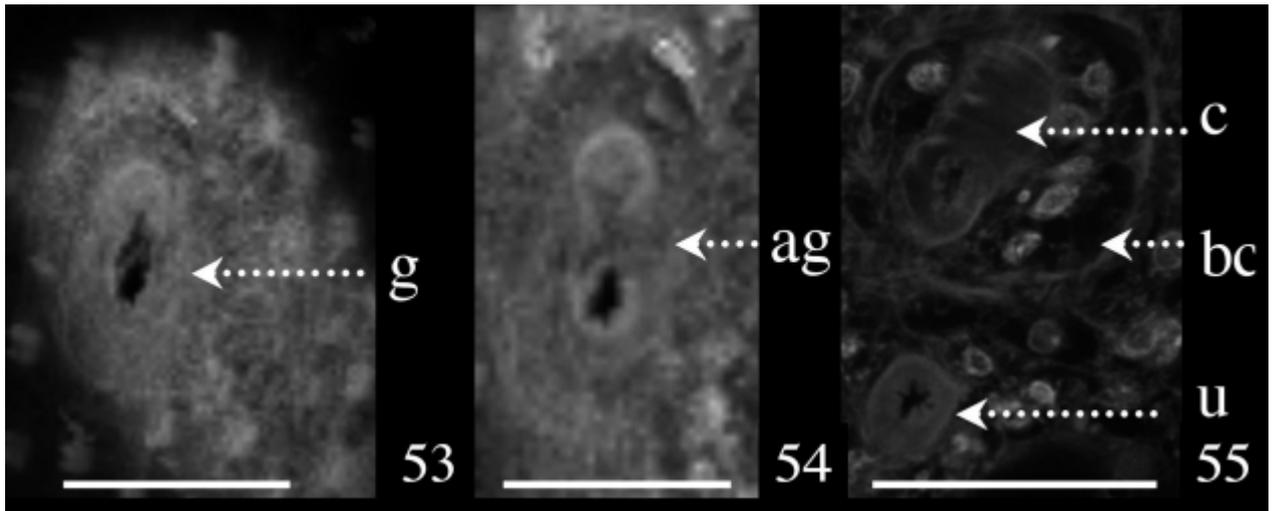
Figuras 31-37. Ductos do sistema reprodutor feminino, células da linhagem espermatogênica e oogênica e ovo de *Tanaisia inopina* (Freitas, 1951). 31. Ductos do aparelho reprodutor feminino. oo. Oótipo. po. Região proximal do oviduto. ov. Oviduto. drs. Ducto do receptáculo seminal. gM. Glândula de Mehlis. rv. Reservatório vitelínico. drv. Ducto do reservatório vitelínico. 32. Detalhe do ovário mostrando o oócito em estágio avançado (1) e inicial (2) de desenvolvimento. vs. Vesícula seminal. 33 e 34. Ovo no útero. o. Ovo. u. Útero. cv. Célula vitelínica. 35. Espermatogônia (1). 36 e 37. Células indiferenciadas na região periférica do testículo (1) e espermatozóides (2).



Figuras 38-44. Musculatura dos ductos masculino e feminino do sistema reprodutor de *Tanaisia inopina* (Freitas, 1951). 38. Fibras musculares longitudinais (1), radiais (2) e circulares (3) associadas à abertura genital comum aos ductos masculino e feminino. g. Gonóporo. 39-41. Ductos masculino e feminino. c. Cirro. bc. Bolsa do cirro. u. Útero. 42. Musculatura da parede do do útero. t. Testículo. 43 e 44. As setas indicam as fibras musculares longitudinais da parede do útero.



Figuras 45-52. Sistema reprodutor de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934). 45. o. Ovário. u. Útero. vs. Vesícula seminal. 46. t. Testículo. gv. Glândula vitelínica. ci. Ceco intestinal. 47. Vesícula seminal. mc. Fibras musculares circulares. e. espermatozóides. 48. Testículo. e. Espermatozóides dispostos em roseta. 49 e 50. oo. Oócitos. d. Ductos do ovário. 51. Ovo. cv. Célula vitelínica. e. Embrião. op. Opérculo. 52. Detalhe da glândula vitelínica, evidenciando vitelócitos imaturos (1) e maduros, com inclusões citoplasmáticas (2).



Figuras 53-55. Ductos feminino e masculino do sistema reprodutor de *Tanaisia (Paratanaisia) bragai* (Santos, 1934). g. Gonóporo. ag. Átrio genital. c. Cirro. Bc. bolsa do cirro. u. Útero.

4 DISCUSSÃO

Os resultados do presente estudo estão de acordo com as descrições do sistema muscular de espécies de digenéticos realizadas por outros autores (MAIR et al., 1998 e 2000; KUMAR et al., 2003; SEBELOVÁ et al., 2004; TEREININA et al., 2006), o que reforça a idéia de que a organização da musculatura somática é conservada entre os trematódeos (SEBELOVÁ et al., 1994). Um grau de conservação pode ser observado também ao longo do ciclo de vida dos helmintos. Sebelová et al. (2004) mostraram que em *Echinostoma caproni*, a organização da musculatura somática e da ventosa persiste inalterada desde a fase de cercária, até a fase adulta. O mesmo foi observado com relação à musculatura somática de *Echinoparyphium aconiatum*, por Terenina et al. (2006).

Tanto em digenéticos, quanto monogenéticos, a musculatura da parede do corpo é composta de fibras externas circulares e fibras internas longitudinais que são organizadas em bandas, com fibras diagonais correndo sob as fibras longitudinais. Em alguns locais, fibras dorso-ventrais são evidentes. Estas fibras ligam a superfície superior e inferior do helminto e têm portanto uma função estrutural, junto com as fibras intersticiais da matriz extra-celular, ajudando a manter a forma achatada do corpo.

Acredita-se que a musculatura somática sirva como o principal meio de movimento locomotor. A contração dos músculos circulares e longitudinais, respectivamente, estendem e

encurtam o helminto, enquanto os músculos diagonais atuam propiciando o movimento lado-a-lado e um grau de torção. Entretanto, o sistema muscular não é necessário apenas para a locomoção, mas também para a alimentação, reprodução e fixação dos helmintos. Segundo Mair et al. (1998), existem três principais sistemas musculares em digenéticos adultos: a musculatura somática, responsável pela forma do corpo e locomoção; a musculatura dos órgãos adesivos e a musculatura do trato digestório e reprodutor.

No presente estudo, foi observada a presença de fibras circulares densamente arrançadas nos ductos do aparelho reprodutor feminino e masculino, o que se deve ao fato de as fibras circulares serem responsáveis pelos movimentos peristálticos que promovem o transporte dos oócitos, dos vitelócitos, espermatozóides e ovos. Esses resultados estão de acordo com aqueles encontrados por Mair et al. (1998) e Mair et al. (2000) para *Fasciola hepatica* e *Schistosoma mansoni*, respectivamente. Os ductos do trato reprodutor de *E. caproni* também são formados predominantemente por fibras circulares e por poucas fibras longitudinais, fibras diagonais estão ausentes nessas estruturas (SEBELOVÁ et al., 2004).

O arranjo das fibras musculares na ventosa oral de *T. bragai* e *T. inopina* segue o padrão descrito para outras espécies de digenéticos e, assim como a musculatura somática, parece ser um caráter muito conservado. A musculatura das ventosas é complexa no arranjo, e pela orientação dos três tipos de músculos que as compõem, parece que se desenvolve a partir da musculatura somática (MAIR et al, 1998; SEBELOVÁ et al., 2004). De acordo com Sebelová et al. (2004), músculos meridionais provavelmente derivam de fibras somáticas longitudinais e atuam para abrir a concavidade da ventosa, enquanto músculos equatoriais são derivados provavelmente de fibras somáticas circulares, cuja contração presumivelmente cria a sucção. Músculos dorso-ventrais correm entre as superfícies interna e externa das ventosas, como fibras radiais e se contraem para fechar a ventosa para a fixação.

A organização muscular observada no trato reprodutor e digestório de *T. bragai* e *T. inopina* assemelha-se àquela observada por Sebelová et al. (2004). Segundo esses autores, os ductos do trato alimentar de *Echinostoma caproni* são formados principalmente por fibras musculares circulares e por poucas fibras longitudinais internas e a farínge apresenta músculos radiais bem desenvolvidos.

O presente trabalho constitui a primeira re-caracterização do aparelho reprodutor de *T. bragai* e *T. inopina*, desde a descrição destas espécies, nas décadas de 1930 e 1950, respectivamente. Na diagnose dessas espécies consta que a bolsa do cirro é reduzida à vesícula seminal, entretanto, pelas imagens tomográficas realizadas, foi possível detectar a presença de cirro. Pela primeira vez, é apresentada a morfologia geral dos gametas e das

células das glândulas associadas ao aparelho reprodutor dessas espécies. As características da diferenciação dos vitelócitos de *T. bragai* e *T. inopina*, no presente estudo, corresponde ao padrão de vitelogênese observado em outros digenéticos, monogenéticos, cestóides e neóforos de vida-livre (SWIDERSKI; XYLANDER, 2000).

Estudos futuros, de caráter comparativo, deverão demonstrar as características que seguem um padrão conservativo e aquelas que são peculiares ao grupo taxonômico em questão, contribuindo para a compreensão das relações entre espécies de digenéticos.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Surface morphology of *Probolocoryphe uca* (Satkisian, 1957) (Digenea, Micriphallidae) from Kuwait Bay. **Systematic Parasitology**, v. 46, n.3, p. 209-214, 2000.
- ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Description and surface topography of the cercaria of *Austrobilharzia* sp. (Digenea: Schistosomatidae). **Parasitology International**, v. 53, n. 1, p. 11-21, 2004.
- AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária Universidade Federal do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.
- FRANCO, S. R. N. Nota sobre trematódeos eucotilídeos (Trematoda, Eucotyliidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 63, n. 1, p. 59 – 65, 1965.
- FREITAS, J. F. T. Revisão da família Eucotyliidae Skrjabin, 1924 (Trematoda). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 49, n. 1, p. 34 – 123, 1951.
- FREITAS, J. F. T. Nota sobre *Tanaisia inopina* Freitas, 1951 (Trematoda, Eucotyliidae). **Atas da Sociedade Biológica do Rio de Janeiro**, v. 3, n. 1, p. 2-4, 1959.
- HALTON, D. W. Microscopy and the helminth parasite. **Micron**, v. 35, n. 4, p. 361-390. 2004.
- KELLER, D. G.; ARAÚJO, J. L. B. Ciclo evolutivo de *Paratanaisia bragai* (Santos 1934) (Trematoda, Eucotyliidae) com novo hospedeiro intermediário no Brasil: *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 1, n. 2, p. 82-92, 1992.
- KUMAR, D. et al. Observations on the musculature and isolated muscle fibres of the liver fluke, *Fasciola hepatica*. **Parasitology**, v. 127, n. 4, p. 457-473, 2003.
- MAIR, G. R. et al. Muscling in on parasitic flatworms. **Parasitology Today**, v. 14, n. 2, p. 73-76, 1998.
- MAIR, G. R. et al. Gross anatomy of the muscle systems of *Fasciola hepatica* as visualized by phalloidin-fluorescence and confocal microscopy. **Parasitology**, v. 117, n. 1, p. 75-82, 1998
- MAIR, G. R. et al. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni*. **Parasitology**, v. 121, n. 2, p. 163-170, 2000.
- MALDONADO, J. F. The life cycle of *Tarmelanea bragai* Santos, 1934 (Eucotyliidae), a kidney fluke of domestic pigeons. **Journal of Parasitology**, v. 31, n. 5, p. 306-314, 1945.

NEVES, R. H. et al. Phenotypic plasticity in adult worms of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) evidenced by brightfield and confocal laser scanning microscopies. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 2, p. 131-136, 2004.

NEVES, R. H. et al. A new description of the reproductive system of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) analysed by confocal laser scanning microscopy. **Parasitology Research**, v. 95, n. 1, p. 43-49, 2005.

PINTO, R. M.; MENEZES, R. C.; TORTELLY, R. Systematic and pathologic study of *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Digenea, Eucotylidae) infestation in ruddy ground dove *Columbina talpacoti* (Temminck, 1811). **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 56, n. 4, p. 472-479, 2004.

PINTO, R. M. et al. First report of a natural helminth infection in the japanese quail *Coturnix japonica* Temminck & Schlegel (Aves, Phasianidae, Galliformes) in the Neotropical region. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 836-838, 2005.

ROBSON, R. T.; ERASMUS, D. A. The ultrastructure, based on stereoscan observations, of the oral sucker of the cercaria of *Shistosoma mansoni* with special reference to penetration. **Zurnal Parazitenkund**, v. 35, n. 1, p. 76-86, 1970.

SANTOS, V. Monostomose renal das aves domésticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal do Brasil**, v. 1, n. 2, p. 203-215, 1934.

SEBELOV'A, S. et al. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy. **Parasitology Research**, v. 93, n. 2, p. 196-206, 2004.

STEWART, M. T. et al. Gross anatomy of the muscle systems and associated innervation of *Apatemon cobidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidae), as visualized by confocal microscopy. **Parasitology**, v. 126, n. 2, p. 273-282, 2003.

SWIDERSKI, Z.; XYLANDER, W. E. R. Vitellocytes and vitellogenesis in relation to embrionic development, egg production and life cycle. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 9, p.805-817, 2000.

TERENINA, N. B. et al. The spatial relationships between the musculature and the NADPH-diaphorase activity, 5-HT and the FMRFamide immunoreactivities in redia, cercaria and adult *Echinoparyphium aconiatum* (Digenea). **Tissue and cell**, v. 38, n. 1, p. 151-157, 2006.

CAPÍTULO VI

DESCRIÇÃO DE DUAS ESPÉCIES NOVAS E ANÁLISE COMPARATIVA DAS SEQUÊNCIAS DA REGIÃO ITS2 DO RDNA DE ESPÉCIES DOS GÊNEROS *Raillietina* E *Skrjabinia* (CESTODA, CYCLOPHYLLIDEA, DAVAINAEIDAE)

RESUMO

No presente estudo, foram descritas duas espécies novas de *Raillietina* e *Skrjabinia*, parasitas de *Columba livia*. As seqüências da região ITS2 do DNA ribossomal dessas duas espécies foi determinada. O comprimento e conteúdo de GC da região sequenciada foi C=304 (31.7%) e G=194 (20.2%) para *Raillietina limae* sp. nov. e C=191 (22.6%) e G=258 (30.6%) para *Skrjabinia braziliensis* sp. nov., respectivamente. Essas seqüências foram combinadas com outras seqüências de espécies de *Raillietina* e *Skrjabinia* disponíveis no GenBank e as relações filogenéticas entre estas espécies foi estudada. As árvores filogenéticas foram geradas pelos métodos de máxima parcimônia, máxima verossimilhança e agrupamento de vizinhos. As espécies de *Raillietina* e *Skrjabinia* foram agrupadas em dois clados monofiléticos distintos, confirmando o status de unidade taxonômica desses dois gêneros.

Palavras chave: *Raillietina*, *Skrjabinia*, região espaçadora transcrita interna dois, rDNA.

ABSTRACT

We described two new species of *Raillietina* and *Skrjabinia* parasites of *Columba livia*. The sequences of the ITS2 ribosomal DNA of these two species were determined. The lengths and GC contents of the region sequenced were C=304 (31,7%) e G=194 (20,2%) for *Raillietina limae* sp. nov. and C=191 (22,6%) e G=258 (30,6%) for *Skrjabinia braziliensis* sp. nov., respectively. These ITS2 sequences were combined with other available *Raillietina* and *Skrjabinia* sequences in GenBank and the phylogenetic relationships between *Raillietina* and *Skrjabinia* species were studied. Phylogenetic trees were obtained by maximum parsimony, neighbour joining distance and maximum likelihood methods. The *Raillietina* and *Skrjabinia* species clustered in two distinct clades, showing that these two genera are monophyletic and *Skrjabinia* is more basal than *Raillietina*. This shows that the current morphology-based classification reflect the phylogenetic relationships between these species.

Key words : *Raillietina*, *Skrjabinia*, Internal transcribed spacer two, rDNA.

INTRODUÇÃO

A família Davaneidae Fuhrmann, 1907 agrupa cestóides ciclofilídeos, parasitos de aves e mamíferos no estágio adulto (YAMAGUTI, 1959) e, atualmente, existem duas proposições para a distribuição das espécies nesta família. Na proposta de Jones e Bray (1994), as espécies podem ser incluídas nas subfamílias Davaneinae e Idiogeninae e segundo Hoberg et al. (1999), as subfamílias Davaineinae, Ophryocotylineae, Raillietininae e Idiogeninae são válidas.

Em 1891 Blanchard criou o gênero *Davainea* sendo *D. proglotina* a espécie tipo. Posteriormente, Fuhrmann (1920) distribuiu as 103 espécies de davaineídeos conhecidas em cinco gêneros: *Opryocotyloides* Fuhrmann, 1920; *Davainea* Blanchard, 1891; *Davaineoides* Fuhrmann, 1920; *Houttuynia* Fuhrmann, 1920 e *Raillietina* Fuhrmann, 1920 (BAER, 1931). Este último compreendia os subgêneros *Paroniella*, *Ransomia*, *Skrjabinia* e *Johnstonia*, diferenciados pela disposição da abertura genital nas proglótides e arranjo dos ovos nas cápsulas ovíferas. Em 1924, Fuhrmann reorganizou o gênero *Raillietina* validando os subgêneros *Skrjabinia*, *Ransomia* e *Paroniella*, e substituindo *Johnstonia* por *Raillietina*. Posteriormente, *Paroniella*; *Skrjabinia*; *Raillietina* e *Fuhrmannetta* Stiles et Orleman, 1926 foram estabelecidos como os subgêneros aceitos e, atualmente, encontram-se elevados ao nível de gênero (JONES; BRAY, 1994).

O antigo gênero *Raillietina*, representado atualmente pelos gêneros *Raillietina*, *Skrjabinia*, *Paroniella* e *Fuhrmannetta*, inclui a maior parte das espécies de davaineídeos. Segundo Mariaux (1996), este é um dos grupos de cestóides que se tornaram excessivamente complexos em função de uma história prolongada de descrições pobres, sinonímia extensa e escassez de caracteres taxonômicos para a distinção das espécies. Atualmente, a utilização de sequências de nucleotídeos (FORONDA et al., 2004), assim como características ultra-estruturais (BÂ et al., 2005a, b), despontam como promissoras ferramentas adicionais para a distinção dos gêneros e espécies de Raillietiníneos. Essas novas abordagens podem contribuir muito para a reorganização deste grupo e compreensão das suas relações filogenéticas, uma vez que a morfologia apresenta limitações.

A utilização da família multigene rDNA, codificadora do RNA ribossomal, em estudos de sistemática molecular, tem proporcionado a resolução das relações de Eucestoda

aos níveis taxonômicos superiores inter-ordinal e intra-ordinal (NICKISCH et al. 1999, OLSON et al., 2001, FORONDA et al. 2004, HYPSE et al. 2005), assim como aos níveis de família e gênero (ZHENDER et al. 2000, KRÁL'OVÁ et al. 2001, LUO et al. 2003, LOGAN et al. 2004, SKERIKOVÁ et al. 2004). Dentre as seqüências de nucleotídeos do rDNA, a região espaçadora transcrita interna dois (ITS2) tem sido utilizada para o esclarecimento das relações filogenéticas aos níveis de espécie e gênero, assim como para o diagnóstico específico e resolução de problemas tais como os complexos de espécies morfologicamente indistinguíveis.

No intuito de elucidar as relações filogenéticas entre espécies dos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia*, seqüências da região ITS2 foram analisadas a partir de três métodos de inferência: máxima parcimônia, agrupamento de vizinhos e máxima verossimilhança.

2 METODOLOGIA

2.1 Parasitos

Os exemplares dos cestóides utilizados neste estudo são provenientes de infra-populações coletadas em *Columba livia* (Aves, Columbidae) do Município de Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. Dentre esses exemplares foram observados dois morfos distintos, coabitando o intestino delgado dos hospedeiros. Parte dos espécimes foi processada pelas técnicas helmintológicas convencionais (AMATO et al., 1991), observados sob microscopia de luz, desenhados e fotografados. Outra parte foi processada para a realização do estudo molecular.

2.2 Estudo molecular

2.2.1 Extração do DNA

A extração do DNA foi realizada utilizando-se o Kit Wizard Genomic DNA Purification System (Promega) conforme instrução do fabricante.

2.2.1 Amplificação da região ITS2 do rDNA pela PCR

A região ITS2 do rDNA dos cestóides foi amplificada pela reação em cadeia da polimerase (PCR), utilizando-se os iniciadores RaillITS2f (forward: 5'-GCAGACTGCTTTGAACATCG - 3') e RaillITS2r (reverse: 5' - GATATGCTTAAGTTCAGCGG - 3'), desenhados a partir de seqüências das regiões 5.8S e 28S de outras espécies de *Raillietina*, depositadas no GenBank. A amplificação por PCR foi realizada em um volume de 10 µl, consistindo de 1-10 ng de DNA template, 10 mM tris-HCl, pH 8.5, 200 µM de cada dNTP, 1.5mM MgCl₂, 0.8 U de Taq DNA polimerase (Platinum Taq – Invitrogen) e 5 pmol de cada primer. As reações foram cobertas com uma gota de óleo mineral e submetidas ao seguinte ciclo: desnaturação inicial por 5 minutos a 95 °C, e depois 25 ciclos de anelamento a 60°C por 1 min, extensão a 72°C por 2 min, desnaturação a 95°C por 45 segundos e extensão final a 72°C por 5 min. Um controle negativo (sem DNA

template) foi incluído em todos os experimentos. Três microlitros dos produtos de amplificação foram visualizados em géis de poliacrilamida corados com prata para atestar a qualidade da amplificação.

2.2.3 Clonagem e sequenciamento dos produtos da PCR

Os produtos da PCR, com o fragmento de DNA alvo amplificado, foram clonados utilizando-se o Kit PCR-II TOPO e transformado em *Escherichia coli* TOP10, de acordo com as instruções do fabricante (Invitrogen). Os plasmídeos foram isolados utilizando-se o kit Quiagen plasmid miniprep, de acordo com o protocolo fornecido pelo fabricante. O sequenciamento da região ITS2 do rDNA foi realizado utilizando-se o Kit “DYEnamic ET dye terminator MegaBace” (Amersham). Os produtos foram processados em um sequenciador automático de DNA “MegaBace 500 DNA Analysis System” (Amersham Pharmacia Biotech).

2.2.4 Análise das seqüências

Para a confirmação de que as seqüências correspondiam à região alvo foram realizadas buscas, por meio do software BLASTn (NCBI). Posteriormente, as seqüências completas foram alinhadas com o software Clustal W (THOMPSON et al., 1994), e refinadas por inspeção visual. Apenas seqüências de alta qualidade foram utilizadas para a comparação entre as espécies.

2.2.5 Análises Filogenéticas

As seqüências de três exemplares de cada morfo foram comparadas com *Raillietina dromaius* (número de acesso AY382320), *Raillietina chiltoni* (AY382319), *Raillietina beveridgei* (AY382318), *Raillietina australis* (AY382317) e *Skrjabinia cesticillus* (AY382321). Para determinar a polaridade dos caracteres, *Mesocestoides corti* (AF119694) foi incluído com grupo externo. Os métodos de Máxima parcimônia (MP), Agrupamento de vizinhos (Neighbor-joining distance – NJ) e Máxima verossimilhança (Maximum likelihood – ML) foram utilizados para a comparação entre as seqüências, utilizando o programa PAUP* 4.0 (SWOFFORD 2002). Suporte de bootstrap foi estimado por uma busca heurística em 1.000 pseudoreplicações (cada uma com 10 adições aleatórias) e “tree bisection – reconnection (TBR) branch swapping”.

3 RESULTADOS

Após os estudos morfológicos e moleculares concluiu-se que os dois morfos coletados correspondiam a duas novas espécies, descritas abaixo.

3.1 Descrição das espécies

Raillietina limae sp. nov.

Hospedeiro definitivo: *Columba livia*. Localidade: Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil. Hospedeiro intermediário: desconhecido. (Figuras 1-12). Etimologia: O nome da espécie foi dado em homenagem a Professora Sueli de Souza Lima, do departamento de Zoologia da Universidade Federal de Juiz de Fora, em reconhecimento aos anos de dedicação a helmintologia.

Morfologia. Escólice globular, distinto do colo; rostelo armado com 180-196 ganchos; o saco rostelar atinge o nível do meio das ventosas; o diâmetro do rostelo é visivelmente maior que o diâmetro das ventosas; ventosas armadas com três fileiras de ganchos; poros genitais unilaterais; proglótides mais largas que altas, com exceção das proglótides imaturas e proglótides grávidas posteriores, que são mais altas que largas; sistema reprodutor potândrico; 16 testículos nas proglótides maduras plenamente formadas; nas primeiras proglótides maduras do estróbilo, os testículos aparecem primeiramente no lado aporal e depois migram para o lado poral; nas proglótides maduras posteriores, os testículos se localizam lateral e posteriormente ao ovário; bolsa do cirro alongada alcança o vaso excretor longitudinal; cirro armado; a vagina apresenta paredes mais espessas na região do átrio genital, próximo ao ovário forma um receptáculo seminal fusiforme; ovário bilado; glândula vitelínica esférica, posterior ao ovário, localizada em um plano mais superficial que os demais órgãos; vaso deferente forma muitas circunvoluções, localiza-se na parte anterior da proglótide e se estende até a região mediana; as cápsulas ovígeras não se estendem além dos vasos excretores longitudinais e contêm de 5-8 ovos.

Em um mesmo estróbilo, as proglótides maduras podem ser classificadas em diferentes tipos morfológicos de acordo com o estágio de desenvolvimento do aparelho reprodutor feminino e masculino. As proglótides maduras podem ser classificadas em seis diferentes estágios, tornando-se progressivamente muito mais largas que altas, com um número maior de

testículos e maior tamanho dos testículos, ovário, glândula vitelínica e bolsa do cirro. As proglótides grávidas podem ser classificadas em quatro diferentes estágios, aumentando progressivamente em altura, até se tornarem quase quadradas. O tamanho das cápsulas ovíferas e o número de ovos por cápsula também aumentam, de um estágio para o outro.

Morfometria.

Foram medidos 26 espécimes.

Escólice

Altura do saco rostral $125 \mu\text{m} \pm 38,9$ (70-180); largura do saco rostral $141 \mu\text{m} \pm 38,3$ (90-175); altura da ventosa $72,5 \mu\text{m} \pm 8,6$ (60-80); largura da ventosa $66,2 \mu\text{m} \pm 4,7$ (60-70).

Proglótides maduras de primeiro estágio

As proglótides maduras de primeiro estágio são mais altas que largas, os testículos se alinham no lado oposto ao átrio genital, o ovário é visível, porém, pouco desenvolvido, a vagina e a bolsa do cirro ainda não se encontram completamente desenvolvidas. Altura da proglótide $335 \mu\text{m} \pm 149,8$ (245-600); largura $335 \mu\text{m} \pm 110,2$ (260-530); 13 ± 4 (10-16) testículos; diâmetro do testículo $15 \mu\text{m}$.

Proglótides maduras de segundo estágio

As proglótides maduras de segundo estágio são mais largas que altas, os testículos começam a se organizar ao redor do ovário, a bolsa do cirro apresenta-se mais desenvolvida. Altura da proglótide $230,6 \mu\text{m} \pm 39,6$ (175-300); largura $393 \mu\text{m} \pm 48$ (340-500); número de testículos 13 ± 1 (11-16); diâmetro do testículo 20 ± 8 (10-35); largura do ovário $65,6 \mu\text{m} \pm 6,5$ (60-75); largura da glândula vitelínica $30 \mu\text{m} \pm 5$ (25-35); comprimento da bolsa do cirro $80,6 \mu\text{m} \pm 17,1$ (60-100); comprimento da vagina $50 \mu\text{m}$.

Proglótides maduras de terceiro estágio

Altura da proglótide $250,5 \mu\text{m} \pm 42,1$ (200-300); largura $602,5 \mu\text{m} \pm 85,6$ (480-760); 13 ± 2 (11-16); diâmetro do testículo $42,2 \mu\text{m} \pm 10,1$ (27,5-60); largura do ovário $83,3 \pm 18,3 \mu\text{m}$ (50-110); largura da glândula vitelínica $42,5 \mu\text{m} \pm 18,3$ (25-75); comprimento da bolsa do cirro $102,5 \mu\text{m} \pm 11,4$ (87,5-122,5); comprimento da vagina $80,8 \mu\text{m} \pm 18,5$ (55-105).

Proglótides maduras de quarto estágio

Altura da proglótide $241,25 \mu\text{m} \pm 66,2$ (100-300); largura $704,1 \mu\text{m} \pm 131,1$ (505-923); número de testículos 14 ± 1 (13-16); diâmetro do testículo $52,2 \mu\text{m} \pm 7,2$ (40-60); largura do ovário $94,1 \mu\text{m} \pm 27,6$ (65-125); largura da glândula vitelínica $52,5 \mu\text{m} \pm 11,2$ (40-65);

comprimento da bolsa do cirro $126.4\mu\text{m} \pm 19.5$ (100-150); comprimento da vagina $82.5\mu\text{m} \pm 20.67$ (55-110).

Proglótides maduras de quinto estágio

Altura da proglótide $293.3\mu\text{m} \pm 60.5$ (200-300); largura $798.3\mu\text{m} \pm 119.4$ (620-910); número de testículos 16; diâmetro do testículo $58.6\mu\text{m} \pm 12.4$ (40-75); largura do ovário $111\mu\text{m} \pm 37.64$ (75-175); largura da glândula vitelínica $67\mu\text{m} \pm 15.65$ (50-80); comprimento da bolsa do cirro $109\mu\text{m} \pm 10.2$ (100-125); comprimento da vagina $76.5\mu\text{m} \pm 15.1$ (60-100).

Proglótides maduras de sexto estágio

Altura da proglótide $294.1\mu\text{m} \pm 25.3$ (260-325); largura $860\mu\text{m} \pm 168.7$ (640-1080); número de testículos 16; diâmetro do testículo $46.9\mu\text{m} \pm 21.1$ (17.8-65); largura do ovário $90\mu\text{m} \pm 39.6$ (60-135); largura da glândula vitelínica $76.6\mu\text{m} \pm 23.6$ (50-95); comprimento da bolsa do cirro $108.3\mu\text{m} \pm 14.4$ (100-125); comprimento da vagina $65.8\mu\text{m} \pm 12.3$ (57.5-80).

Proglótides grávidas de primeiro estágio

Altura da proglótide $311.2\mu\text{m} \pm 73.6$ (225-375); largura $781.25\mu\text{m} \pm 194$ (550-1025).

Proglótides grávidas de segundo estágio

Altura da proglótide $325\mu\text{m} \pm 64.5$ (250-400); largura $1000\mu\text{m} \pm 176.7$ (875-1250); número de cápsulas ovíferas $47.5\mu\text{m} \pm 5$ (45-55); altura da cápsula $60\mu\text{m} \pm 8$ (50-70); largura da cápsula $51.25\mu\text{m} \pm 118$ (35-60).

Proglótides grávidas de terceiro estágio

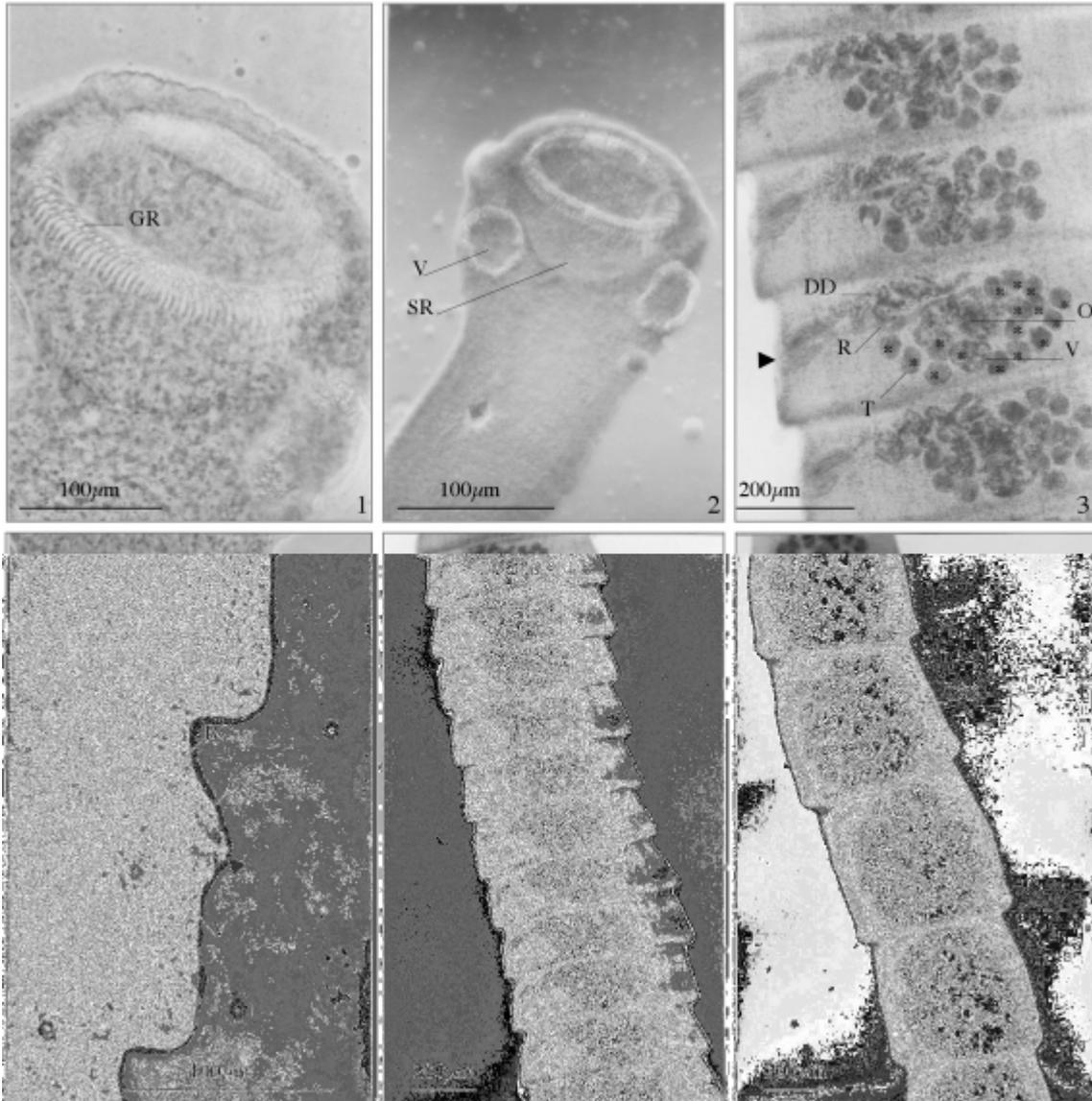
Altura da proglótide $700\mu\text{m} \pm 325.9$ (500-1250); largura $1030\mu\text{m} \pm 376$ (700-1675); número de cápsulas $46\mu\text{m} \pm 7$ (37-55); altura das cápsulas $107\mu\text{m} \pm 20.4$ (80-130); largura das cápsulas $94\mu\text{m} \pm 25.3$ (55-125); diâmetro do ovo $37.5\mu\text{m} \pm 12.5$; 5 a 6 ovos por cápsula.

Proglótides grávidas de quarto estágio

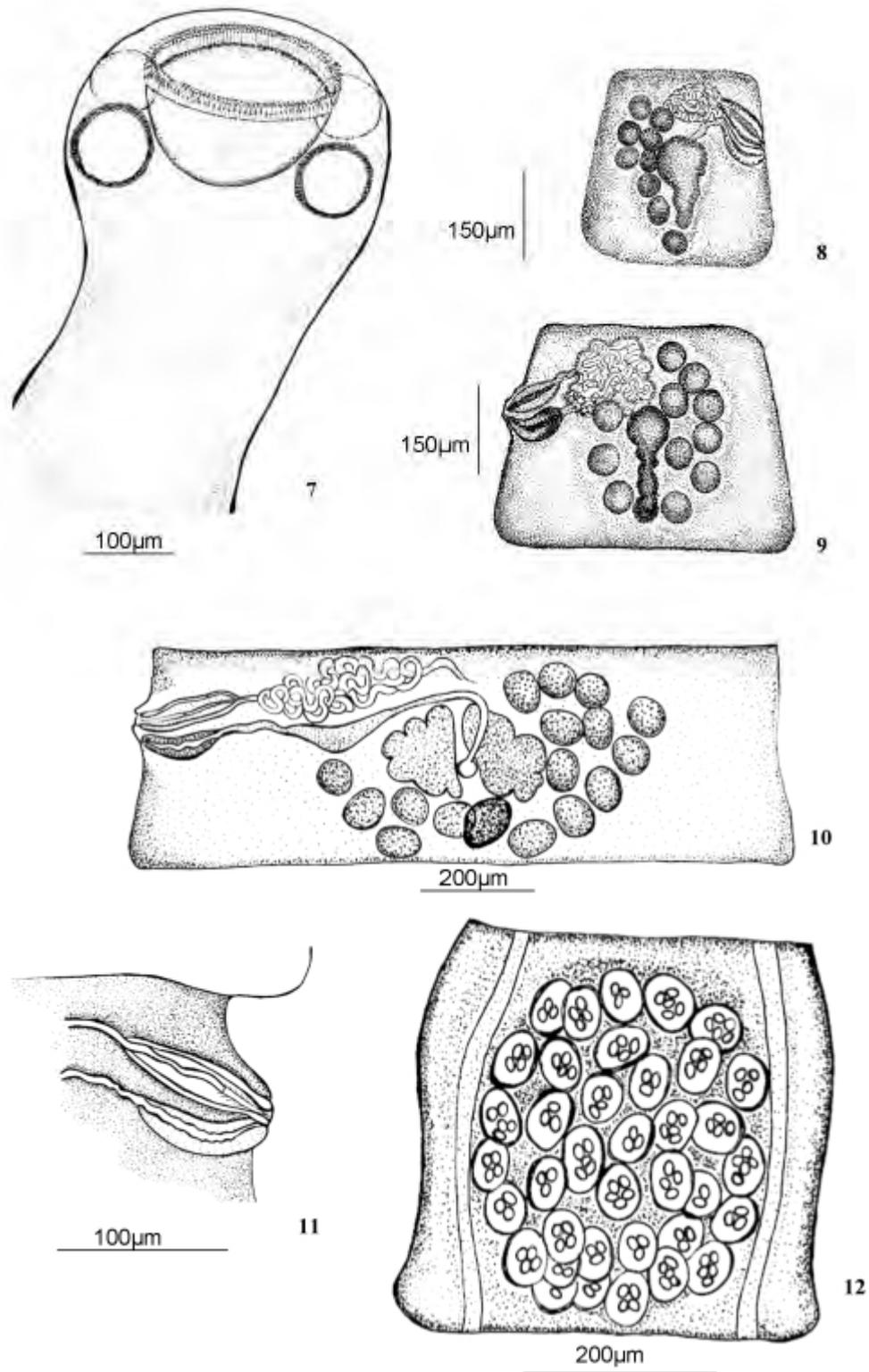
Altura da proglótide $943.75\mu\text{m} \pm 143.4$ (775-1075); largura $725\mu\text{m} \pm 106$ (650-875); número de cápsulas 44 ± 8 (32-49); altura da cápsula $126.6\mu\text{m} \pm 90.3$ (62.5-230); largura da cápsula $107.5\mu\text{m} \pm 81.2$ (47.5-200); diâmetro do ovo $21.6\mu\text{m} \pm 3.8$ (17.5-25); 5-8 ovos por cápsula.

Dados moleculares

O fragmento seqüenciado possui 956 pb que corresponde a seqüência completa da região ITS2 e parcial das subunidades 5.8S e 28S do rDNA, cuja composição é A=392 (30,5%), T=166 (17,3%), C=304 (31,7%) e G=194 (20,2%).



Figuras 1-6. Morfologia de *Raillietina limae* nov. sp. 1. Rostelo. 2. Escólice. 3. Proglótides maduras. GR: ganchos do rostelo. V: ventosa; SR: saco rostelar. DD: ducto deferente; R: receptáculo seminal; T: testículos; V: glândula vitelínica; O: ovário. A seta indica a abertura genital comum ao trato masculino e feminino.



Figuras 7-12. Morfologia de *Raillietina limae* sp. nov. 7. Rostelo. 8. proglótide madura de primeiro estágio. 9. início da organização dos testículos ao redor do ovário. 10. proglótide madura de segundo estágio. 11. abertura genital. 12. proglótide grávida.

***Skrjabinia brasiliensis* sp. nov.**

Hospedeiro definitivo: *Columba livia*. Localidade: Juiz de Fora, Minas Gerais, Brasil.

Hospedeiro intermediário: desconhecido. (Figuras 13-28). Etimologia: O nome da espécie foi dado em homenagem ao Brasil.

Morfologia.

Escólice globular, distinto do colo; rostelo armado com 160 ganchos; o saco rostelar não atinge o nível das ventosas; o diâmetro do rostelo é quase igual ao diâmetro das ventosas; ventosas armadas com três fileiras de ganchos; poros genitais irregularmente alternados; proglótides mais largas que altas, com exceção das proglótides grávidas posteriores que são mais altas que largas; sistema reprodutor potândrico; bolsa do cirro piriforme, não alcança o vaso excretor longitudinal. O cirro pode ser observado, por vezes, inserido na vagina da mesma proglótide madura, caracterizando a auto inseminação (Figuras 19 e 20). A vagina, de paredes tênues, apresenta maior calibre na região anterior, próxima ao átrio genital; não apresenta papila genital; ovário bilobado, o lobo aporal é maior e apresenta aproximadamente 15 lóbulos; o lobo poral é menor e apresenta aproximadamente 7 lóbulos; oótipo localizado entre os dois lobos; glândula vitelínica aproximadamente esférica, posterior ao ovário e situada no campo entre os dois lobos; os testículos se localizam lateral e posteriormente ao ovário; o ducto deferente forma muitas circunvoluções.

As proglótides maduras e grávidas podem ser classificadas em diferentes tipos morfológicos de acordo com o estágio de desenvolvimento. As proglótides maduras podem ser classificadas em quatro diferentes estágios e as proglótides grávidas podem ser classificadas em seis diferentes estágios, aumentando progressivamente em altura, até se tornarem mais altas que largas (sexto estágio).

Morfometria

Foram medidos 11 espécimes.

Escólice

Largura do escólice 200 μm ; diâmetro do rostelo 72.5 ± 10.6 (65-80); comprimento dos ganchos $14 \mu\text{m} \pm 1.4$ (13-15); diâmetro das ventosas 70 ± 7 (65-75); altura do saco rostelar 38 μm .

Proglótides maduras de primeiro estágio

Nas proglótides maduras de primeiro estágio apenas o ducto deferente e o primórdio do ovário são evidentes. Altura da proglótide $205 \mu\text{m} \pm 91.9$ (140-270); largura $675 \mu\text{m} \pm 49.4$ (710-640).

Proglótides maduras de segundo estágio

Altura da proglótide $265 \mu\text{m} \pm 120$ (180-350); largura $1075 \mu\text{m} \pm 134.5$ (980-1170); 53-54 testículos; diâmetro do testículo $27.5 \mu\text{m} \pm 3.5$ (25-30); largura do ovário $160 \mu\text{m}$; largura da glândula vitelínica $37.5 \mu\text{m}$.

Proglótides maduras de terceiro estágio

Altura da proglótide $268 \mu\text{m}$; largura $300 \mu\text{m}$; diâmetro do testículo $62,5 \mu\text{m}$; largura do ovário $250 \mu\text{m}$; diâmetro da glândula vitelínica $90 \mu\text{m}$; comprimento da bolsa do cirro $125 \mu\text{m}$; diâmetro do oótipo $25 \mu\text{m}$.

Proglótides maduras de quarto estágio

Altura da proglótide $310 \mu\text{m}$; largura $225 \mu\text{m}$; diâmetro do testículos $60 \mu\text{m}$; largura do ovário $395 \mu\text{m}$; diâmetro da glândula vitelínica $100 \mu\text{m}$; comprimento da bolsa do cirro $130 \mu\text{m}$; diâmetro do oótipo $25 \mu\text{m}$.

Proglótides grávidas de primeiro estágio

Neste estágio, o ovário e a glândula vitelínica ainda não se degeneraram e apresentam $255 \mu\text{m}$ e $130 \mu\text{m}$ de largura, respectivamente. Altura da proglótide $485 \mu\text{m} \pm 67.5$ (375-875); largura $2095 \mu\text{m} \pm 968.6$ (700-3250).

Proglótides grávidas de segundo estágio

Altura da proglótide $800 \mu\text{m} \pm 66.1$ (750-875); largura $2633 \mu\text{m} \pm 536$ (2275-3250); diâmetro do ovo $66.6 \mu\text{m} \pm 10$ (55-75); 202 ovos por proglótide.

Proglótides grávidas de terceiro estágio

Altura da proglótide $1150 \mu\text{m} \pm 360$ (750-1450); largura $2650 \mu\text{m} \pm 66.1$ (2600-2725); diâmetro do ovo $71.6 \mu\text{m} \pm 10.4$ (60-80); 241 ovos por proglótide.

Proglótides grávidas de quarto estágio

Altura da proglótide $1987.5 \mu\text{m} \pm 317.2$ (1625-2375); largura $1887.5 \mu\text{m} \pm 378.8$ (1325-2125); diâmetro do ovo $95 \mu\text{m} \pm 25.2$ (65-122.5).

Proglótides grávidas de quinto estágio

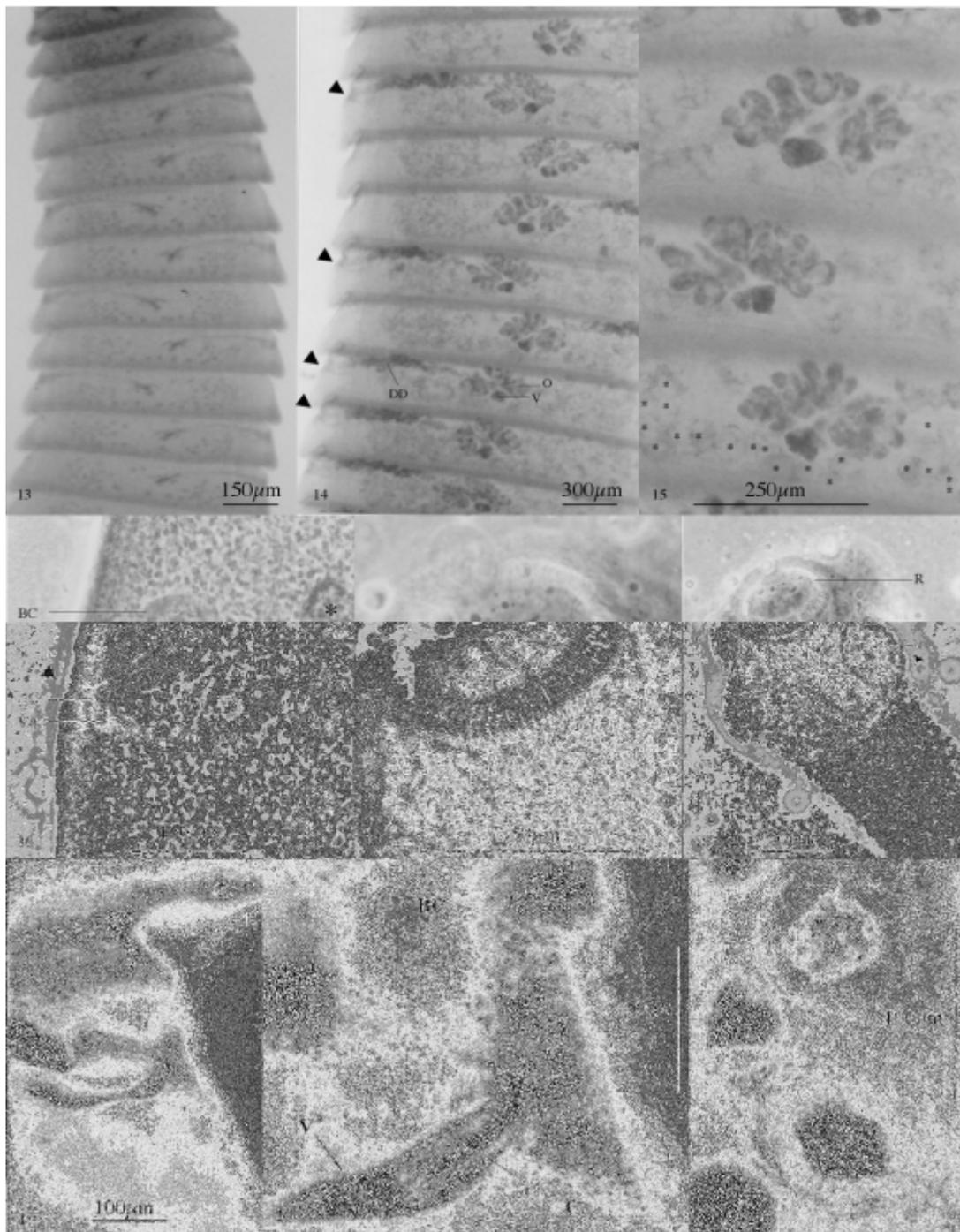
Altura da proglótide $1950 \mu\text{m} \pm 253.7$ (1675-2175); largura $2316 \mu\text{m} \pm 166.4$ (2175-2500); diâmetro do ovo $266 \mu\text{m}$; 266 ovos por proglótide.

Proglótides grávidas de sexto estágio

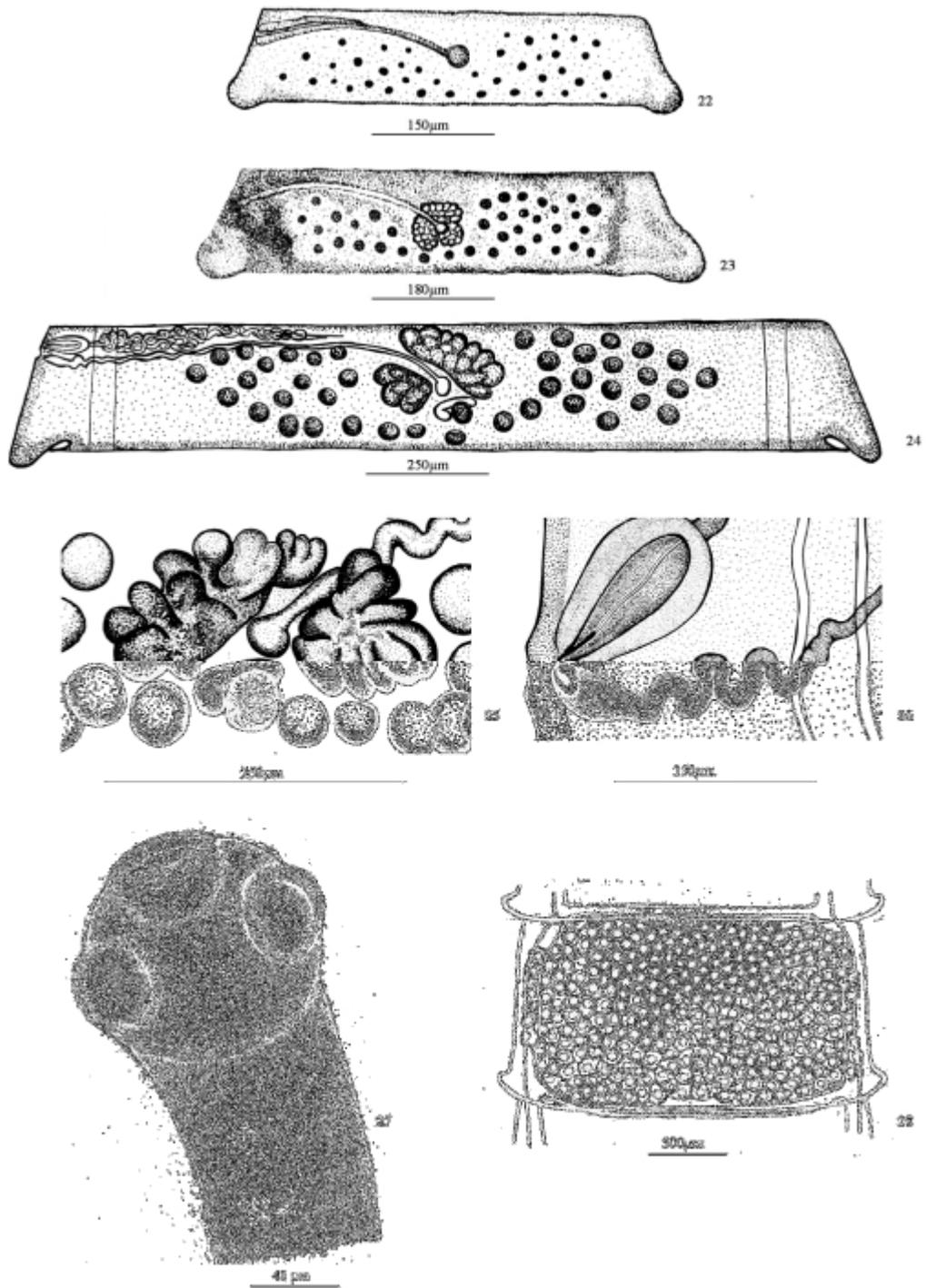
Altura da proglótide $2075 \mu\text{m}$; largura $1250 \mu\text{m}$; diâmetro do ovo $87.5 \mu\text{m}$.

Dados moleculares

O fragmento seqüenciado possui 842 pb, que corresponde a seqüência completa da região ITS2 e parcial das subunidades 5.8S e 28S do rDNA, cuja composição é A=163 (19,3%), T=230 (27,3%), C=191 (22,6%) e G=258 (30,6%).



Figuras 13-21. Morfologia de *Skrjabinia braziliensis* sp. nov. 13. Proglótides maduras de primeiro estágio, com ovário pouco desenvolvido. 14. proglótides maduras plenamente desenvolvidas. 15. Proglótide madura. 16. Abertura genital. 17. Rostelo. 18. Escólice. 19 e 20. Auto-inseminação. 21. Ovo em estágio de pré-oncosfera. DD: ducto deferente. O: ovário; V: glândula vitelínica. BC: Bolsa do cirro; C: cirro; VA: vagina. GR: ganchos do rostellum. R: rostellum. As setas indicam as aberturas genitais. Os asteriscos indicam os testículos.



Figuras 22-28. Morfologia de *Skrjabinia braziliensis* sp. nov. 22. proglótide madura de primeiro estágio. 23. Proglótide madura de segundo estágio. 24. proglótide madura de terceiro estágio. 25. Ovário, glândula vitelínica e oótipo. 26. Abertura genital. 27. Escólice. 28. Proglótide grávida de quarto estágio.

3.2 Análise filogenética

Após o alinhamento, as seqüências apresentaram tamanho de 1.187 pares de bases, dentre os quais 634 foram parcimônia-informativos, 156 constantes e 397 variáveis. A análise de máxima parcimônia (MP) originou apenas uma árvore mais parcimoniosa. As topologias das árvores MP e NJ coincidiram e, em virtude disso, será mostrada a árvore NJ (Figura 29). Nessas árvores houve a formação de dois cladogramas principais: o primeiro agrupou *R. limae*; *R. dromaius*; *R. chiltoni* e *R. australis*, suportado por um valor de bootstrap de 100% e o segundo agrupou *S. braziliensis* e *S. cesticilus*, com valores de bootstrap de 70% e 71%, para as árvores MP e NJ, respectivamente. Na árvore ML (dados não mostrados) houve a formação de um clado composto por *R. suelii*, *R. dromaius*, *R. chiltoni* e *R. australis*, com valor de bootstrap de 100% e de um clado formado por *S. braziliensis*, com valor de bootstrap de 100%. Diferentemente das árvores MP e NJ, na árvore ML, o clado que agrupou as espécies de *Raillietina* foi dividido em dois subclados, o primeiro agrupou os espécimes de *R. limae*, com valor de bootstrap de 100% e o segundo agrupou *R. dromaius*, *R. chiltoni* e *R. australis*, com valor de bootstrap de 97%. *Skrjabinia cesticilus* não foi incluída no clado formado por *S. braziliensis*.

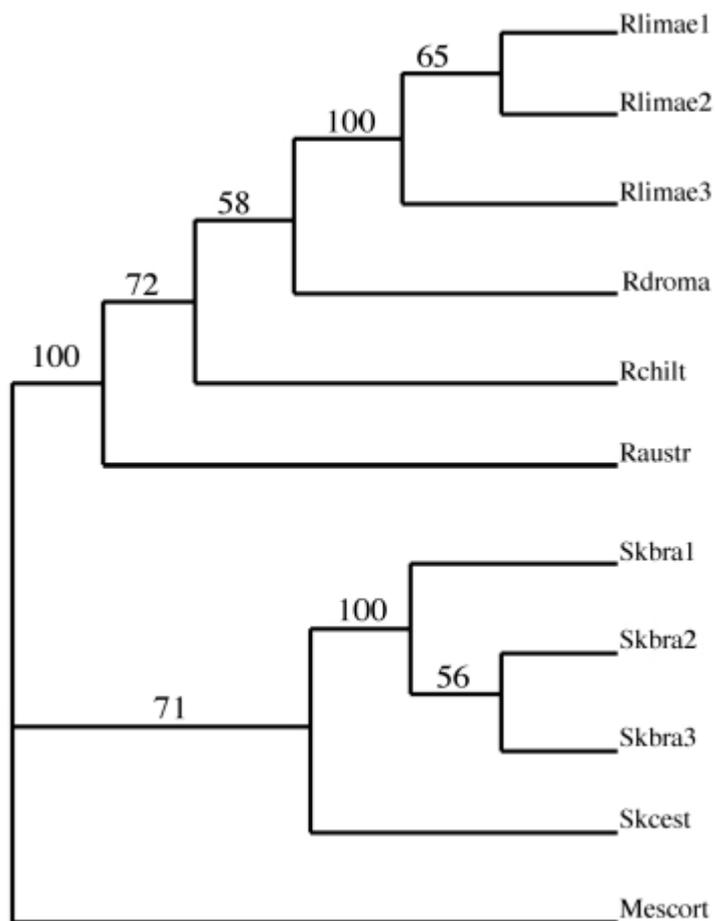


Figura 29. Cladograma de *Raillietina limae* sp.nov. (Rlimae); *R. dromaius* (Rdroma); *R. chiltoni* (Rchilt); *R. australis* (Raustr); *Skrjabinia braziliensis* sp.nov. (Skbra) e *S. cesticus* (Skecest) e *Mesocostoides corti* (Mescort) obtida após análise das seqüências da região espaçadora transcrita interna dois (ITS2) do rDNA, com os dados de distância inferidos pelo método Kimura-2, usando agrupamento de vizinhos (Neighbor-joining distance-NJ).

4 DISCUSSÃO

O exame da morfologia e as análises moleculares realizadas com os exemplares encontrados co-habitando o intestino de *C. livia* mostraram que os dois morfos observados tratam-se de duas espécies distintas. De fato, ainda nos procedimentos iniciais do estudo molecular, durante a visualização dos produtos da PCR, por meio de eletroforese em gel de poliacrilamida, já foi perceptível uma diferença no tamanho do fragmento amplificado, correspondente à região ITS2 do rDNA das duas espécies. Após o sequenciamento ficou claro que os fragmentos correspondentes às duas espécies apresentavam número de pares de bases distintos, assim como composição dos nucleotídeos distinta. Além disso, o estudo da morfologia revelou que se tratavam de espécies novas.

Fuhrmann (1908, 1909) descreveu as únicas espécies brasileiras de *Raillietina* conhecidas até o presente, a saber: *R. campanulata* (Fuhrmann, 1909) e *R. capillaris* (Fuhrmann, 1909) parasito de *Crypturus* sp.; *R. crypturi* (Fuhrmann, 1908) de *Crypturus noctivagus*; *R. leptacantha* (Fuhrmann, 1908) de *Crax alector*, *C. fasciolata* e *Crax* sp.; *R. macroescolecina* (Fuhrmann, 1908) de *Butorides virescens*, *Lorius garrullus*, *Pnopsittacus pileatus*; *R. penelopina* (Fuhrmann, 1909) de *Penelope* sp.; *R. uniuterina* (Fuhrmann, 1909) de *Rupicola rupicola*. O presente trabalho constitui a primeira descrição de uma espécie brasileira do gênero *Raillietina* parasita de *C. livia*.

A espécie *R. allomyodes*, originalmente descrita por Kótlán (1921), parasitando *Psittaculirostris salvadorii*, na Nova Guiné, foi registrada em *C. livia*, para o Brasil por Rolas (1976), que também realizou a redescricao dessa espécie. *Raillietina allomyodes* difere de *R. limae* pela menor largura das proglótides maduras (379-690 μm), maior número de ganchos do rostelo (200-220), menor tamanho da vagina (28-38 μm), menor número de testículos (10-14), menor diâmetro dos testículos (24-57 μm), menor tamanho da bolsa do cirro (76-100 μm); maior tamanho do ovário (76-201 μm) e menor número de cápsulas ovíferas por proglótide (16) (KÓTLÁN, 1921; SOUTHWHEEL, 1922; ROLAS, 1976). As espécies de *Raillietina* parasitas de *C. livia* descritas para outras localidades e as diferenças entre *Raillietina limae* sp. nov. e as demais espécies do gênero estão descritas na Tabela I.

Tabela 1. Ocorrência, hospedeiros definitivos, e morfologia de *Raillietina* spp. parasitos de *Columba* spp.

	Ocorrência	Hospedeiro	Número de ganchosrostelares	Número de testículos	Número de cápsulas ovíferas	Número de oospor cápsula	Número de fileiras de ganchosdaventosa
<i>Raillietina allomyodes</i>	Oural	<i>Columba livia</i>					
<i>R. clerci</i>		<i>C. livia</i>	400	24-28	-	5-8	5-6
<i>R. columbiella</i>	Onderstepoort	<i>C. livia</i>	200	11-13	50-80	4-8	10
<i>R. cryptacantha</i>	Egito	<i>Columba</i> sp.	170	8-12	100	6-8	6-8
<i>R. echinobothrida</i>	Cosmopolita	<i>C. palumbus</i>	239	20-32	50-100	6-12	8-10
<i>R. flaminata</i>	Burma	<i>C. punicea</i>	-	5-8	16	2-6	-
<i>R. fragilis</i>	Burma	<i>C. punicea</i>	-	6-9	75	4-6	-
<i>R. johri</i>	India	<i>C. livia</i>	284-324	6-9	18-42	15-20	-
<i>R. kantipura</i>	Nepal	<i>C. livia</i>	180-200	16-26	35-45	3-6	3
<i>R. korkei</i>	India	<i>C. livia</i>	150-160	24	50-66	6-9	-
<i>R. michaelsoni</i>	India	<i>C. livia</i>	200-240	14-17	-	4-6	6-8
<i>R. mehrai</i>	Bareilly	<i>C. intermedia</i>	236-254	23-27	80-108	5-13	5-6
<i>R. micracantha</i>	Europa, África, Rússia, Turquistão	<i>C. livia</i>	200	12-16	-	3-7	-
<i>R. nagpurensis</i>	Nepal, India, Austrália	<i>C. livia</i> e <i>C. intermedia</i>	220	19-22	50-75	5-6	1
<i>R. nripendra</i>	Nepal	<i>C. livia</i>	150-180	18-24	25-36	4-9	1-3
<i>R. perplexa</i>	India	<i>C. intermedia</i>	296	26-28	-	7-8	5-7
<i>R. quadritesticulata</i>	Burma	<i>C. palumbus</i>	180	4	40-50	6-8	5
<i>R. singhi</i>	Bareilly	<i>C. livia</i>	280-320	22-28	120-148	4-7	7
<i>R. spiralis</i>	Nova Guiné	<i>C. livia</i>	300	-	-	4-6	7
<i>R. tetragona</i>	Cosmopolita	<i>C. palumbus</i>	100	20-30	50-100	6-12	8-10
<i>R. torquata</i>	Burma	<i>C. livia</i>	150	8-10	30-40	3-5	5
<i>R. torquata</i> var. nov.	Manila	<i>C. livia</i>	150	7-10	50-60	2-6	5
<i>R. tunetensis</i>	Tunisia, India	<i>C. livia</i>	180	24-28	-	2-6	-
<i>R. volzi</i>	Sumatra, India	<i>C. livia</i>	182	30-32	70-87	6-7	5-7

Morfológicamente *R. limae* difere de *R. clerci* (Fuhrmann, 1920) pelo número de ganchos do rostelo, número de testículos, número de ovos por cápsula ovígera e número de fileiras de ganchos das ventosas (JOYEUX, 1923; MOGHE, 1925; JOYEUX; HOUEMER, 1927); de *R. collumbiella* Ortlepp, 1938, *R. echinobothrida* (Megnin, 1880) Blanchard, 1891, *R. mehai* Malviya & Dutt, 1971, *R. quadritesticulata* Moghe, 1925 e *R. singhi* Malviya & Dutt, 1971 pelo número de ganchos do rostelo, número de fileiras de ganchos das ventosas, número de testículos, número de cápsulas ovígeras e número de ovos por cápsula ovígera (MEGGITT, 1921; SOUTHWELL, 1921; JOYEUX, 1923; MOGHE, 1925; MEGGITT, 1931; JOHRI, 1934; TUBANGUI; MASILUÑGAN, 1937; HOSFALL, 1938; ORTLEPP, 1938; SOUTHWELL; LAKE, 1939; MALVIYA; DUTT, 1971; HANZELOVÁ et al., 1995; O'CALLAGHAN et al., 2003); de *R. cryptacantha* (Fuhrmann, 1909) pelo número de ganchos do rostelo e número de testículos (FUHRMANN, 1909; SOUTHWELL, 1922; JOYEUX, 1923; MEGGITT, 1924; 1927; MOGHE, 1925); de *R. flaminata* Meggitt, 1931 e *R. fragilis* Meggitt, 1931 pelo número de testículos, número de cápsulas e número de ovos por cápsula (MEGGITT, 1931; TUBANGUI; MASILUÑGAN, 1937); de *R. johri* Ortlepp, 1938, pelo número de ganchos do rostelo, número de testículos e número de ovos por cápsula (ORTLEPP, 1938; DEARDOFF et al., 1976); de *R. kantipura* Sharma, 1943, pelo número de testículos (SHARMA, 1943); de *R. korkei* Joyeux & Houdemer, 1927, pelo número de ganchos do rostelo, número de testículos, número de ovos e presença de espinhos no cirro (JOYEUX; HOUEMER, 1927); de *R. michaelseni* Baer, 1925, pelo número de fileiras de ganchos das ventosas, número de ganchos do rostelo e presença de espinhos no cirro (BAER, 1925; JOHRI, 1934); de *R. micracantha* (Fuhrmann, 1909) pelo número de ganchos do rostelo e pelo número de ovos por cápsula (FUHRMANN, 1909; SOUTHWELL, 1922; MOGHE, 1925; GIGON-BOTELLA et al., 1989); de *R. nagpurensis* Moghe, 1925, pelo número de ganchos do rostelo, número de fileiras de ganchos das ventosas, número de testículos, presença de colo e número de cápsulas ovígeras (MOGHE, 1925; JOHRI, 1933; SHARMA, 1943); de *R. nripendra* Sharma, 1943 e *R. tunetensis* Joyeux & Houdemer, 1927, pelo número de testículos e número de ovos por cápsula (SHARMA, 1943; JOYEUX; HOUEMER, 1927); de *R. perplexa* Johri, 1933, pelo número de ganchos do rostelo; número de fileiras de ganchos das ventosas, número de testículos e número de ovos por cápsula (JOHRI, 1933; ORTLEPP, 1938); de *R. polychalix* (Kótlan, 1920), *R. spiralis* (Baczynska, 1914), *R. torquata* (Meggitt, 1924) e *R. torquata* var. nov. (Meggitt, 1924), pelo número de ganchos do rostelo, número de fileiras de ganchos das ventosas e número de testículos (BACZYNSKA, 1914; KÓTLAN, 1920; JOHRI, 1934; TUBANGUI;

MASILUÑGAN, 1937); de *R. tetragona* (Molin, 1858) Blanchard, 1891, pelo número de ganchos do rostelo, número de fileiras de ganchos das ventosas, número de testículos, presença de espinhos no cirro, número de cápsulas ovíferas e número de ovos por cápsula; e de *R. volzi* (Fuhrmann, 1905) pelo número de fileiras de ganchos das ventosas, número de testículos e número de ovos por cápsula (MEGGITT, 1921; JOHRI, 1934).

A primeira espécie do gênero *Skrjabinia* com ocorrência descrita para o Brasil foi *S. bonini* (Méglin, 1889), parasita de *C. livia* e *Palombus torquatus* e com ocorrência descrita também para a Europa. *Skrjabinia bonini* difere de *S. braziliensis* pelo menor comprimento do estróbilo (6 cm); menor número de ganchos do rostelo (115); menor número de testículos (30) e maior tamanho da bolsa do cirro (220 μ m) (FREITAS, 1946; GIOVANONNI, 1946). Posteriormente, Fuhrmann (1908) descreveu *S. magnicoronata* parasita de *Podager nacunda* e *S. oligacantha*, de *Rhynchotus rufescens* e *Tinamus* sp., no Sul do Brasil, Paraguai, Argentina e Uruguai (FUHRMANN, 1909; MEGGITT, 1921). *Skrjabinia magnicoronata* difere de *S. braziliensis* pelo menor comprimento do estróbilo (1,5-2cm); pelo maior número de ganchos do rostelo (200) e pelo menor número de testículos (20). *Skrjabinia oligacantha* difere de *S. braziliensis* pelo menor comprimento do estróbilo (5-8 cm); menor número de ganchos do rostelo (34) e por apresentar ventosas desarmadas.

Os gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia* se distinguem morfológicamente por apenas dois caracteres: a posição dos poros genitais, que no primeiro são unilaterais e no segundo irregularmente alternados e pela disposição dos ovos nas proglótides grávidas, sendo que em *Raillietina* as cápsulas ovíferas agrupam vários ovos e *Skrjabinia* apresenta apenas um ovo por cápsula ovífera. Os dois gêneros não se distinguem pelos caracteres tradicionalmente relevantes para a distinção das espécies, tais como o número de ganchos rostelares, o número de testículos, o número de fileiras de ganchos das ventosas, que são variáveis dentro de ambos os gêneros. As descrições da morfologia das espécies desses gêneros são baseadas quase exclusivamente nas informações que podem ser obtidas pela microscopia de luz. Essa escassez de informações oriundas de outras metodologias de análise torna o conhecimento atual da morfo-anatomia dos dois gêneros insuficiente, o que dificulta a compreensão das suas relações. Neste sentido, novas contribuições sobre características moleculares, ultra-estruturais dentre outras, das espécies de Raillietiníneos seriam muito úteis para o esclarecimento de diversas questões a cerca da sistemática deste grupo.

No presente estudo, os espécimes dos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia* foram agrupados em dois clados monofiléticos distintos, suportados por altos valores de bootstrap, demonstrando que as afinidades morfológicas das espécies agrupadas nos dois gêneros

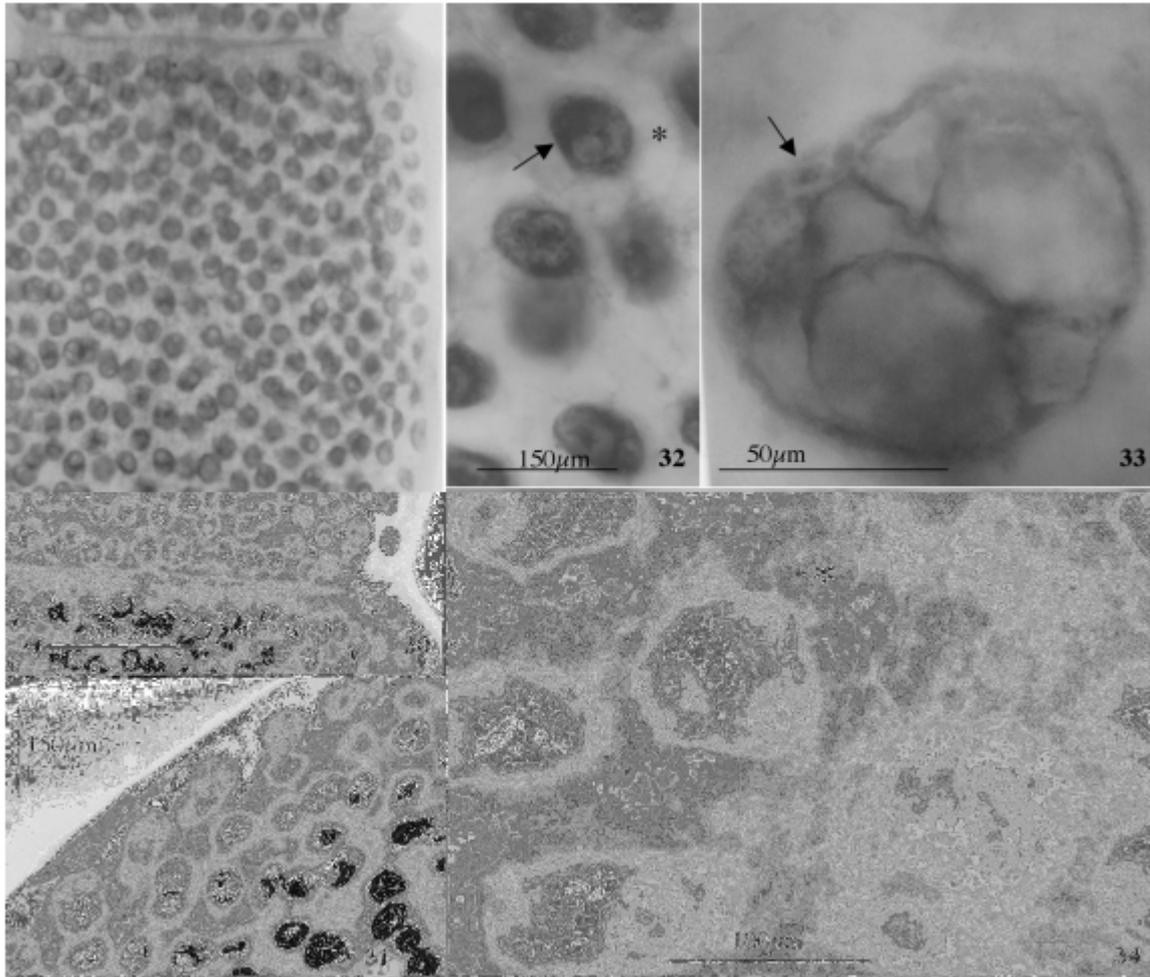
refletem uma realidade evolutiva. Esse resultado confirma o status de unidade taxonômica de cada um desses gêneros.

O fato de a espécie brasileira *R. limae* apresentar maior afinidade com espécies de *Raillietina* exclusivas da Austrália (O'CALLAGHAN et al., 2000; 2003), parasitas de *Dromaius novaehollandiae* (Dromaiidae) do que com a espécie brasileira de *Skrjabinia*, parasita de hospedeiro comum, reforça a divergência entre os dois gêneros.

Os estudos sobre sistemática molecular de Cyclophyllidea, incluem *Raillietina* como representante de Raillietininae ou de Davaineidae (Foronda et al., 2004). Não existem estudos incluindo *Skrjabinia* nas análises e portanto, a relação entre os dois gêneros nunca havia sido abordada até o presente.

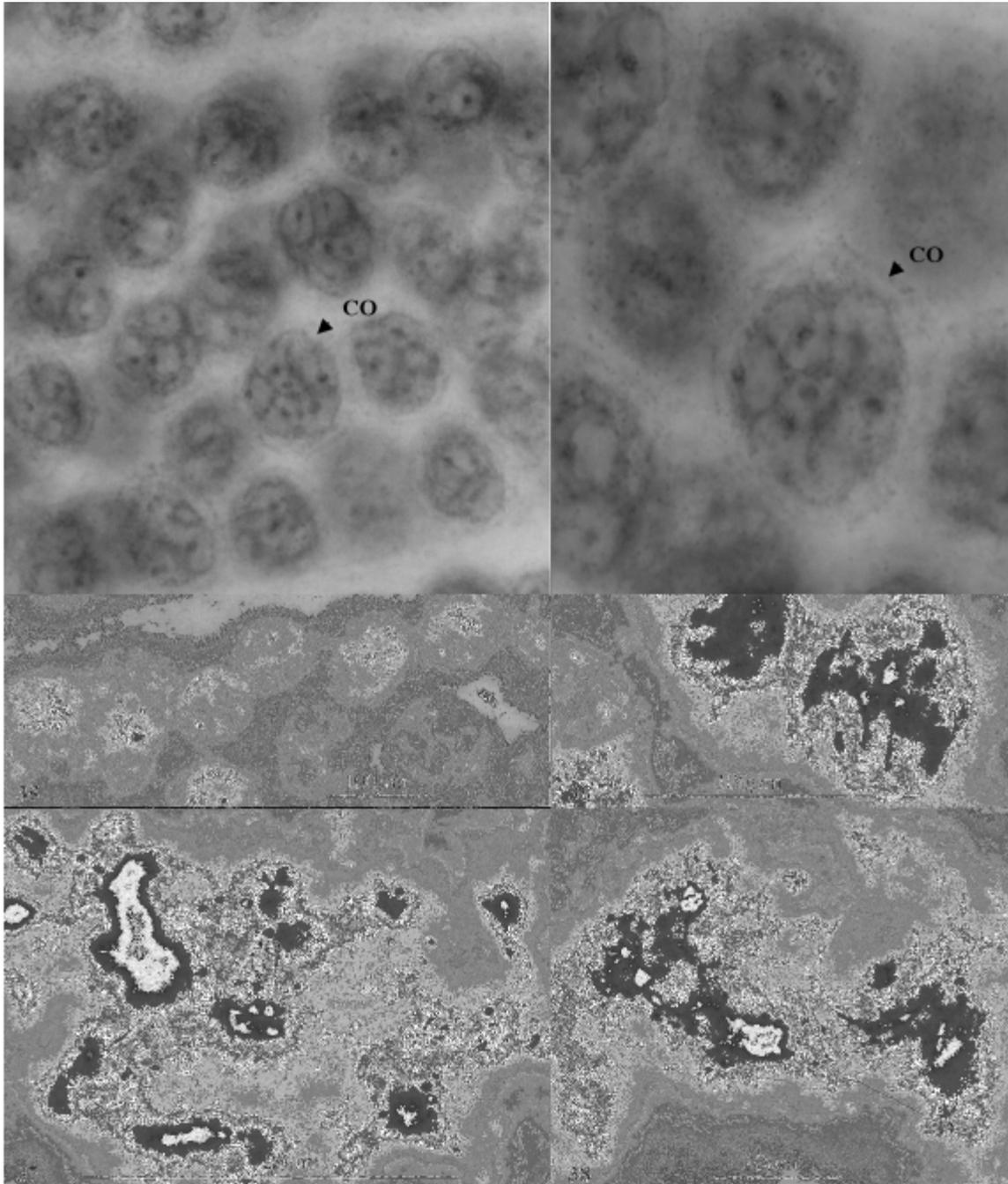
Um dos aspectos mais abordados sobre a evolução dos cestóides é a modificação da estrutura do útero e as variações encontradas nas estruturas protetoras dos ovos, que acompanharam a transição de um tipo de desenvolvimento embrionário extra-uterino para um tipo intra-uterino (SWIDERSKI; XYLANDER, 2000; KORNEVA, 2005). Acredita-se que essa transição tenha levado, em um primeiro momento, a uma interação do tipo placentária entre os embriões e o epitélio uterino e, posteriormente, ao surgimento de novas variantes morfofuncionais do útero, como a formação de projeções que separam o espaço uterino em unidades e a desintegração do útero para a formação de cápsulas uterinas (CONN; ETGES, 1984; CONN, 1987, 1993; TKACH; SWIDERSKI, 1997).

Por definição, as espécies de Raillietiníneos apresentam, nas proglótides grávidas, cápsulas ovíferas como estruturas de proteção dos ovos. Cestóides do gênero *Raillietina* apresentam cápsulas ovíferas, com paredes bem definidas, contendo vários ovos. Diferentemente, em *Skrjabinia*, cápsulas ovíferas não são evidentes nas preparações observadas por meio da microscopia de luz e não existem estudos histológicos ou ultra-estruturais que demonstrem a presença e a estrutura dessas cápsulas. A diagnose do antigo subgênero *Skrjabinia* indica a presença de cápsulas ovíferas contendo apenas um ovo (YAMAGUTI, 1959; SMITH, 1986). Entretanto, em algumas descrições de espécies, os autores relatam a presença de ovos “dispersos pelo parênquima” (CLERC, 1903; FUHRMANN, 1909; MEGGITT, 1921; WILLIAMS, 1931). De fato, as proglótides grávidas de *S. brasiliensis* n. sp., preparadas por técnicas helmintológicas convencionais e observadas por meio da microscopia de luz, parecem não conter cápsulas ovíferas, mas sim uma estrutura única, que ocupa toda a proglótide e onde os ovos estão ancorados por meio de filamentos tênues (Figuras 30-34).



Figuras 30-34. Proglótide grávida e ovos de *Skrjabinia braziliensis* n. sp. 30 e 31, Aspecto geral da proglótide grávida. 32-34. Ovo, com embrião em estágio de clivagem. A seta indica o embrióforo granular e o asterisco indica o envelope externo

Esses filamentos também são observados ligando os ovos entre si. Os esquemas de proglótides grávidas de espécies de *Skryabinia* fornecidos por outros autores também não evidenciam as cápsulas ovíferas (LEIGH, 1941; PFEIFFER, 1958; MALHOTRA, 1984). Em contraste, as proglótides grávidas de *R. limae* n. sp. apresentaram cápsulas ovíferas bem distintas, com paredes espessas e contendo vários ovos (Figuras 35-38).



Figuras 35-38. Cápsulas ovíferas e ovos de *Raillietina limae* n. sp. 35. aspecto geral da proglótide grávida. 36. Cápsula ovígera em detalhe. 37. Ovo com embrião em estágio de pré-oncosfera. 38. Ovos dentro da cápsula ovígera. CO: cápsula ovígera. PO: pré-oncosfera. O: ovo.

Maior atenção deverá ser dada para o esclarecimento desta questão em estudos futuros, com o auxílio de metodologias que permitam elucidar a estrutura do útero em *Skrjabinia*.

Na árvore gerada pelas análises filogenéticas deste estudo, o clado composto pelas duas espécies de *Skrjabinia* mostrou-se mais basal que o clado formado pelas espécies de *Raillietina*, sugerindo uma menor derivação em relação à condição ancestral. Assumindo-se a condição menos derivada de *Skrjabinia*, indicada pela sua posição na árvore, pode-se especular que a estrutura apresentada pelas proglótides grávidas das espécies desse gênero seria uma condição mais próxima às interações placentárias observadas entre grupos mais basais de cestóides, com o útero persistente, e menos derivada em relação à presença de cápsulas ovíferas bem definidas e separadas umas das outras, com paredes espessas e contendo vários ovos, como observado nas espécies de *Raillietina*.

Este é o primeiro estudo realizado com o intuito de compreender as relações filogenéticas entre gêneros de Raillietinae. Novos estudos deverão incluir um número maior de espécies de *Raillietina* e *Skrjabinia*, além de espécies dos gêneros *Paroniella* e *Fuhrmanneta*.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório – coleta e processamento de parasitos do pescado**. Imprensa Universitária Universidade Federal do Rio de Janeiro, Seropédica, 1991. 81 p.

BÂ, C. T.; BÂ, A.; MARCHAND, B. Ultrastructure of the spermatozoon of *Paroniella reynoldsae* (Cyclophyllidea, Davaineidae) an intestinal parasite of *Corvus albus* (Aves, Corvidae). **Acta Parasitologica**, v. 50, n. 3, p. 208-214, 2005.

BÂ, C. T.; BÂ, A.; MARCHAND, B. Ultrastructure of the spermatozoon of *Raillietina (Raillietina) baeri* (Cyclophyllidea, Davaineidae) an intestinal parasite of the multimammate rat, *Mastomys huberti* (Rodentia, Muridae). **Parasitology Research**, v. 97, n. 1, p. 173-178, 2005.

BACZYNSKA, H. Etudes anatomiques et histologiques sur quelque nouvelles espèces de cestodes d'oiseaux. **Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles**, v. 9, n. 2, 187-239, 1914.

BAER, J-G. Cestodes nouveaux du Sud-Ouest de l'Afrique. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 31, v. 6, p. 529-548, 1925.

BAER, J-G. A propos d'une nouvelle classification des cestodes du genre *Davainea* R. Bl. s. 1. **Bulletin de la Société Zoologic de France**, v. 60, n.1, p. 44-57, 1931.

CLERC, W. Contribution à l'étude de la faune helminthologique de l'Oural. **Revue Suisse de Zoologie**, v. 11, n. 2, p. 241-368, 1903.

CONN, D. B. Fine structure, development, and senescence of the uterine epithelium of *Mesocestoides lineatus* (Cestoda: Cyclophyllidea). **Transactions of American Microscopical Society**, v. 106, n. 1, p. 63-73, 1987.

CONN, D. B. Ultrastructure of the gravid uterus of *Hymenolepis diminuta* (Platyhelminthes: Cestoda). **Journal of Parasitology**, v. 79, p. 583-590, 1993.

CONN, D. B.; ETGES, F. J. Fine structure and histochemistry of the parenchyma and uterine egg capsules of *Oochoristica anolis* (Cestoda : Linstowiidae). **Zurnal Parasitenkund**, v. 70, n. 8, p. 769-779, 1984.

DEARDOFF, T. L. ; SCHIMIDT, G. D.; KUNTZ, R. E. Tapeworms from Philippine birds, with three new species of *Raillietina (Raillietina)*. **Journal of Helminthology**, v. 50, n. 2, p. 133-142, 1976.

FREITAS, M. G. Sobre um cestóide de pombo doméstico em Minas Gerais – Brasil. **Congresso Brasileiro de Veterinária**, v. 10, n. 3, p. 256-258, 1946.

- FORONDA, P. et al. Molecular systematics of several cyclophyllid families (Cestoda) based on the analysis of 18 S ribosomal DNA gene sequences. **Parasitology Research**, v. 93 n. 3, p. 279-282, 2004.
- FUHRMANN, O. Nouveaux tenias d'oiseaux. **Revue Suisse de Zoologie**, v.16, n. 1, p. 27-73, 1908.
- FUHRMANN, O. Neue Davaineiden. **Centralbl F Bakt Paras**, v. XLIX, n. 1, p. 94-124, 1909.
- FUHRMANN, O. Questions de nomenclature concernant le genre *Raillietina* Fuhrmann, 1920 (syn: Davainea Bl.) **Annales de Parasitologie**, v. 11, n. 4, p. 312-313, 1924
- GIJON-BOTELLA, H. et al.. Estudio al MEB de *Raillietina (Raillietina) micracantha* Fuhrmann, 1908 parasito de *Columba livia domestica* capturadas en las Islas Canarias. **Revista Ibérica de Parasitología**, v. 49, n. 1, p. 37-40, 1989.
- GIOVANNONI, M. Fauna parasitológica paranaense. III. *Raillietina (Skrjabinia) bonini* (Méglin, 1889) em pombos domésticos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 1, n. 1, p. 29-31, 1946.
- HORSFALL, M.W. Meal beetles as intermediate hosts of poultry tapeworms. **Poultry Science**, v. 17, n. 1, p. 8-11, 1938.
- HOBERG, E. P.; GARDNER, S. L.; CAMPBELL, R. A. Systematics of the Eucestoda: advances toward a new phylogenetic paradigm, and observation on the early diversification of tapeworms and vertebrates. **Systematic Parasitology**, v. 42,n. 1, p. 1-12, 1999.
- HYPSA, V.; SERIKOVÁ, A.; SCHOLZ, T. Phylogeny, evolution and host-parasite relationships of the order Proteocephalidea (Eucestoda) as revealed by combined analysis and secondary structure characters. **Parasitology**, v. 130, n. 4, p. 359-371, 2005.
- JONES, A.; BRAY, R.A. Family Davaineidae Braum, 1900. *In*: Khalil, L.F.; Jones, A.; Bray R.A. (Eds). **Keys to Cestodes parasites of vertebrates**. CABI, Oxon, p. 407-441, 1994.
- JOHRI, L. N. Report on a collection of cestodes from Lucknow (U.P., India). **Records of the Indian Museum**, v. 36, n. 2, p. 153-177, 1934.
- JOYEUX, C. Recherches sur la faune helminthologique africaine. **Archives de Institute Pasteur Tunis**, v. 12 , p. 119-167, 1923.
- JOYEUX, C. ; HOUEMER, E.. Recherches sur la faune helminthologique de l'Indochine (cestodes et trematodes). **Annales de Parasitologie Humaine et Comparé**, v. 5, p. 289-309, 1927.
- KOTLAN, A. Vogel-cestoden aus Neu-Guinea. I. Papagei-cestoden. **Annales Musei Nationalis Hungarici**, v. 18, n. 1, p. 1-27, 1921.

KORNEVA, Zh. V. Placental type interactions and evolutionary trends of development of uterus in cestodes. **Journal of Evolutionary Biochemistry and Physiology**, v. 41, n. 5, p. 552-560, 2005.

KRÁLOVÁ, I.; HANZELOVÁ, T.; SCHOLZ, T.; GERDEAUX, D.; SPAKULOVÁ, M. A comparison of the internal transcribed spacer of the ribosomal DNA for *Eubothrium crassum* and *Eubothrium salvelini* (Cestoda: Pseudophyllidea), parasites of salmonid fish. **International Journal for Parasitology**, v. 31, n. 1, p. 93-96, 2001.

LEIGH, W. H. Variation in a new species of cestode, *Raillietina (Skrjabinia) variabila*, from the prairie chicken in Illinois. **The Journal of Parasitology**, v. 27, n. 2, p. 97-106, 1941.

LOGAN, F. J. et al. The phylogeny of diphylobothriid tapeworms (Cestoda: Pseudophyllidea) based on ITS2 RNA sequences. **Parasitology Research**, v. 94, n. 1, p. 10-15, 2004.

LUO, H. Y. et al. Is the genus *Digramma* synonymous to the genus *Ligula* (Cestoda, Pseudophyllidea)? **Parasitology Research**, v. 89, n. 4, p. 419-421, 2003.

MALHOTRA, S. K. A new cestode *Raillietina (Skrjabinia) doggaddaensis* n.sp. from *Gallus gallus domesticus* (L.) from India. **The Korean Journal of Parasitology**, v. 22, n. 1, p. 96-98, 1984.

MALVIYA, H. C.; DUTT, S. C. Morphology and life-history of *Raillietina (Raillietina) singhi* sp.n. (Cestoda: Davaineidae). **Indian Journal of Helminthology**, v. 23, n. 1, p. 1-10, 1971.

MARIAUX, J. Cestode systematics: any progress? **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 3, p. 231-243, 1996.

MEGGITT, F.J. The tapeworms of the Rangoon pigeon. **Parasitology**, v. 16, n. 3, p. 303-311, 1924.

MEGGITT, F.J. Report on a collection of Cestoda, mainly from Egypt. **Parasitology**, v. 19, n. 3, p. 314-327, 1927.

MEGGITT, F.J. On cestodes collected in Burma. Part II. **Parasitology**, v. 23, n. 2, p. 250-263, 1931.

MÉGNIN, P. Un nouveau ténia du pigeon ou plutôt une espèce douteuse de Rudolphi réabilitée. **Comptes Rendus Société Biologique**, v. 3, n. 7, p. 751-753, 1891.

MOGHE, M.A. Two new cestodes from Indian Columbidae. **Records of the Indian Museum**, v. 27, n. 4, p. 431-437, 1925.

NICKISCH-ROSENEGK, M.; VON LUCIUS, R.; LOSS-FRANK, B. Contributions to the Phylogeny of the Cyclophyllidea (Cestoda) inferred from mitochondrial 12S rDNA. **Journal of Molecular Evolution**, v. 48, n. 6, p. 586-596, 1999.

O'CALLAGHAN, M. G.; DAVIES, M.; ANDREWS, R. H. Species of *Raillietina* Fuhrmann, 1920 (Cestoda, Davaineidae) from the Emu, *Dromaius novaehollandie*. **Transactions of the Royal Society of South Australia**, v. 124, n. 2, p. 105-116, 2000.

O'CALLAGHAN, M. G.; DAVIES, M.; ANDREWS, R. H. Cysticercoids of five species of *Raillietina* Fuhrman, 1920 (Cestoda: Davaineidae) in ants, *Pheidole* sp., from emu farms in Australia. **Systematic Parasitology**, v. 55, n. 1, p. 19-24, 2003.

OLSON, P. D. et al. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). **Molecular Phylogenetics and Evolution** v. 19, n. 3, p. 443-467, 2001.

ORTLEPP, R. J. South African Helminths. Part IV. Cestodes from Columbiformes. **Onderstepoort Journal of Veterinary Science and Animal Industry**, v. 11, n. 1, p. 51-61, 1938.

PFEIFFER, H. *Raillietina (Skrjabinia) böhmi* nov. spec., ein neuer bandwurm vom haushuhn. **Zurnal Parasitenkunde**, v. 18, n. 5, p. 470-478, 1958.

ROLAS, F. J. T-S. Contribuição para o conhecimento de alguns cestódeos do gênero *Raillietina* Fuhrmann, 1920, (Cestoda-Davaineidae), parasitos de Columbiformes. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 74, n. 1, p. 65-70, 1976.

SERIKOVÁ, A.; HYPŠA V.; SHOLZ. Y. A paraphyly of the genus *Bothriocephalus* Rudolphi, 1808 (Cestoda: Pseudophyllidea) inferred from internal transcribed spacer-2 and 18S ribosomal DNA sequences. **Journal of Parasitology**, v. 90, n. 3, p. 612-617, 2004.

SHARMA, K. N. Note on cestodes collected in Nepal. **Indian Veterinary Journal**, v. 20, n. 1, p. 53-67, 1943.

SMITH, G. D. **Handbook of tapeworm identification**. CRC Press, United States, 1986. 675p.

SOUTHWELL, T. Cestodes from indian poultry. **Annals of Tropical Medicine and Parasitology**, v. 15, n. 1, p. 161-166, 1921.

SOUTHWELL, T. Cestodes in the collection of the Indian Museum. **Annals of Tropical Medicine and Parasitology**, v. 16, n. 1, p. 127-152, 1922.

SOUTHWELL, T.; LAKE, F. On a collection of Cestoda from the Belgian Congo. **Annals of Tropical Medicine and Parasitology**, v. 36, n 1, p. 63-90, 1939

SWIDERSKI, Z.; XYLANDER, W. E. R. Vitellocytes and vitellogenesis in cestodes in relation to embryonic development, egg production and life cycle. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 6, p. 805-817, 2000.

SWOFFORD, D. L. PAUP*: **Phylogenetic Analysis Using Parsimony, (* and other methods)**. Version 4.0. Sinauer, Sunderland, Massachusetts. 2002

THOMPSON, J. D.; HIGGINS, D. G.; GILSON, T. J. Clustal W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap

penalties and weight matrix choice. **Nucleic Acids Research**, v. 22, n.10, p. 4673-4680, 1994.

TKACH, V. V.; SWIDERSKI, Z. Late stages of egg maturation in the cestode *Pseudhymenolepis redonica* Joyeux et Baer, 1935 (Cyclophyllidea, Hymenolepididae), a parasite of Shrews. **Acta Parasitologica**, v. 42, n. 2, p. 97-108, 1997.

TUBANGUI, M. A.; MASILUÑGAN, V. A. Tapeworm parasites of Philippine birds. **The Philippine Journal of Science**, v. 62, n. 4, p. 409-438, 1937.

YAMAGUTI, S. **Systema Helminthum. Vol. II. Cestodes of vertebrates**. Interscience Publ., Inc., New York, 1959. 860 p.

ZHENDER, M. P. et al. *Nomimoscolex suspectus* n. sp. (Eucestoda: Proteocephalidea: Zygobothriinae) with morphological and molecular phylogenetic analysis of the genus. **Systematic Parasitology**, v. 47, n. 1, p. 157-172, 2000.

CONCLUSÕES GERAIS

A partir dos resultados obtidos, pode-se concluir que:

A comunidade componente de helmintos de *Columba livia* caracteriza-se pelo compartilhamento da dominância entre espécies, sendo composta por espécies que contribuem significativamente para a estrutura da comunidade e por espécies mal-sucedidas.

O padrão de distribuição agregada das infrapopulações de *Baruscapillaria obsignata*, no âmbito da população hospedeira, e a restrição de nicho, ao nível de microhabitat, provavelmente favorece o acasalamento e restringe a competição inter-específica. As razões sexuais enviesadas para fêmeas, nas infrapopulações dessa espécie, com menor intensidade parasitária representa uma estratégia relacionada ao acasalamento e competição entre fêmeas por nutrientes.

O acetábulo de adultos pós-ovígeros da espécie *Tanaisia bragai* apresenta-se menos desenvolvido que nas formas pré-ovígeras e provavelmente apresenta um papel funcional menos significativo nesse estágio.

As características da musculatura de *T. bragai* e *T. inopina* confirmam a hipótese de que a organização da musculatura somática é conservada entre os trematódeos.

As afinidades morfológicas entre as espécies agrupadas nos gêneros *Raillietina* e *Skrjabinia* refletem uma afinidade filogenética, confirmando o status de unidade taxonômica desses gêneros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Surface morphology of *Probolocoryphe uca* (Satkisian, 1957) (Digenea, Micriphallidae) from Kuwait Bay. **Systematic Parasitology**, v. 46, n.3, p. 209-214, 2000.

ABDUL-SALAM, J.; SREELATHA, B. S. Description and surface topography of the cercaria of *Austrobilharzia* sp. (Digenea: Schistosomatidae). **Parasitology International**, v. 53, n. 1, p. 11-21, 2004.

ALMEIDA, J. L. Sobre alguns helmintos ainda não observados no Brasil. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 3, p. 415-416, 1936.

BÂ, C. T.; BÂ, A.; MARCHAND, B. Ultrastructure of the spermatozoon of *Paroniella reynoldsae* (Cyclophyllidea, Davaineidae) an intestinal parasite of *Corvus albus* (Aves, Corvidae). **Acta Parasitologica**, v. 50, n. 3, p. 208-214, 2005.

BÂ, C. T.; BÂ, A.; MARCHAND, B. Ultrastructure of the spermatozoon of *Raillietina (Raillietina) baeri* (Cyclophyllidea, Davaineidae) an intestinal parasite of the multimammate rat, *Mastomys huberti* (Rodentia, Muridae). **Parasitology Research**, v. 97, n. 1, p. 173-178, 2005.

BAER, J-G. A propós d'une nouvelle classification des cestodes du genre *Davainea* R. Bl. s. 1. **Bulletin de la Société Zoologic de France**, v. 60, n.1, p. 44-57, 1931.

BLISS, C. I.; FISHER, R. A. Fitting the negative binomial distribution to biological data. **Biometrics**, v. 9, n. 2, p. 176-200, 1953.

BONE, L. W. *Nippostrongylus brasiliensis*: female incubation, release of pheromone, fractionation of incubates. **Experimental Parasitology**, v. 54, n. 1, p. 12-20, 1982.

BONE, L. W.; SHOREY, H. H. Disruption of sex pheromone communication in a nematode. **Science**, v. 197, n. 5, p. 694-695, 1977.

BONE, L. W.; SHOREY, H. H. Interactive influences of male- and female-produced pheromones on male attraction to female *Nippostrongylus brasiliensis*. **The Journal of Parasitology**, v. 63, n. 5, p. 845-848, 1977.

BONE, L. W. et al. *Nippostrongylus brasiliensis*: age and time of day effects on pheromone production and response. **Experimental Parasitology**, v. 42, n. 1, p. 82-86, 1977.

BONE, L. W.; SHOREY, H. H.; GASTON, L. K. *Nippostrongylus brasiliensis*: factors influencing movement of males toward a female pheromone. **Experimental Parasitology**, v. 44, n. 1, p. 100-108, 1978.

BONE, L. W.; BOTTJER, K. P. Cuticular carbohydrates of three nematodes species and chemoreception by *Trichostrongylus colubriformis*. **Journal of Parasitology**, v. 71, n. 2, p. 235-238, 1985.

- BRANDOLINI, S. V. P. B.; AMATO, S. B.; PEREIRA, A. A. Relacionamento de *Tanaisia bragai* (Digenea, Eucotylidae) e seu hospedeiro intermediário, *Subulina octona* (Gastropoda, Subulinidae) sob condições experimentais. **Parasitologia al Día**, v. 21, n. 3, p. 20-26, 1997.
- BRASIL, M. C.; AMATO, S. B. Faunistic analysis of the helminths of sparrows *Passer domesticus* L. 1758) captured in Campo Grande, Rio de Janeiro, RJ. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 87, Suppl.I, p. 43-48, 1992.
- BYRD, E. E.; DENTON, J. F. The helminth parasites of birds. 1. A review of the trematode genus *Tanaisia* Skrjabin, 1924. **American Midland Naturalist**, v. 43, n. 1, p. 32-57, 1950.
- CARNEIRO, J. R. et al. Incidência de ecto e endoparasitos de pombos (*Columba livia domestica*) em Goiânia. **Revista de Patologia Tropical**, v.4, n.1, p. 39-41, 1975.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G. Novos achados helmintológicos em animais domésticos de Minas Gerais. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v.12, n. 2, p. 293-297, 1959.
- COSTA, H. M. A.; FREITAS, M. G. Lista dos helmintos parasitos dos animais domésticos do Brasil. **Arquivos da Escola de Veterinária**, v. 22, n. 1, p. 33-93, 1970.
- COSTA, H. M. A. et al. Distribuição de helmintos parasitos de animais domésticos no Brasil. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 38, n. 4, p. 465-579, 1986.
- EVELAND, L. K.; FRIED, B.; COHEN, L. M. *Schistosoma mansoni*: adult worm chemoattraction with and without barriers. **Experimental Parasitology**, v. 54, n. 2, p. 271-276, 1982.
- EVELAND, L. K.; FRIED, B.; COHEN, L. M. *Schistosoma mansoni*: adult worm chemoattraction with barriers of specific molecular weight exclusions. **Experimental Parasitology**, v. 56, n. 2, p. 255-258, 1983.
- FEDERMAN, H. B.; HOLANDA, J. C.; EVANGELISTA, A. Ocorrência de parasitos em gatos (*Felis catus domesticus*) e pombos (*Columba livia*) procedentes de algumas localidades de Minas Gerais. **Revista de Patologia Tropical**, v. 2, n. 2, p. 207-215. 1979.
- FORONDA, P. et al. Molecular systematics of several cyclophyllid families (Cestoda) based on the analysis of 18 S ribossomaol DNA gene sequences. **Parasitology Research**, v. 93 n. 3, p. 279-282, 2004.
- FRANCO, S. R. N. Nota sobre trematódeos eucotilídeos (Trematoda, Eucotylidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 63, n. 1, p. 59 – 65, 1965.
- FREIRE, J. J. Fauna parasitária riograndense. III. Coelho, cobaia, galinha d' Angola, peru, pombo, avestruz. **Revista de Medicina Veterinária**, v. 3, n 3, p. 251-267, 1968.
- FREITAS, M. G. Sobre um cestóide de pombo doméstico em Minas Gerais – Brasil. **Congresso Brasileiro de Veterinária**, v. 10, p. 256-258, 1946.

- FREITAS, J. F. T. Revisão da família Eucotyliidae Skrjabin, 1924 (Trematoda). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 49, n. 1, p. 34 – 123, 1951.
- FREITAS, M. G. 1957. Lista dos helmintos parasitos dos animais domésticos de Minas Gerais. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v. 10, n. 3, p. 373-381, 1957.
- FREITAS, J. F. T. Nota sobre *Tanaisia inopina* Freitas, 1951 (Trematoda, Eucotyliidae). **Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro**, v. 3, n. 6, p. 2-4, 1959.
- FREITAS, J. F. T.; ALMEIDA, J. L. O gênero “*Capillaria*” Zeder, 1800 (Nematoda – Trichuroidea) e as capillarioses nas aves domésticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal**, v. 2, n. 3, p. 311-363, 1935.
- FUHRMANN, O. Nouveaux tenias d’oiseaux. **Revue Suisse de Zoologie**, v.16, n. 1, p. 27-73, 1908.
- FUHRMANN, O. Neue Davaineiden. **Centralbl F Bakt Paras**, v. XLIX, n. 1, p. 94-124, 1909.
- FUHRMANN, O. Questions de nomenclature concernant le genre *Raillietina* Fuhrmann, 1920 (syn: Davainea Bl.) **Annales de Parasitologie**, v. 11, n. 4, p. 312-313, 1924
- GIOVANNONI, M. Fauna parasitológica paranaense. III. *Raillietina (Skrjabinia) bonini* (Mégnin, 1889) em pombos domésticos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 1, n. 1, p. 29-31, 1946.
- GIOVANNONI, M.; KULLAK, G. V. L. Fauna parasitológica paranaense. IV. Lista de helmintos em animais domésticos. **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, v. 2, n. 3, p. 225-232, 1947.
- GRAYBILL, H. W. *Capillaria columbae* (Rud.) from the chicken and turkey. **Journal of Parasitology**, v. 10, n. 2, p. 205-207, 1924.
- GUYATT, H. L.; BUNDY, D. A. P. Estimation of intestinal nematode prevalence: influence of parasite mating patterns. **Parasitology**, v. 107, n. 1, p. 99-106, 1993
- HALTON, D. W. Microscopy and the helminth parasite. **Micron**, v. 35, n. 4, p. 361-390. 2004.
- HATCHER, M. J.; TANEYHILL, D. E.; DUNN, A. M. Population dynamics under parasitic sex ratio distortion. **Theoretical Population Biology**, v. 56, n. 1, p. 11-28, 1999.
- HOBERG, E. P.; GARDNER, S. L.; CAMPBELL, R. A. Systematics of the Eucestoda: advances toward a new phylogenetic paradigm, and observation on the early diversification of tapeworms and vertebrates. **Systematic Parasitology**, v. 42, n. 1, p. 1-12, 1999.
- HOLMES, J. C. Competition, contacts and other factors restricting niches of parasitic helminthes. **Annales de Parasitologie Humaine et Comparée**, v. 65, Supl. I, p. 69-72, 1990.

- HULSTIJN, M. et al. Morphological changes in the reproductive organs of male and female *Schistosoma mansoni* worms caused by streptozotocin, a drug used to induce diabetes mellitus. **Parasitology**, v. 126, n. 1, p. 53- 61, 2003.
- KELLER, D. G.; ARAÚJO, J. L. B. Ciclo evolutivo de *Paratanaisia bragai* (Santos 1934) (Trematoda, Eucotylidae) com novo hospedeiro intermediário no Brasil: *Leptinaria unilamellata* (d'Orbigny, 1835) (Gastropoda, Pulmonata, Subulinidae) em condições de laboratório. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 1, n. 2, p. 82-92, 1992.
- KUMAR, D. et al. Observations on the musculature and isolated muscle fibres of the liver fluke, *Fasciola hepatica*. **Parasitology**, v. 127, n. 4, p. 457-473, 2003.
- MADSEN, H. Notes on the species of *Capillaria* Zeder, 1800 known from gallinaceous birds. **Journal of Parasitology**, v. 37, n. 3, p. 257-265, 1950.
- MAIR, G. R. et al. Muscling in on parasitic flatworms. **Parasitology Today**, v. 14, n. 2, p. 73-76, 1998.
- MAIR, G. R. et al. Gross anatomy of the muscle systems of *Fasciola hepatica* as visualized by phalloidin-fluorescence and confocal microscopy. **Parasitology**, v. 117, n. 1, p. 75-82, 1998
- MAIR, G. R. et al. A confocal microscopical study of the musculature of adult *Schistosoma mansoni*. **Parasitology**, v. 121, n. 2, p. 163-170, 2000.
- MALDONADO, J. F. The life cycle of *Tarmelanea bragai* Santos, 1934 (Eucotylidae), a kidney fluke of domestic pigeons. **Journal of Parasitology**, v. 31, n. 5, p. 306-314, 1945.
- MARIAUX, J. Cestode systematics: any progress? **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 3, p. 231-243, 1996.
- MARTINS, J. W.; FREITAS, M. G. Lista de helmintos parasitos de animais domésticos da região geoeconômica de Brasília e de outras regiões de Goiás. **Arquivos da Escola Superior de Veterinária**, v. 27, n.3, p. 309-324, 1975.
- MAY, M. R.; WOOLHOUSE, M. E. J. Biased sex ratios and parasite mating probabilities. **Parasitology**, v. 107, n. 3, p. 287-295, 1993.
- MILLER, M. J. The parasites of pigeons in Canada. **Canadian Journal of Veterinary Research**, v. 15, n. 1, p. 91-103, 1937.
- MORAVEC, F. Proposal of a new systematic arrangement of nematodes of the family Capillariidae. **Folia Parasitologica**, v. 29, n. 1, p. 119-132, 1982.
- MORAVEC, F. The biology of nematodes of the family Capillariidae Neveu-Lemaire, 1936. **Folia Parasitologica**, v. 34, n. 1, p. 39-56, 1987.
- MORGAN, D. O. On three species of the genus *Capillaria* from the English domestic fowl. **Journal of Helminthology**, v.10, n. 4, p. 183-194, 1932.

- NEVES, R. H. et al. Morphological aspects of *Schistosoma mansoni* adult worms isolated from nourished and undernourished mice: a comparative analysis by confocal laser scanning microscopy. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, n. 7, p. 1013-1016, 2001.
- NEVES, R. H. et al. Morphometric aspects of *Schistosoma mansoni* adult worms recovered from undernourished infected mice. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 5, p. 623-627, 2003.
- NEVES, R. H. et al. Phenotypic plasticity in adult worms of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) evidenced by brightfield and confocal laser scanning microscopies. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 99, n. 2, p. 131-136, 2004.
- NEVES, R. H. et al. A new description of the reproductive system of *Schistosoma mansoni* (Trematoda: Schistosomatidae) analysed by confocal laser scanning microscopy. **Parasitology Research**, v. 95, n. 1, p. 43-49, 2005.
- PINTO, C.; ALMEIDA, J. L. Sinopse dos helmintos dos animais domésticos do Brasil. **O Campo**, v. 6, n. 8, p. 54-63, 1935.
- PINTO. R. M.; MENEZES, R. C.; TORTELLY, R. Systematic and pathologic study of *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Digenea, Eucotylidae) infestation in ruddy ground dove *Columbina talpacoti* (Temminck, 1811). **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 56, n.4, p. 472-479, 2004.
- PINTO. R. M. et al. First report of a natural helminth infection in the japanese quail *Coturnix japonica* Temminck & Schlegel (Aves, Phasianidae, Galliformes) in the Neotropical region. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, n. 4, p. 836-838, 2005.
- PORTUGAL, M. A. S. C. et al. Ocorrência de *Paratanaisia bragai* (Santos, 1934) Freitas, 1959 (Trematoda, Eucotylidae) em pomba doméstica (*Columba livia domestica*). **Arquivos do Instituto de Biologia**, v. 39, n. 3, p. 189-194, 1972.
- POULIN, R. The disparity between observed and uniform distributions: a new look at parasite aggregation. **International Journal for Parasitology**, v. 23, n. 6, p. 937-944, 1993.
- POULIN, R. Population abundance and sex ratio in dioecious helminth parasites. **Oecologia**, v. 111, n. 3, p. 375-380, 1997.
- ROBSON, R. T.; ERASMUS, D. A. The ultrastructure, based on stereoscan observations, of the oral sucker of the cercaria of *Shistosoma mansoni* with special reference to penetration. **Zurnal Parazitenkund**, v. 35, n. 1, p. 76-86, 1970.
- ROCHE, M.; PATRZEC, D. The female to male ratio (FMR) in hookworm. **The Journal of Parasitology**, v. 52, n. 2, p. 117-121, 1966.
- ROHDE, K. Niche restriction in parasites: proximate and ultimate causes. **Parasitology**, v. 109, Supl., p. 69-84, 1994.
- SALM, R. W.; FRIED, B. Heterosexual chemical attraction in *Camallanus* sp. (Nematoda) in the absence of worm mediated tactile behavior. **The Journal of Parasitology**, v. 59, n. 3, p. 434-436, 1973.

SANTOS, V. Monostomose renal das aves domésticas. **Revista do Departamento Nacional de Produção Animal do Brasil**, v. 1, n. 2, p. 203-215, 1934.

SCHIRAZIAN, D.; SCHILLER, E. L. Mating recognition by *Schistosoma mansoni* in vitro. **The Journal of Parasitology**, v. 68, n. 4, p. 650-652, 1982.

SEBELOVÁ, S. et al. The musculature and associated innervation of adult and intramolluscan stages of *Echinostoma caproni* (Trematoda) visualised by confocal microscopy. **Parasitology Research**, v. 93, n. 2, p. 196-206, 2004

SILVA, C. C. Helminhos parasitos de *Columba livia* (Gm) no município de São Gonçalo, Rio de Janeiro. **Arquivos Brasileiros de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 42, n. 5, p. 391-394, 1990.

SIMKOVÁ, A. et al. Co-existence of nine gill ectoparasites (*Dactylogyrus*: Monogenea) parasitising the roach (*Rutilus rutilus* L.): history and present ecology. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n. 6, p. 1077-1088, 2000.

STEWART, M. T. et al. Gross anatomy of the muscle systems and associated innervation of *Apatemon cobidis proterorhini* metacercaria (Trematoda: Strigeidae), as visualized by confocal microscopy. **Parasitology**, v. 126, n. 2, p. 273-282, 2003.

STIEN, A.; HALVORSEN, O.; LEINAAS, H-P. Density-dependent sex ratio in *Echinomermella matsi* (Nematoda) a parasite of the sea urchin *Strongylocentrotus droebachiensis*. **Parasitology**, v. 112, n. 1, p. 105-112, 1996.

SUKHDEO, M. V. K.; SUKHDEO S. C. Optimal habitat selection by helminths within the host environment. **Parasitology**, v. 109, Supl., p. 41-55, 1994.

TINGLEY, G. A.; ANDERSON, R. M. Environmental sex determination and density dependent population regulation in the entomogenous nematode *Romanomermis culicivorax*. **Parasitology**, v. 92, n. 3, p. 431-449, 1986.

TRAVASSOS, L. Contribuições para o conhecimento da fauna helminthologica brasileira. V. Sobre as espécies brasileiras do gênero *Capillaria* Zeder, 1800. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 7, n. 2, p. 146-172, 1915.

VON ZUBEN, C. J. Implicações da agregação espacial de parasitos para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. **Revista de Saúde Pública**, v. 31, n. 5, p. 1-15, 1997.

YAMAGUTI, S. Studies on the helminth fauna of Japan Part 32. Trematodes of birds, V. **Japanese Journal of Zoology**, v. 9, n. 3, p. 321-341, 1941.

YAMAGUTI, S. **Systema Helminthum**. Vol. II. Cestodes of vertebrates. Interscience Publ., Inc., New York, 1959. 860 p.