
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

Leonardo Dominici Cruz

**PADRÕES ECOLÓGICOS DA RELAÇÃO DE PARASITISMO ENTRE
ÂCAROS MESOSTIGMATA E ALGUNS ROEDORES NEOTROPICAIS**

Leonardo Dominici Cruz

**PADRÕES ECOLÓGICOS DA RELAÇÃO DE PARASITISMO ENTRE
ÁCAROS MESOSTIGMATA E ALGUNS ROEDORES NEOTROPICAIS**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, campus de Rio Claro, como
requisito para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Zoologia)

Orientador: Claudio José Von Zuben

Rio Claro-SP
2012

574.23 Cruz, Leonardo Dominici
C957p Padrões ecológicos da relação de parasitismo entre ácaros
Mesostigmata e alguns roedores neotropicais / Leonardo
Dominici Cruz. - Rio Claro : [s.n.], 2012
86 f. : il., figs., gráfs., tabs., mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Claudio José Von Zuben

1. Parasitologia. 2. Relação ecológica de parasitismo. 3.
Comunidade componente. 4. Comunidade composta. 5.
Infracomunidade. 6. Mesostigmatídeos. 7. Rodentia. I. Título.

Leonardo Dominici Cruz

**PADRÕES ECOLÓGICOS DA RELAÇÃO DE PARASITISMO ENTRE
ÁCAROS MESOSTIGMATA E ALGUNS ROEDORES NEOTROPICAIS**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências
da Universidade Estadual Paulista “Júlio de
Mesquita Filho”, campus de Rio Claro, como
requisito para obtenção do título de Doutor em
Ciências Biológicas (Zoologia)

Comissão Examinadora

Claudio José Von Zuben, Doutor, UNESP/RC (orientador)

Arício Xavier Linhares, Doutor, UNICAMP

Gilberto Salles Gazêta, Doutor, FIOCRUZ/RJ

Fabio Akashi Hernandez, Doutor, UNESP/RC

Karim Christina Scopinho Furquim, Doutor, UNESP/RC

Rio Claro, SP – 20 de dezembro de 2012.

Dedico este trabalho aos meus pais.

AGRADECIMENTO

Ao Prof. Dr. Claudio José Von Zuben, pela orientação, confiança, paciência e apoio.

Ao Prof, Dr. Arício Xavier Linhares, que propiciou a realização deste trabalho, além dos ensinamentos.

Ao Dr. Gilberto Salles Gazêta, pela identificação dos espécimes e pelo auxílio nas dúvidas taxonômicas.

Ao Prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis e ao Prof. Dr. Carlos Martínez, pelos ensinamentos e amizade.

Em especial, à minha esposa e companheira, Fernanda Rodrigues Fernandes, por sempre estar ao meu lado.

Aos meus pais, Antonio César Sodré Cruz e Carmen Dominici Cruz, pelo carinho, incentivo e por insistirem na minha educação.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pelo auxílio financeiro ao projeto (Processo nº 2008/56231-2).

À toda equipe da Estação Experimental de Mogi-Guaçu e da Estação Experimental de Itirapina, pelo apoio logístico e pela permissão da execução do projeto nas reservas.

“Na história da vida, todos os resultados são produtos de uma longa série de eventos, cada um dependendo do modo tão intrincado de meios ambientes particulares e histórias anteriores que não podemos prever com certeza alguma o seu curso futuro.”

(STEPHEN JAY GOULD, 1985, p. 380).

RESUMO

Ácaros mesostigmatídeos e seus roedores hospedeiros compreendem um dos mais ricos e diversos sistemas parasito-hospedeiro da região Neotropical. A maior parte do conhecimento disponível sobre este sistema refere-se a listas de ocorrências, descrições de espécies parasitas e relações de especificidade hospedeira em escalas locais. Estudos ecológicos com o objetivo de procurar padrões de estruturas de comunidades de espécies parasitas, bem como investigar os possíveis processos subjacentes à organização destas comunidades são escassos. Dessa forma, o presente estudo tenta contribuir para o conhecimento ecológico deste sistema parasito-hospedeiro. No Capítulo 1, investigou-se a existência de padrões organizacionais nas infracomunidades de mesostigmatídeos em duas populações do hospedeiro roedor *Oligoryzomys nigripes*, bem como possíveis fatores subjacentes aos padrões observados. Demonstrou-se que as infracomunidades de mesostigmatídeos podem apresentar variações na sua organização, indo desde infracomunidades completamente aleatórias, a infracomunidades estruturadas. Fatores relacionados à história de vida dos hospedeiros podem ser responsáveis pela estruturação das infracomunidades de mesostigmatídeos; todavia, a proposição de padrões gerais não foi possível, principalmente devido a grande diversidade de espécies parasitas e hospedeiras envolvidas na região Neotropical. No Capítulo 2, investigou-se a existência de padrões de similaridades entre as comunidades de mesostigmatídeos em duas escalas observacionais: comunidade componente e comunidade composta. Os resultados obtidos demonstraram que as similaridades entre as comunidades componentes e entre as comunidades compostas geralmente são baixas, não sendo influenciadas pela distância geográfica e pela dissimilaridade ambiental entre as localidades. Todavia, as similaridades de mesostigmatídeos entre as comunidades compostas foram positivamente relacionadas às similaridades das faunas hospedeiras entre as localidades. Dessa forma, há indícios que padrões e processos semelhantes aos observados em comunidades de mesostigmatídeos na região Paleártica direcionem as similaridades entre estas comunidades parasitas na região Neotropical. Porém, os baixos valores de similaridades composicionais entre as comunidades investigadas indicam uma baixa taxa de dispersão de hospedeiros entre as localidades, o que parece ser um campo fértil para novas investigações.

Palavras-chave: comunidade componente, comunidade composta, infracomunidade, mesostigmatídeos, Rodentia.

ABSTRACT

Mites and their rodent hosts mesostigmatídeos comprise one of the richest and most diverse host-parasite systems of the Neotropical region. Most of the knowledge available about this system refers to occurrence lists, parasite species descriptions and host specificity relationships at local scales. Ecological studies with the aim looking for structure patterns of parasite communities, as well as investigate the possible processes underlying the organization of these communities are scarce. Thus, this study attempts to contribute to the ecological knowledge of this host-parasite system. In Chapter 1, we investigated the existence of organizational patterns in infracommunities of Mesostigmata mites of the two populations of the rodent host *Oligoryzomys nigripes* as well as possible factors underlying the observed patterns. It was demonstrated that the infracommunities of Mesostigmata mites may vary in their organization, ranging from completely random infracommunities to structured infracommunities. Factors related to the hosts life histories may be responsible for structuring Mesostigmata mites infracommunities. However, the proposition of general patterns was not possible, mainly due to the great diversity of parasites and host species involved in Neotropical region. In Chapter 2, we investigated the existence of similarity patterns among Mesostigmata mites communities in two levels: component community and compound community. The results showed that the similarities among the component communities and among the compound communities generally are low, not being influenced by geographical distance and environmental dissimilarity among the localities. However, the similarities of Mesostigmata mites among the compound communities were positively related to the host faunas similarities among the localities. Thus, there is evidence that patterns and processes similar to those observed in Mesostigmata communities in Palearctic region to drive the similarities among these parasite communities in Neotropical region. However, the low values of compositional similarities among the communities investigated indicate a low rate of host dispersal, which seems to be a fertile field for further investigation.

Keywords: component community, compound community, infracommunity, Mesostigmata, Rodentia.

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1 – Mapa do Estado de São Paulo com os locais de estudo: A - Estação Experimental de Itirapina; B - Estação Experimental de Mogi-Guaçu. A área em amarelo no mapa representa a vegetação de cerrado 28

Figura 2 – Distribuição da riqueza de espécies das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos de *O. nigripes*, no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010. A – Estação Experimental de Itirapina; B – Estação Experimental de Mogi-Guaçu 36

CAPÍTULO 2

Figura 1 – Mapa do continente sul-americano com as localidades utilizadas nas análises (pontos pretos) 64

Figura 2 – Agrupamento das localidades segundo as dissimilaridades de espécies de mesostigmatídeos ($1-J_P$), distâncias geográficas, dissimilaridades ambientais e dissimilaridades das faunas hospedeiras ($1-J_H$). 67

Figura 3 – Relação das similaridades composicionais (J_P) entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos parasitas de *O. nigripes*, calculadas por meio do índice de Jaccard, com a distância geográfica entre elas (DG) ($J_P = 0,1077 + 0,0002 \text{ DG}$; $R^2 = 0,306$; $P = 0,036$) 69

Figura 4 – Relação das similaridades composicionais (J_P) entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos parasitas de *O. nigripes*, com as similaridades das faunas hospedeiras (J_H) entre as localidades, ambas calculadas por meio do índice de Jaccard ($J_P = 0,1077 + 0,578 J_H$; $R^2 = 0,306$; $P = 0,003$) 69

Figura 5 – Relação das similaridades composicionais (J_P) entre as comunidades compostas de mesostigmatídeos parasitas com as similaridades das faunas hospedeiras (J_H) entre as localidades, ambas calculadas por meio do índice de Jaccard ($J_P = 0,16198 + 0,55884 J_H$; $R^2 = 0,263$; $P < 0,001$) 70

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1 – Estimativas das prevalências das espécies de mesostigmatídeos parasitos coletadas em <i>Oligoryzomys nigripes</i> na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010	32
Tabela 2 – Estimativas dos coeficientes do MLG regressão quasipoisson para a Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010	33
Tabela 3 – Teste de ajuste da distribuição de frequências da riqueza observada nas infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos de <i>O. nigripes</i> comparadas com os modelos nulos (Poisson e algoritmo de JANOVY et al. 1995) na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010	34
Tabela 4 – Análises de aninhamento da comunidade de ectoparasitos de <i>O. nigripes</i> na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG)	35
Tabela 5 – Sumário das análises de modelos nulos da coocorrência de ácaros ectoparasitos nos indivíduos de <i>O. nigripes</i> utilizando o <i>C-score</i>	37

CAPÍTULO 2

Tabela 1 – Localidades referentes aos dados de mesostigmatídeos parasitos de roedores utilizados nas análises	63
Tabela 2 – Comunidades componentes de mesostigmatídeos das espécies de roedores incluídas nas análises	64

Tabela 3 – Médias $\pm$ desvios médios das similaridades composicionais de mesostigmatídeos (J_P), distâncias geográficas médias e médias $\pm$ desvios médios das similaridades composicionais de espécies hospedeiras (J_H) das 8 comunidades componentes e das comunidades compostas. O valor de n corresponde ao número de comparações pareadas em cada comunidade componente e nas comunidades compostas 66

Tabela 4 – Estimativas dos coeficientes parciais, coeficientes de determinação múltipla e do teste F dos modelos MRM para as comunidades componentes das 7 espécies hospedeiras (estimativas baseadas em 9.999 permutações; $\alpha = 0,05$) 68

ANEXO

Tabela 1A. Espécies de mesostigmatídeos registradas em cada localidade utilizadas nas análises de comunidades compostas 84

Tabela 2A. Variáveis ambientais utilizadas para o cálculo da dissimilaridade ambiental entre as localidades analisadas 86

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO GERAL	12
1.1.	REFERÊNCIAS	16
2.	CAPÍTULO 1 – Infracomunidades de ácaros ectoparasitos do roedor <i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers 1818) em duas áreas de cerrado, São Paulo, Brasil.	
2.1.	RESUMO	20
2.2.	INTRODUÇÃO	22
2.3.	MATERIAL E MÉTODOS	26
2.4.	RESULTADOS	31
2.5.	DISCUSSÃO	38
2.6.	REFERÊNCIAS	47
3.	CAPÍTULO 2 – Similaridades de comunidades de ácaros mesostigmatídeos parasitos de roedores neotropicais: influências das distâncias geográficas, composição de espécies hospedeiras e do ambiente.	
3.1.	RESUMO	56
3.2.	INTRODUÇÃO	57
3.3.	MATERIAL E MÉTODOS	60
3.4.	RESULTADOS	65
3.5.	DISCUSSÃO	70
3.6.	REFERÊNCIAS	75
4.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	80
5.	ANEXO	83

INTRODUÇÃO GERAL

A classe Mammalia é dividida em dois grupos distintos: Prototheria (ordem Monotremata) e Theria (infraclasses Marsupialia e Placentalia), compreendendo 27 ordens e 5.416 espécies atuais (WILSON; REEDER, 2005; BININDA-EMONDS et al., 2007). A infraclass Placentalia compreende quatro superordens, Euarchontoglires (ordens Primates, Scandentia, Dermoptera, Rodentia e Lagomorpha), Laurasiatheria (ordens Eulipotyphla, Chiroptera, Cetartiodactyla, Carnivora, Perissodactyla e Pholidota), Xenarthra (ordens Pilosa e Cingulata) e Afrotheria (ordens Afrosoricida, Macroscelidea, Tubulidentata, Sirenia, Hyracoidea e Proboscidea) e começou sua diversificação há 90-100 milhões de anos atrás (BININDA-EMONDS et al., 2007; GRAPHODATSKY et al., 2011).

As três grandes ordens de mamíferos são Rodentia (2.277 espécies), Chiroptera (1.116 espécies) e Eulipotyphla (452 espécies) (CARLETON; MUSSER, 2005; HUTTERER, 2005a; HUTTERER, 2005b, SIMMONS, 2005). Os roedores divergiram do grupo Lagomorpha há 70-65 milhões de anos atrás (CHURAKOV, 2010; GRAPHODATSKY et al., 2011), passando por uma impressionante radiação que levou ao alto número de espécies existentes. Atualmente, são reconhecidas cinco subordens, Anomaluromorpha, Castorimorpha, Hystricomorpha, Myomorpha e Sciuromorpha, sendo que as três últimas apresentam bons suportes como grupos monofiléticos, com base em análises de dados morfológicos e moleculares (ROMANENKO, 2012).

A ordem Rodentia possui 33 famílias, compreendendo 42% de todas as espécies de mamíferos existentes, distribuição cosmopolita e grande variação da taxa de evolução entre as linhagens (CHURAKOV, 2010; ROMANENKO, 2012). A família Cricetidae, pertencente à subordem Myomorpha, compreende 681 espécies de roedores, sendo que a subfamília Sigmodontinae é a mais representativa na América do Sul, com cerca de 60 gêneros endêmicos e 320 espécies reconhecidas (D'ELÍA, 2003; WEKSLER, 2003; CARLETON; MUSSER, 2005). A família Echimyidae, pertencente à subordem Hystricomorpha, compreende 87 espécies (CARLETON; MUSSER, 2005) bastante diversas morfológica e ecologicamente, entretanto sua monofilia é fortemente suportada (LEITE; PATTON, 2002).

Os roedores servem de hospedeiros para diversos parasitos e sua história evolutiva possui um importante papel na composição da fauna de parasitos que eles albergam (CRUZ et al., 2012). Ao longo de sua história evolutiva, uma espécie hospedeira adquire e perde

espécies parasitas. Adquire por meio de herança ancestral ou troca com hospedeiros relacionados e não relacionados filogeneticamente que ocorrem na mesma área geográfica, e perde por meio de acidentes históricos (e.g. divisão repentina de uma população hospedeira, na qual a população fundadora torna-se isolada ou livre de determinadas espécies parasitas) ou dispersão dos hospedeiros para novos ambientes que apresentam condições desfavoráveis ao parasito (HAFNER; PAGE, 1995; PATERSON et al., 1999).

Os Acari representam o grupo mais diverso da classe Arachnida e muitos são parasitos de vertebrados. Os ácaros da ordem Mesostigmata são cosmopolita, apresentando uma grande variedade de estilo de vida e habitats (LINDQUIST et al., 2009), com grupos de predadores de vida livre, grupos de parasitos facultativos e grupos de parasitos obrigatórios (DOWLING; OCONNOR, 2010). Tais parasitos podem sobreviver longos períodos no ambiente e viajar consideráveis distâncias em busca de novos hospedeiros (DOWLING, 2006). Esta ordem é subdividida em três subordens (Sejida, Trigynaspida e Monogynaspida), totalizando 85 famílias e cerca de 12.000 espécies descritas (LINDQUIST et al., 2009).

Muitos ácaros parasitos de vertebrados estão agrupados dentro da coorte Gamasina, que pertence à subordem Monogynaspida. Dentro desta coorte, a superfamília Dermanyssoidea é a mais diversa e alberga a maioria destes parasitos, com 11 das 21 famílias compostas por parasitos exclusivos de vertebrados, onde muitos são específicos de um grupo particular (LINDQUIST et al., 2009). As famílias Laelapidae, Haemogamasidae, Hirstionyssidae, Macronyssidae, Dermanyssidae, Hystrichonyssidae, Spinturnicidae, Dasyponyssidae, Halarachnidae e Manitherionyssidae contém espécies que são parasitos de pequenos mamíferos (DOWLING 2006), sendo as quatro últimas restritas aos mamíferos (LINDQUIST et al., 2009).

Na região Paleártica, KORALLO et al. (2007) estudaram a influência de características do hospedeiro (massa corporal, taxa metabólica basal e área da região geográfica) na diversidade de ácaros Gamasina da superfamília Dermanyssoidea albergados por espécies hospedeiras de pequenos mamíferos. Eles não encontraram um padrão para os diferentes grupos de pequenos mamíferos estudados, concluindo não haver um determinante universal da diversidade de parasitos e que as associações entre as características do hospedeiro e a diversidade de parasitos provavelmente evolui independentemente em diferentes sistemas parasito-hospedeiro.

KRASNOV et al. (2008) verificaram quais fatores, identidade do hospedeiro ou ambientais abióticos, têm maior influência na abundância e diversidade de ácaros Gamasina, parasitos de pequenos mamíferos, ao longo das diferentes regiões Paleárticas, a fim de encontrar regras gerais que governam a variação geográfica na abundância e diversidade das comunidades de parasitos. Eles demonstraram que a abundância e a diversidade taxonômica das comunidades de ácaros dependem mais da identidade do hospedeiro que dos parâmetros ambientais, embora a identidade do hospedeiro e os fatores ambientais afetem quase igualmente a riqueza de espécies. Com relação aos fatores ambientais, a abundância de ácaros foi mais afetada pela temperatura do ar, ao passo que a diversidade de espécies foi principalmente afetada pela precipitação que tem efeito na heterogeneidade do habitat.

HUANG et al. (2010) estudaram a distribuição e o nicho espacial de muitos ácaros Gamasina da superfamília Dermanyssoidea em pequenos mamíferos e verificaram que a maioria deles foi encontrada na superfície corporal dos hospedeiros, apresentando baixa amplitude e sobreposição do nicho, o que implica uma alta especificidade hospedeira. Por sua vez, SALMANE; BRUMELIS (2010) estudaram a preferência de habitat de 368 espécies de ácaros mesostigmatídeos e verificaram que destas, apenas 39 espécies eram generalistas ocorrendo em 5 ou mais habitats. Entre os 10 tipos de habitats estudados (tronco de árvore, fungo, floresta, prado, duna, agricultura, brejo, Insecta, Vertebrata e musgo epífeto), 44 espécies ocorreram em Vertebrata, sendo 80% destas, registradas como especialistas.

Na região Neotropical, MARTINS-HATANO et al. (2002) estudaram espécies de ácaros da subfamília Laelapinae, considerados nidícolas, associados com seis espécies de roedores da Mata Atlântica e verificaram que todos ocorreram em associações monoxênicas com seus hospedeiros. Muitas espécies de ácaros tendem a se agrupar pela filogenia do hospedeiro e a apresentar diferenças morfométricas quando ocupam hospedeiros distantes geograficamente (MARTINS-HATANO et al., 2012).

A grande maioria dos estudos com ácaros neotropicais associados com mamíferos são registro de novas espécies, registro dos hospedeiros que os albergam e revisões taxonômicas (GETTINGER, 1987; ROBBINS et al., 1998; EVANS et al., 2000; MARTINS et al., 2007; GETTINGER et al., 2011). Nos últimos anos, alguns trabalhos sobre as relações ecológicas de algumas espécies de ácaros Mesostigmata neotropicais e seus mamíferos hospedeiros têm sido publicados. LARESCHI; KRASNOV (2010) estudaram o efeito da identidade do hospedeiro, localidade e estação do ano na comunidade de ácaros, pulgas e piolhos albergados

por quatro espécies de roedores Cricetidae. MARTINS-HATANO et al. (2011) estudaram a composição da comunidade de ácaros associados ao pelo e ninhos de *Cerradomys subflavus* e possíveis fatores que afetam esta composição. CRUZ et al. (2012) estudaram a influência da filogenia e da distância geográfica na similaridade da fauna de ácaros Mesostigmata e pulgas albergados por roedores neotropicais da subfamília Sigmodontinae. LINARDI; KRASNOV (2012) verificaram o efeito de fatores relacionados ao hospedeiro, relacionados ao parasito e relacionados ao ambiente na diversidade e abundância de ácaros Mesostigmata e pulgas parasitando dois grupos de pequenos mamíferos, roedores e marsupiais, em diferentes localidades do Brasil. Por sua vez, NAVA et al. (2012) estudaram padrões ecológicos que caracterizam a comunidade de ácaros e pulgas parasitos de roedores sigmodontíneos na Argentina, tais como especificidade de hospedeiro, agregação e abundância.

No entanto, muitas informações sobre a relação ecológica parasito-hospedeiro nos Neotrópicos ainda são escassas. Portanto, o objetivo deste estudo foi contribuir para o melhor entendimento da relação de parasitismo entre ácaros Mesostigmata e roedores neotropicais. O capítulo 1 apresenta a investigação sobre a estrutura e possíveis processos formadores das infracomunidades de ácaros Mesostigmata, com dados de uma espécie de roedor hospedeira (Sigmodontinae: Cricetidae) em duas áreas de Cerrado do sudeste do Brasil. E o capítulo 2 investiga padrões de similaridades entre as comunidades componentes e as comunidades compostas de ácaros Mesostigmata albergados por roedores neotropicais (Cricetidae e Echimyidae) e os possíveis fatores que os influenciam.

REFERÊNCIAS

- BENINDA-EMONDS, O.R.P.; CARDILLO, M.; JONES, K.E.; MACPHEE, R.D.E.; BECK, R.M.D.; GRENYER R.; PRICE S.A.; VOS R.A.; GITTLEMAN J.L.; PURVIS A. The delayed rise of present-day mammals. **Nature**, v. 446, p. 507-512, 2007.
- CARLETON, M.D.; MUSSER, G.G. Order Rodentia. In: WILSON, D.E.; REEDER, D.M. **Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference**. 3rd edition. Volume 2. Johns Hopkins University Press, Baltimore Maryland, pp. 745–1601, 2005.
- CHURAKOV, G.; SADASIVUNI, M.K.; ROSENBLOOM, K.R.; HUCHON, D.; BROSIUS, J.; SCHMITZ, J. Rodent Evolution: Back to the Root. **Molecular Biology and Evolution**, v. 27, p. 1315-1326, 2010.
- CRUZ, L.D.; FERNANDES, F.R.; LINHARES, A.X. Similarities among ectoparasite fauna of Sigmodontine rodents: phylogenetics and geographical influences. **Parasitology**, v. 139, p. 1749-1756, 2012.
- D'ELÍA, G. Phylogenetics of Sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the akodont group, and with additional comments on historical biogeography. **Cladistics**, v. 19, p. 307-323, 2003.
- DOWLING, A.P.G. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: systematic, ecology, and the evolution of parasitic associations. In: MORAND, S.; KRASNOV, B.R.; POULIN, R. **Micromammals and Macroparasites: from the evolutionary ecology to management**. Springer, Tokyo, pp. 103-117, 2006.
- DOWLING, A.P.G.; OCONNOR, B.M. Phylogeny of Dermanyssoidea (Acari: Parasitiformes) suggests multiple origins of parasitism. **Acarologia**, v. 50, p. 113-129, 2010.
- EVANS, D.E.; MARTINS, J.R.; GUGLIELMONE, A.A. A review of the ticks (Acari, Ixodida) of Brazil, their hosts and geographical distribution – 1. The state of Rio Grande do Sul, Southern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 95, p. 453-470, 2000.
- GETTINGER, D. Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the Cerrado Province of Central Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 24, p. 559-565, 1987.
- GETTINGER, D. Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. **Systematic & Applied Acarology**, v. 16, p. 145-159, 2011.
- GRAPHODATSKY, A.S.; TRIFONOV, V.A.; STANYON, R. The genome diversity and karyotype evolution of mammals. **Molecular Cytogenetics**, v. 4, p. 22 (1-16), 2011.

HAFNER, M.S.; PAGE, R.D.M. Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B**, v. 349, p. 77-83, 1995.

HUANG, L.Q.; GUO, X.G.; WU, D., ZHOU, D.H. Distribution and ecological niches of Gamasid mites (Acari: Mesostigmata) on small mammals in Southwest China. **Psyche**, v. 2010, p. 1-12, 2010.

HUTTERER, R. Order Erinaceomorpha. In: WILSON, D.E.; REEDER, D.M. **Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference**. 3rd edition. Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore Maryland, pp. 212–219, 2005a.

HUTTERER, R. Order Soricomorpha. In: WILSON, D.E.; REEDER, D.M. **Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference**. 3rd edition. Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore Maryland, pp. 220–311, 2005b.

KORALLO, N.P.; VINARSKI, M.V.; KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. **Diversity and Distributions**, v. 13, p. 353-360, 2007.

KRASNOV, B.R.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; VINARSKI, M.V.; SHENBROT, G.I.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Searching for general patterns in parasite ecology: host identity versus environmental influence on gamasid mite assemblages in small mammals. **Parasitology**, v. 135, p. 229-242.

LARESCHI, M.; KRASNOV, B.R. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. **Medical and Veterinary Entomology**, v. 24, p. 284-292, 2010.

LEITE, Y.L.R.; PATTON, J.L. Evolution of South American spiny rats (Rodentia, Echimyidae) the star-phylogeny hypothesis revisited. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 25, p. 455-464, 2002.

LINARDI, P.M.; KRASNOV, B.R. Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: host-related, parasite-related and environment-related factors. **Medical and Veterinary Entomology**, 2012 *in press*.

LINDQUIST, E.E.; KRANTZ, G.W.; WALTER, D.E. Order Mesostigmata. In: KRANTZ, G.W.; WALTER, D.E. **A Manual of Acarology**. 3rd edition. Texas Tech University Press, Texas, pp.124–232, 2009.

MARTINS, J.R.; SALOMÃO, E.L.; DOYLE, R.L.; ONOFRIO, V.; BARROS-BATTESTI, D.M.; GUGLIELMONE, A.A. *Haemaphysalis juxtakochi* Cooley, 1946 (Acari: Ixodidae) parasitando *Mazana nana* (Hensel, 1872) (Artiodactyla: Cervidae) no estado do Rio Grande do Sul. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 16, p. 171-173, 2007.

MARTINS-HATANO, F.; GETTINGER, D.; BERGALLO, H.G. Ecology and host specificity of Laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic forest area of Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 88, p. 36-40, 2002.

MARTINS-HATANO, F.; RAÍCES, D.S.; GAZÊTA, G.S.; SERRA-FREIRE, N.M.; GETTINGER, D.; BERGALLO, H.G. Community composition of laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with the nests and fur of *Cerradomys subflavus* (Wagner, 1984). **Journal of Natural History**, v. 45, p. 1679-1688, 2011.

MARTINS-HATANO, F.; GETTINGER, D.; MANHÃES, M. L.; BERGALLO, H.G. Morphometric variations of laelapine mite (Acari: Mesostigmata) populations infesting small mammals (Mammalia) in Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, p. 595-603, 2012.

NAVA, S.; LARESCHI, M. Ecological characterization of a community of arthropods parasitic of Sigmodontine rodents in the Argentinean Chaco. **Journal of Medical Entomology**, v. 49, p. 1276-1282, 2012.

PATERSON, A.M.; PALMA, R.L.; GRAY, R.D. How frequently do avian lice miss the boat? Implications for coevolutionary studies. **Systematic Biology**, v. 48, p. 214-223, 1999.

ROBBINS, R.G.; KARESH, W.B.; PAINTER, R.L.E.; ROSENBERG, S. Ticks of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodida: Ixodidae) from the White-lipped-peccaries, *Tayassu pecari*, in Northeastern Bolivia, with comments of host specificity. **Entomological News**, v. 109, p. 172-176, 1998.

ROMANENKO, S.A.; PERELMAN, P.L.; TRIFONOV, V.A.; GRAPHODATSKY, A.S. Chromosomal Evolution in Rodentia. **Heredity**, v. 108, p. 4-16, 2012.

SALMANE, I.; BRUMELIS, G. Species list and habitat preference of Mesostigmata mites (Acari, Parasitiformes) in Latvia. **Acarologia**, v. 50, p. 373-394, 2010.

SIMMONS, N.B. Order Chiroptera. In: WILSON, D.E.; REEDER, D.M. **Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference**. 3rd edition. Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore Maryland, pp. 312–529, 2005.

WEKSLER, M. Phylogeny of Neotropical oryzomyine rodents (Muridae: Sigmodontinae) based on the nuclear IRBP exon. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 29, p. 331-349, 2003.

WILSON D.E.; REEDER, D.M. **Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference**. 3rd edition. Volume 1. Johns Hopkins University Press, Baltimore Maryland, pp. 745–1601, 2005.

CAPÍTULO 1

Infracomunidades de ácaros ectoparasitos do roedor *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) em duas áreas de cerrado, São Paulo, Brasil.

RESUMO

Infracomunidades de parasitos podem resultar de processos completamente estocásticos, de processos sob influências da biologia do hospedeiro, bem como das interações entre as espécies parasitas. Este capítulo descreve o estudo das infracomunidades de ácaros parasitos da ordem Mesostigmata de duas populações do roedor *Oligoryzomys nigripes*, em ambientes de cerrado localizados na Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG) e Estação Experimental de Itirapina (EEI), no estado de São Paulo. De forma específica, foram investigadas as influências das características do hospedeiro (tamanho corporal e sexo) sobre as riquezas das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos, bem como a existência de padrões previsíveis das estruturas das infracomunidades. O modelo linear generalizado regressão quasipoisson foi utilizado para analisar a influência das características do hospedeiro sobre a riqueza de infracomunidade de parasitos. Para investigar a existência de padrões de estruturas, foram realizadas análises das distribuições de frequências das riquezas das infracomunidades, análises de aninhamento e análises dos padrões de coocorrências das espécies de parasitos, sendo utilizadas nestas análises o formalismo de modelos nulos. A regressão quasipoisson não detectou influências das características do hospedeiro sobre a riqueza de espécies das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos das populações de *O. nigripes*. Na EEMG, as distribuições das riquezas das infracomunidades de mesostigmatídeos indicaram a existência de infracomunidades aleatórias, ao passo que na EEI, as distribuições das riquezas indicaram a existência de infracomunidades estruturadas. Por outro lado, as análises de aninhamento indicaram que as infracomunidades de mesostigmatídeos são estruturadas nas duas populações de *O. nigripes*, porém as análises de padrões de coocorrências indicaram a existência de infracomunidades aleatórias na EEMG e infracomunidades estruturadas na EEI. Adicionalmente, as análises de padrões de coocorrências indicaram a existência de infracomunidades estruturadas nos hospedeiros fêmeas, ao passo que nos hospedeiros machos, as infracomunidades foram aleatórias. Por meio de uma análise conjunta dos padrões de estruturas, ficou evidente que as infracomunidades de mesostigmatídeos na EEMG organizaram-se de forma aleatória, possivelmente seguindo um processo de amostragem proporcional. Na EEI, a organização das infracomunidades de mesostigmatídeos deve ter sido influenciada principalmente pelas diferenças comportamentais e/ou imunológicas entre os sexos dos hospedeiros, com os indivíduos fêmeas representando o principal filtro ambiental para a organização das infracomunidades de mesostigmatídeos. A organização de infracomunidades de parasitos é

afetada tanto pela história de vida do hospedeiro e do parasito, quanto por processos que atuam em uma escala de tempo ecológica (capacidade de dispersão e qualidade do hospedeiro), havendo uma dificuldade em propor padrões gerais, principalmente devido à grande diversidade de espécies parasitas e hospedeiras envolvidas na região Neotropical.

Palavras-chave: aninhamento, coocorrência, mesostigmatídeos, modelos nulos, riqueza de espécies.

INTRODUÇÃO

Uma infracomunidade de parasitos corresponde ao conjunto de todos os indivíduos parasitos de diferentes espécies vivendo em um único indivíduo hospedeiro (BUSH; HOLMES, 1986; BUSH et al., 1997). Os parâmetros estruturais da infracomunidade, por exemplo, a riqueza, composição e abundância das espécies, podem resultar tanto de processos completamente estocásticos, quanto de processos que abrangem desde influências da biologia do hospedeiro sobre a aquisição e manutenção de espécies parasitas, bem como às interações intra e interespecíficas dos parasitos que exploram o hospedeiro (POULIN, 2007a).

Quando o processo de formação da infracomunidade é estocástico, o indivíduo hospedeiro adquire aleatoriamente as espécies parasitas disponíveis em seu hábitat e a estrutura da infracomunidade de parasitos pode resultar de um processo de amostragem proporcional, ou passiva (CORNELL; LAWTON, 1992; POULIN, 2007a), podendo variar entre os indivíduos hospedeiros de acordo com a probabilidade de infestações bem sucedidas, ou prevalência, das diferentes espécies parasitas (JANOVY et al., 1995; POULIN, 1996). Em organismos vertebrados, muitos estudos demonstram que estruturas aleatórias de infracomunidades de parasitos são comumente observadas (e.g. POULIN, 1996; MOUILLOT et al., 2003; BEHNKE, 2008); todavia, estas observações não são uma regra (POULIN, 2007b). Inúmeras características do hospedeiro, como por exemplo, tamanho corporal, idade e sexo, assim como aspectos fisiológicos e comportamentais relacionados a estas características, podem influenciar, de forma direta ou indireta, a estrutura das infracomunidades de parasitos.

Em uma população hospedeira, geralmente os indivíduos de tamanhos corporais maiores apresentam infracomunidades de parasitos que são mais ricas em espécies, que os indivíduos menores (e.g. GUÉGAN; HUGUENY, 1994; MUÑOZ; CRIBB, 2005; HARRISON et al., 2010). Segundo a hipótese da diversidade de habitats para aquisição de parasitos, a riqueza de espécies parasitas é diretamente proporcional ao tamanho da área de vida do indivíduo hospedeiro (BORDES et al., 2009). Esta hipótese é baseada na observação que indivíduos hospedeiros maiores têm necessidades energéticas mais elevadas, percorrendo diariamente áreas maiores em seu ambiente e, possivelmente, uma maior diversidade de habitats para suprir estas necessidades (McNAB, 1963; MACE; HARVEY, 1983). Visto que muitas espécies de parasitos apresentam estágios infectantes fora do hospedeiro, assim como distribuições espaciais e temporais heterogêneas (BUSH et al., 2001), o comportamento de

maior mobilidade de indivíduos hospedeiros maiores possibilita taxas de encontro mais elevadas com outros hospedeiros, bem como a inclusão de habitats mais heterogêneos em sua área de vida e, conseqüentemente, aumentando as chances de infestação por uma maior variedade de parasitos (NUNN et al., 2003).

Viés de parasitismo em relação à idade dos hospedeiros também é um fenômeno difundido entre populações hospedeiras de diversos organismos (e.g. JOHNSON et al., 2004; HAWLENA et al., 2005; ÁLVAREZ et al., 2006). Os processos subjacentes a este fenômeno geralmente remetem a dependência da eficiência do sistema imune à idade do hospedeiro, em que os níveis de resistência adquirida contra parasitos são mais baixos em indivíduos mais jovens e/ou nos indivíduos senescentes, ou somente nas coortes mais jovens (MØLLER; DE LOPE, 1999; KRASNOV et al., 2006a). Dessa forma, espera-se que os hospedeiros nestas classes etárias apresentem infracomunidades de parasitos com riquezas de espécies e/ou abundâncias mais elevadas. Todavia, se os indivíduos hospedeiros não adquirem imunidade com a idade, a estrutura da infracomunidade pode ser vista como resultado de um balanço entre as taxas de processos de recrutamento e mortalidade das espécies de parasitos (PRICE, 1987; POULIN, 2007a), em que indivíduos adultos possivelmente apresentam infracomunidades com estruturas diferentes daquelas de indivíduos jovens, pois um tempo de vida mais longo implica em um maior tempo de exposição aos parasitos disponíveis no ambiente.

Outra observação, muito comum entre organismos vertebrados, é um viés sexual em relação à incidência de parasitismo, com os hospedeiros machos geralmente sendo mais parasitados que as fêmeas (ZUK; McKEAN, 1996; KLEIN, 2004; KRASNOV et al., 2011). Esta tendência é geralmente atribuída a diferenças ecológicas (comportamentais) e/ou fisiológicas apresentadas pelos sexos. Por exemplo, em muitas espécies de vertebrados, os indivíduos machos apresentam uma maior mobilidade, percorrendo áreas maiores em suas atividades diárias, seja para forrageio, demarcação e/ou defesa de território (NUNN; DOKEY, 2006). Este comportamento aumenta a possibilidade de encontros com outros machos infectados, por conseguinte aumentando a possibilidade de infestações por parasitos.

Machos e fêmeas coespecíficos também diferem em suas respostas imunes inatas, com as fêmeas apresentando, geralmente, respostas imuno-inflamatórias mais elevadas que os machos (KLEIN, 2004). As respostas imuno-adquiridas são também tipicamente mais intensas em fêmeas que em machos (KLEIN, 2004). A hipótese prevalente para estas

diferenças imunológicas é que os hormônios sexuais influenciam o sistema imune, sendo que em machos observam-se efeitos imunossupressores dos andrógenos, principalmente a testosterona, ao passo que nas fêmeas, os estrógenos modulam a função imune contribuindo para a resistência contra infestações (ZUK; McKEAN, 1996; KLEIN, 2004). Devido a esta diferença, hospedeiros machos devem representar um recurso mais favorável para os parasitos que as fêmeas, albergando um maior número de espécies parasitas.

Os fatores mencionados acima não são mutuamente exclusivos e, geralmente, atuam de forma interativa na estruturação das infracomunidades de parasitos. Por exemplo, a estrutura da infracomunidade de parasitos pode resultar da influência da condição corporal de um indivíduo hospedeiro, sendo a condição corporal geralmente definida em relação ao seu tamanho corporal e idade (JAKOB et al., 1996; BIZE et al., 2008). Dessa forma, pode-se inferir que as estruturas das infracomunidades estejam relacionadas às qualidades dos indivíduos hospedeiros como habitats (hipótese do "hospedeiro bem nutrido"; CHRISTE et al., 2003; BIZE et al., 2008). A partir de uma perspectiva do parasito, indivíduos hospedeiros maiores e/ou adultos (boas condições corporais) representam um recurso nutricional melhor que os hospedeiros menores e/ou mais jovens (piores condições corporais). Assim, espera-se que as espécies parasitas estejam mais frequentes nos indivíduos adultos de boas condições, pois estes proporcionariam um maior retorno nutricional e reprodutivo (CHRISTE et al., 2003). Por outro lado, a eficiência de mecanismos de defesa antiparasitária utilizados pelos hospedeiros é diretamente proporcional as suas condições fisiológicas gerais (MØLLER, 2000); logo, hospedeiros de alta qualidade corporal seriam particularmente difíceis de colonizar e explorar. Por esta perspectiva, as espécies parasitas explorariam preferencialmente indivíduos hospedeiros mais jovens e em piores condições corporais, os quais apresentam uma menor eficiência nos mecanismos de defesa antiparasitária (CHRISTE et al., 1998). Sendo assim, uma relação inversa entre riqueza e/ou abundância de espécies parasitas e condição corporal é esperada.

Para as espécies parasitas, a população hospedeira representa um recurso de estrutura complexa, com os indivíduos apresentando uma heterogeneidade na suscetibilidade de infestações por espécies parasitas. Esta heterogeneidade, *per se*, possibilita a coexistência de espécies parasitas na população hospedeira, fornecendo "refúgios" que favorecem a manutenção delas (DOBSON, 1985). Isto se reflete principalmente nos padrões de distribuição dos indivíduos de uma espécie parasita na população hospedeira, os quais,

frequentemente, apresentam padrões de distribuição agregada e independência de associações, ou coocorrências, com outras espécies parasitas (HAUKISALMI; HENTTONEN, 1993; GOTELLI; ROHDE, 2002). No entanto, existem muitos exemplos de associações interespecíficas negativas e, em particular, associações interespecíficas positivas, que provavelmente afetam as interações interespecíficas e a coexistência de parasitos (LELLO et al., 2004; KRASNOV et al., 2005; TELLO et al., 2008).

Dois tipos de interações geralmente são mencionados para explicar os padrões de estruturas de infracomunidades de parasitos: competição interespecífica e facilitação aparente. A competição pode ocorrer de forma direta, tais como competição por locais de "anexação" e/ou competição por recursos dos hospedeiros (e.g. BUSH; MALENKE, 2008; RANDHAWA, 2012), ou de forma indireta, mediada via hospedeiro por meio da imunidade cruzada, em que a sensibilização e a resposta do sistema imune por uma espécie parasita pode levar a um decréscimo do sucesso de colonização por outras espécies parasitas (e.g. GALLIZZI et al., 2008; ULRICH; SCHMID-HEMPEL, 2012). A facilitação aparente é mediada via hospedeiro, em que a presença de uma espécie parasita pode enfraquecer o sistema de defesa do hospedeiro, possibilitando a colonização por outras espécies (e.g. LELLO et al., 2004; KARVONEN et al., 2009). Se a competição é um fator importante na estruturação das infracomunidades, espera-se que os competidores estejam distribuídos através das infracomunidades de modo que evitem, ou ao menos reduzam suas coocorrências. Por outro lado, se a facilitação é predominante, espera-se que as espécies parasitas estejam distribuídas de forma agregada através das infracomunidades (POULIN, 2001; KRASNOV et al., 2006b).

Junto com a distribuição de riquezas, a frequência de coocorrências de espécies parasitas em uma infracomunidade é um dos descritores mais importantes de sua estrutura, além de indicar os possíveis processos subjacentes a sua organização (GOTTELI, 2000; GOTELLI; ROHDE, 2002). Dessa forma, a coocorrência de espécies parasitas tem sido o foco de estudo em vários táxons (e.g. KEHR et al., 2000; MOUILLOT et al., 2005; TELLO et al., 2008;), e os resultados demonstram que as infracomunidades apresentam uma grande diversidade de estruturas, variando de infracomunidades aleatórias até infracomunidades completamente estruturadas, que apresentam um padrão previsível de segregação ou agregação de espécies.

Em relação às infracomunidades de artrópodes parasitos de pequenos mamíferos, em particular os roedores da região Paleártica, alguns estudos demonstraram padrões de estruturas agregadas de espécies (e.g. KRASNOV et al., 2006b; 2011). Os poucos estudos conduzidos na região Neotropical também demonstraram uma estrutura de infracomunidades agregadas (e.g. PRESLEY, 2007; TELLO et al, 2008, KRASNOV et al., 2010); todavia, levando em consideração a vasta heterogeneidade de paisagens da região Neotropical, bem como o fato de que as interações entre as espécies parasitas e hospedeiras ocorrem sobre uma paisagem complexa e espacialmente estruturada (THOMPSON, 2005), a universalidade do padrão de infracomunidades agregadas ainda permanece pouco entendida em pequenos mamíferos neotropicais (i.e. marsupiais e roedores).

Na região Neotropical, as espécies de ácaros Mesostigmata parasitas são comumente associadas a roedores e marsupiais, representando o grupo predominante de ectoparasitos nos indivíduos hospedeiros examinados (MARTINS-HATANO et al., 2002; DOWLING, 2006). As infracomunidades de mesostigmatídeos geralmente são ricas e diversas em espécies, com alta abundância de indivíduos (e.g. BARROS-BATTESTI et al., 1998; BITTENCOURT; ROCHA, 2003; LARESCHI; KRASNOV, 2010). Todavia, as estruturas de suas infracomunidades, bem como os fatores que podem influenciá-las permanecem pouco investigados. Este capítulo apresenta o estudo das estruturas das infracomunidades de ácaros mesostigmatídeos parasitos do roedor *Oligoryzomys nigripes* (Olfers 1818), investigadas em duas localidades de cerrado no estado de São Paulo, sudeste do Brasil. Especificamente, as questões investigadas foram: i) os fatores tamanho corporal e sexo do hospedeiro influenciam a riqueza da infracomunidade de ácaros mesostigmatídeos parasitos?; ii) existe um padrão previsível das estruturas das infracomunidades de ácaros mesostigmatídeos parasitos?

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O estudo foi conduzido em duas áreas de cerrado no estado de São Paulo, sudeste do Brasil: a Estação Experimental de Itirapina (EEI) (22°24'S, 47°82'W) e a Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG) (22°24'S, 47°15'W) (Figura 1). A EEI ocupa uma área de 3.212,81 ha, com altitudes de 700 a 827 m, ao passo que a EEMG ocupa uma área de 2.706,28 ha, com altitudes de 600 a 730 m. A distância entre as áreas é de aproximadamente

70 km e por isso, ambas apresentam um clima com duas estações bem definidas. Uma estação quente-úmida, que ocorre de outubro a março, e uma estação fria-seca, que ocorre de abril a setembro. A precipitação anual média na EEI é de 1.459 mm, com temperatura anual média de 22 °C, ao passo que a EEMG apresenta precipitação anual média de 1.430 mm e temperatura anual média de 21 °C (dados fornecidos pelas equipes das EEI e EEMG).

Coleta de dados

Os indivíduos do roedor *Oligoryzomys nigripes* foram capturados mensalmente de Fevereiro de 2009 a Junho de 2010, durante cinco noites consecutivas em cada área de estudo. As capturas foram realizadas com 80 armadilhas Sherman (dimensões: 7,5 × 9 × 23,5 cm), dispostas em 20 pontos aleatórios de captura em cada área de estudo. Cada ponto de captura consistiu de quatro armadilhas dispostas no chão e iscadas com batata-doce e pasta de amendoim, resultando em um esforço total de captura de 6.800 armadilhas em cada área. Cada indivíduo de *O. nigripes* capturado foi colocado em um recipiente de vidro e anestesiado com acetato de etila embebido em um pedaço de algodão. O indivíduo foi marcado com um brinco numerado, sua massa corporal medida por meio de um dinamômetro de mão Pesola® (precisão = 1 g) e seu gênero registrado. O roedor foi colocado em uma bandeja plástica de cor branca, tendo seu corpo escovado e vistoriado com o auxílio de pinças embebidas com acetato de etila para a remoção dos ácaros ectoparasitos. Os ácaros coletados de cada indivíduo hospedeiro foram colocados em frascos de vidro individuais com álcool 70%, rotulados com a numeração do brinco e sexo do hospedeiro, assim como data e local da coleta. Após este procedimento, o hospedeiro foi solto no mesmo ponto de captura. A identificação dos ácaros ectoparasitos foi realizada pela equipe do Dr. Gilberto Salles Gazêta no Laboratório de Referência Nacional em Vetores das Riquetsias — Instituto Oswaldo Cruz/FIOCRUZ. Os espécimes de ácaros foram depositados na Coleção de Artrópodes Vetores Ápteros de Importância em Saúde das Comunidades — Instituto Oswaldo Cruz. Este estudo foi realizado sob a autorização IBAMA – ICMbio 17679-1.

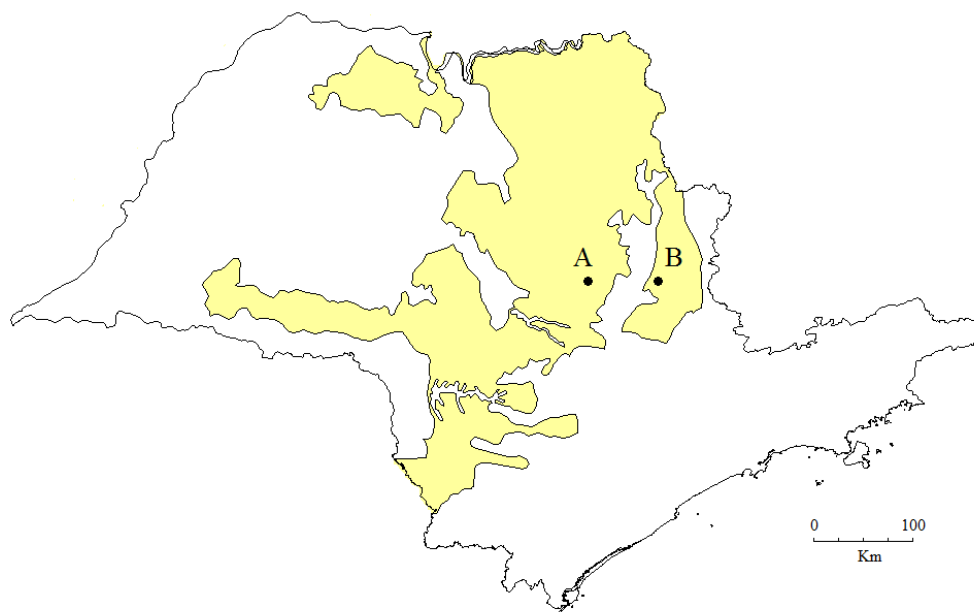


Figura 1. Mapa do Estado de São Paulo com os locais de estudo: A - Estação Experimental de Itirapina; B - Estação Experimental de Mogi-Guaçu. A área em amarelo no mapa representa a vegetação de cerrado.

Análise de dados

A riqueza de espécies de mesostigmatídeos parasitos de cada localidade foi estimada pelo número de espécies parasitas que ocorreram na amostra de hospedeiros, bem como por meio do modelo não paramétrico *Bootstrap* proposto por SMITH; VAN BELLE (1984). O modelo utiliza dados de todas as espécies coletadas para estimar a riqueza total (S_B) por meio de processos de reamostragem *bootstrap*, o que possibilita a comparação das riquezas de espécies entre localidades, mesmo que estas apresentem esforços amostrais desiguais. Neste estudo, a S_B média foi calculada a partir de 100 reamostragens *bootstrap* em cada localidade. Adicionalmente, a prevalência de cada espécie de mesostigmatídeo parasito foi estimada para toda a amostra de indivíduos hospedeiros e para cada sexo. A riqueza de espécies de cada infracomunidade de mesostigmatídeos parasitos foi estimada como o número de espécies de mesostigmatídeos parasitos por indivíduo de *O. nigripes*. Modelos lineares generalizados (MLG) foram utilizados para verificar a influência do sexo e tamanho corporal do indivíduo hospedeiro na riqueza da infracomunidade de parasitos. Embora o MLG regressão Poisson seja comumente utilizado para dados de contagem, seu uso é limitado quando os dados apresentam sobredispersão, quando a razão variância/média é maior que 1, ou subdispersão

quando a razão variância/média é menor que 1 (CAMERON; TRIVEDI, 1998). A distribuição de riquezas das infracomunidades de mesostigmatídeos em ambas as localidades, EEI e EEMG, apresentaram subdispersão ($s^2/\bar{x} = 0,483$; $s^2/\bar{x} = 0,458$ respectivamente). Um MLG adequado para estes tipos de dados é a regressão quasipoisson, pois o parâmetro de dispersão é livre (ZEILEIS et al., 2008) e não introduz vieses, sendo utilizado para modelar os efeitos do sexo e tamanho corporal sobre a riqueza de mesostigmatídeos. As análises foram realizadas utilizando-se o programa R 2.15.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012) no nível de significância de $\alpha = 0,05$.

Três descritores de estrutura das infracomunidades foram investigados, utilizando-se o formalismo de modelos nulos (GOTELLI; GRAVES, 1996). O primeiro descritor foi a distribuição de frequência das riquezas das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos. A riqueza de espécies é uma medida natural e intuitiva da estrutura de uma infracomunidade (GOTELLI; COLWELL, 2011), sendo que, se os indivíduos hospedeiros adquirem aleatoriamente as espécies parasitas disponíveis no ambiente, as frequências das riquezas das infracomunidades devem ser distribuídas de forma independente e aleatória. Dessa forma, a distribuição de riquezas observadas das infracomunidades foi comparada a dois modelos nulos frequentemente utilizados (POULIN, 2007a). O primeiro modelo nulo utilizado foi a distribuição de Poisson, geralmente utilizada para modelar eventos discretos e independentes, no caso a contagem de espécies parasitas por indivíduo hospedeiro. O segundo modelo nulo foi o proposto por JANOVY et al. (1995), em que combinações da prevalência de cada espécie parasita são utilizadas para gerar uma distribuição esperada de riqueza das infracomunidades. Em síntese, a distribuição é obtida por meio de um algoritmo de loteria múltipla, que calcula a frequência esperada de cada combinação possível de espécies parasitas através da soma de cada classe de riqueza, multiplicada pelo tamanho amostral de hospedeiros (ver JANOVY et al., 1995). Desvios destas distribuições esperadas podem resultar de vários processos tais como interações competitivas entre as espécies parasitas, ou uma heterogeneidade elevada entre a susceptibilidade dos hospedeiros às infestações. As distribuições de riquezas observadas foram comparadas às distribuições esperadas pelo teste de qui-quadrado ($\alpha = 0,05$) (JANOVY et al., 1995). As análises foram realizadas utilizando-se o programa R 2.15.1 (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2012).

O segundo descritor investigado foi a existência de subconjuntos previsíveis de espécies, ou aninhamentos, nos quais as espécies parasitas presentes em infracomunidades

pobres em espécies constituem subconjuntos próprios daquelas espécies presentes em infracomunidades ricas em espécies (PATTERSON; ATMAR, 1986; GUÉGAN; HUGUENY, 1994). Para verificar a existência de padrões aninhados, uma matriz de incidência foi construída para cada localidade estudada, em que as linhas representam as espécies de ácaros mesostigmatídeos, enquanto as colunas representam os indivíduos hospedeiros. A métrica NODF (ALMEIDA-NETO et al., 2008) foi utilizada como a medida da estrutura da matriz, devido a sua independência em relação às propriedades da matriz tais como tamanho, forma e preenchimento (ULRICH et al., 2009). NODF varia de 0 a 100, sendo que quanto maior o valor da métrica, mais forte o grau de aninhamento apresentado pela matriz. O valor de NODF observado foi calculado para cada matriz de incidência e comparado com o valor esperado calculado a partir de 10.000 matrizes simuladas aleatoriamente ($\alpha = 0,05$). As matrizes simuladas foram arranjadas por procedimentos de Monte Carlo, com o uso de dois modelos nulos. No primeiro modelo nulo, o algoritmo rearranja as ocorrências das espécies parasitas nas infracomunidades (indivíduos hospedeiros), mas conserva a soma total (riqueza) das linhas e colunas da matriz de incidência observada (*row sums fixed-column sums fixed* ou *fixed-fixed model*; CONNOR; SIMBERLOFF, 1979; GOTELLI, 2000). No segundo modelo nulo, somente a soma total das linhas da matriz de incidência observada é mantida, enquanto que as ocorrências das espécies parasitas nas colunas tornam-se equiprováveis (*row sums fixed-columns equiprobable* ou *fixed-equiprobable model*; PATTERSON; ATMAR, 1986; GOTELLI, 2000). As análises foram realizadas utilizando o programa NODF (ALMEIDA-NETO; ULRICH, 2011).

O terceiro descritor investigado foi o padrão de coocorrências (agregação ou segregação) das espécies de mesostigmatídeos parasitos nas infracomunidades. Para verificar a existência de padrões de coocorrências, matrizes de incidências foram construídas para cada localidade estudada, em que as linhas representam as espécies de ácaros mesostigmatídeos, enquanto as colunas representam os indivíduos hospedeiros. O índice *C-score* (STONE; ROBERTS, 1990) foi utilizado como uma medida das coocorrências de espécies e corresponde à média de *checkerboard* unidades (no caso, indivíduos hospedeiros) entre todos os pares de espécies parasitas possíveis observados na matriz de incidência. É uma métrica estatística poderosa e comumente utilizada para investigar as estruturas de infracomunidades (GOTELLI; ROHDE, 2002; KRASNOV et al., 2006b; TELLO et al, 2008). Quando as espécies apresentam um padrão de coocorrência segregado, espera-se que o valor observado do *C-score* (O) obtido a partir da matriz de incidência seja maior que o valor esperado (E)

obtido a partir das matrizes simuladas. Por outro lado, quando as espécies são agregadas, espera-se que o valor *C-score* observado seja menor que o valor esperado (GOTTELI, 2000; GOTTELI; ROHDE, 2002). O *C-score* observado foi calculado para cada matriz de incidência e comparado com o valor esperado calculado a partir de 10.000 matrizes simuladas aleatoriamente ($\alpha = 0,05$). As matrizes simuladas foram arranjadas por procedimentos de Monte Carlo, com o uso dos mesmos modelos nulos empregados na análise de aninhamento. Em cada localidade, os valores dos *C-scores* observados e esperados foram obtidos a partir de três matrizes de incidência: uma com todos os indivíduos hospedeiros, ou matriz geral, uma somente com os indivíduos machos e outra somente com os indivíduos fêmeas. Esta abordagem permitiu investigar possíveis influências do sexo do hospedeiro nos padrões de coocorrências das espécies parasitas nas infracomunidades. As análises foram realizadas utilizando o programa EcoSim 7.72 (GOTTELI; ENTSMINGER, 2012).

RESULTADOS

Durante o estudo, 58 indivíduos de *Oligoryzomys nigripes* (33 machos e 25 fêmeas) foram capturados na EEI, sendo viável a análise de apenas 50 infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos. Na EEMG, 33 indivíduos de *O. nigripes* (18 machos e 15 fêmeas) foram capturados, com 31 infracomunidades analisadas. No geral, a amostra de *O. nigripes* na EEI apresentou uma riqueza maior, com 12 espécies de mesostigmatídeos parasitos identificadas, ao passo que na EEMG, 8 espécies foram identificadas. Quando comparadas as riquezas estimadas pelo modelo *Bootstrap*, a EEI apresentou uma riqueza de mesostigmatídeos significativamente maior que a EEMG (S_B EEI = $11,19 \pm 1,41$; S_B EEMG = $7,74 \pm 0,96$; $t = 20,29$; g.l. 198; $P < 0,05$). Em ambas as localidades, as espécies parasitas com maior prevalência estimada foram *Laelaps paulistanensis* Fonseca, 1936 e *Mysolaelaps parvispinosus* Fonseca, 1936 (Tabela 1).

Em relação aos gêneros dos hospedeiros de *O. nigripes*, na EEI, os machos apresentaram uma riqueza de 11 espécies de mesostigmatídeos parasitos, com o ácaro *M. parvispinosus* sendo a espécie parasita de maior prevalência, ao passo que as fêmeas apresentaram uma riqueza de 8 espécies de mesostigmatídeos, sendo *L. paulistanensis* a espécie parasita com maior prevalência. Na EEMG, ambos machos e fêmeas apresentaram uma riqueza total de 8 espécies de mesostigmatídeos parasitos. Porém, nos machos, os ácaros

L. paulistanensis e *M. parvispinosus* foram as espécies com maior prevalência, ao passo que *L. paulistanensis* foi o ácaro parasito mais prevalente nas fêmeas (Tabela 1).

Tabela 1. Estimativas das prevalências das espécies de mesostigmatídeos parasitos coletadas em *Oligoryzomys nigripes* na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010.

Espécies	Fêmeas	Machos	Geral
EEI	n = 21	n = 29	n = 50
<i>Androlaelaps farenholzi</i> (Berlese, 1911)	0,57	0,31	0,42
<i>Androlaelaps rotundus</i> (Fonseca, 1936)	0,14	0,03	0,08
<i>Gigantolaelaps peruviana</i> (Ewing, 1933)	0,52	0,59	0,56
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i> Fonseca, 1939	0,14	0,10	0,12
<i>Laelaps differens</i> Fonseca, 1936	—	0,07	0,04
<i>Laelaps manguinhos</i> Fonseca, 1936	—	0,03	0,02
<i>Laelaps paulistanensis</i> Fonseca, 1936	0,81	0,83	0,82
<i>Laelaps thori</i> Fonseca, 1939	—	0,03	0,02
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i> Fonseca, 1936	0,76	0,86	0,82
<i>Ornithonyssus brasiliensis</i> (Fonseca, 1939)	—	0,03	0,02
<i>Ornithonyssus monteroi</i> (Fonseca, 1941)	0,05	—	0,02
<i>Ornithonyssus</i> sp.	0,19	0,24	0,22
EEMG	n = 15	n = 16	n = 31
<i>Androlaelaps fahrenholzi</i> (Berlese, 1911)	0,13	0,31	0,23
<i>Gigantolaelaps oudemansi</i> Fonseca, 1939	0,07	0,06	0,06
<i>Gigantolaelaps peruviana</i> (Ewing, 1933)	0,20	0,38	0,29
<i>Gigantolaelaps tiptoni</i> Furman, 1971	0,07	—	0,03
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i> Fonseca, 1939	0,33	0,13	0,23
<i>Laelaps paulistanensis</i> Fonseca, 1936	0,73	0,88	0,81
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i> Fonseca, 1936	0,67	0,88	0,77
<i>Ornithonyssus</i> sp.	—	0,06	0,03

Na EEI, as infracomunidades de mesostigmatídeos apresentaram uma riqueza média de 3,16 (desvio médio = 0,88) espécies, ao passo que na EEMG, a riqueza média das infracomunidades foi de 2,45 (desvio médio = 0,86) espécies. Considerando cada sexo de *O. nigripes*, na EEI, os machos hospedeiros apresentaram uma riqueza média de 3,14 (desvio médio = 0,93) espécies de mesostigmatídeos parasitos, ao passo que as fêmeas hospedeiras apresentaram uma riqueza média de 3,19 (desvio médio 0,81) espécies. Na EEMG, os machos hospedeiros apresentaram uma riqueza média de 2,69 (desvio médio = 0,64) espécies de mesostigmatídeos parasitos, ao passo que as fêmeas hospedeiras apresentaram uma riqueza

média de 2,2 (desvio médio = 1,01) espécies. O MLG regressão quasipoisson não detectou influências do tamanho corporal e do sexo dos hospedeiros roedores sobre a riqueza de espécies das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos em ambas as localidades EEI e EEMG (Tabela 2).

Na EEI, tanto a distribuição de Poisson, quanto o modelo nulo proposto por JANOVY et al. (1995) não se ajustaram à distribuição das riquezas de espécies das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos, indicando a existência de infracomunidades estruturadas nesta localidade (Tabela 3, Figura 2A). Por outro lado, na EEMG, ambos os modelos nulos utilizados ajustaram-se à distribuição das riquezas das infracomunidades, o que indica que os hospedeiros adquiriram os parasitos disponíveis no ambiente de forma aleatória e as infracomunidades de mesostigmatídeos parasitas podem resultar de um processo de amostragem proporcional (Tabela 3, Figura 2B).

As comparações dos valores da métrica NODF observados, com aqueles obtidos por meio dos dois modelos nulos utilizados, indicam a existência de uma estrutura de infracomunidades aninhadas de mesostigmatídeos parasitos na EEI (Tabela 4). Na EEMG, o mesmo resultado foi observado (Tabela 4), apesar da distribuição de frequência das riquezas das infracomunidades ser aleatória.

Tabela 2. Estimativas dos coeficientes do MLG regressão quasipoisson para a Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010.

Coeficientes	Estimativas	S.E.	t	P(> t)
EEI				
Intercepto	0,894	0,393	2,27	0,028
Tamanho (g)	0,012	0,017	0,7	0,487
Sexo	-0,108	0,504	-0,214	0,831
Tamanho*Sexo	0,002	0,021	0,12	0,905
EEMG				
Intercepto	0,526	0,279	1,882	0,071
Tamanho (g)	0,016	0,015	1,081	0,29
Sexo	0,342	0,475	0,721	0,477
Tamanho*Sexo	-0,011	0,023	-0,482	0,634

As diferenças significativas ($P < 0,05$) estão em vermelho.

Tabela 3. Teste de ajuste da distribuição de frequências da riqueza observada nas infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos de *O. nigripes* comparadas com os modelos nulos (Poisson e algoritmo de JANOVY et al. 1995) na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG), no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010.

	χ^2	g.l.	P
EEI			
Observado v.s. Poisson	20,66	6	0,002
Observado v.s. Janovy et al. 1995	39,41	6	< 0,001
EEMG			
Observado v.s. Poisson	8,53	4	0,074
Observado v.s. Janovy et al. 1995	6,44	4	0,169

As diferenças significativas ($P < 0,05$) estão em vermelho.

O valor do índice *C-score* observado obtido a partir da matriz geral de incidência na EEI foi significativamente maior que o valor esperado obtido a partir do modelo nulo *fixed-fixed*, indicando uma estrutura segregada das espécies de mesostigmatídeos parasitos nas infracomunidades. Entretanto, quando comparado ao valor esperado obtido a partir do modelo nulo *fixed-equiprobable*, a diferença não foi significativa, caracterizando que as coocorrências dos mesostigmatídeos parasitos são aleatórias (Tabela 5). Considerando as matrizes de incidência de cada sexo na EEI, o *C-score* observado obtido na matriz de hospedeiros machos não diferiu significativamente dos valores esperados obtidos a partir dos dois modelos nulos empregados, indicando coocorrências aleatórias dos mesostigmatídeos entre as infracomunidades parasitas de *O. nigripes* machos. Em relação às fêmeas de *O. nigripes*, o valor do *C-score* observado foi significativamente maior apenas em relação ao valor esperado obtido a partir do modelo nulo *fixed-fixed*, também indicando um padrão de segregação de espécies de mesostigmatídeos entre as infracomunidades das fêmeas hospedeiras (Tabela 5). Na EEMG, o valor de *C-score* observado obtido a partir da matriz geral de incidência não diferiu significativamente dos valores esperados obtidos por meio dos dois modelos nulos, indicando que os mesostigmatídeos coocorrem de forma aleatória entre as infracomunidades. Em relação aos sexos, os valores *C-score* observados obtidos a partir das matrizes de hospedeiros machos e fêmeas não foram diferentes dos valores esperados obtidos a partir dos dois modelos nulos empregados (Tabela 5).

Tabela 4. Análises de aninhamento da comunidade de ectoparasitos de *O. nigripes* na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e Estação Experimental de Mogi-Guaçu (EEMG).

	NODF	NODFS	S.D.	Z	<i>P</i> [Z(H ₀)]	L.I. 95%	L.S. 95%
EEI							
FF	46,41	48,54	0,81	-2,62	0,004	46,59	49,75
FE	46,41	56,76	3,36	-3,08	0,001	49,83	63,06
EEMG							
FF	45,43	48,72	1,41	-2,34	0,009	45,24	50,39
FE	45,43	54,30	4,90	-1,81	0,035	44,44	63,47

NODFS = média dos valores simulados de NODF; FF = *fixed-fixed model*; FE = *fixed-equiprobable model*. As diferenças significativas ($P < 0,05$) estão em vermelho.

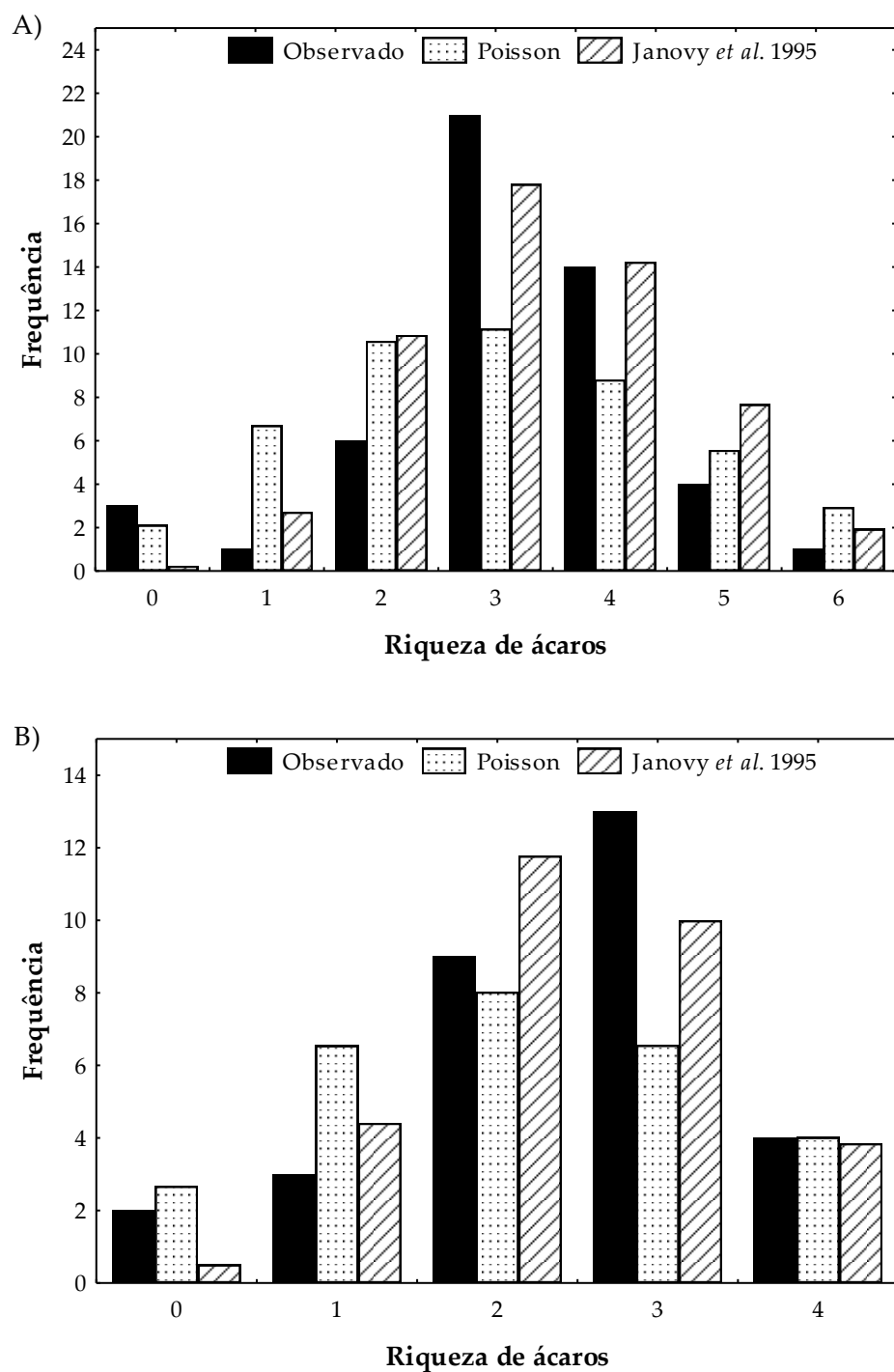


Figura 2. Distribuição da riqueza de espécies das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos de *O. nigripes*, no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010. A – Estação Experimental de Itirapina; B – Estação Experimental de Mogi-Guaçu.

Tabela 5. Sumário das análises de modelos nulos da coocorrência de ácaros ectoparasitos nos indivíduos de *O. nigripes* utilizando o *C-score*.

	Fêmeas				Machos				Geral			
	O	E	$P(O \leq E)$	$P(O \geq E)$	O	E	$P(O \leq E)$	$P(O \geq E)$	O	E	$P(O \leq E)$	$P(O \geq E)$
EEI												
FF	13,14	11,82	0,99	0,01	8,02	7,82	0,74	0,28	26,08	23,93	0,99	0,01
FE	13,14	11,49	0,86	0,15	8,02	9,72	0,09	0,91	26,08	26,19	0,47	0,53
EEMG												
FF	3,76	3,81	0,52	0,55	6,2	5,33	0,9	0,1	14,82	14,07	0,89	0,12
FE	3,76	5,16	0,10	0,90	6,2	5,08	0,8	0,2	14,82	15,15	0,44	0,57

O = valor observado; **E** = valor esperado; $P(O \leq E)$ = probabilidade de **O** ser menor que **E**; $P(O \geq E)$ = probabilidade de **O** ser maior que **E**. FF = *fixed-fixed model*; FE = *fixed-equiprobable model* As diferenças significativas ($P < 0,05$) estão em vermelho.

DISCUSSÃO

Riqueza total e prevalência

Grande parte do conhecimento sobre a riqueza e prevalência das espécies de mesostigmatídeos parasitos de *Oligoryzomys nigripes* provém de estudos realizados em áreas de floresta no sudeste do Brasil, frequentemente em remanescentes de Mata Atlântica, sendo registradas nas áreas estudadas de 5 a 10 espécies de mesostigmatídeos (e.g. LINARDI et al., 1987; BOSSI, 2003; NIERI-BASTOS et al, 2004). Quando comparadas às duas áreas, a riqueza de mesostigmatídeos parasitos observada em *O. nigripes* na EEI pode ser considerada alta, ao passo que na EEMG, a riqueza de espécies parasitas observada é semelhante aos resultados frequentemente encontrados nas populações de floresta de *O. nigripes*. Geralmente, três espécies de mesostigmatídeos parasitos apresentam maior prevalência nas populações de *O. nigripes*: *Gigantolaelaps wolffsohni*, Oudemans 1910, *Laelaps paulistanensis* e *Mysolaelaps parvispinosus*. Neste estudo, um padrão semelhante foi observado em ambas as populações de EEI e EEMG, com as espécies *L. paulistanensis* e *M. parvispinosus* apresentando as maiores estimativas de prevalência. A espécie *G. wolffsohni* não foi registrada, apesar do conhecimento desta interação para ambientes de cerrado (GETTINGER, 1987).

Uma possível explicação para estas diferenças e/ou semelhanças nos padrões de riqueza e prevalência de mesostigmatídeos parasitas pode estar na história evolutiva de *O. nigripes*. O gênero *Oligoryzomys* apresenta um pronunciado gradiente genético norte-sul no continente sul-americano, que, de modo geral, pode ser subdividido em dois grandes grupos: um clado mais basal Amazônico-Cerrado e um clado mais recente Pampa-Andino (MIRANDA et al., 2009). Este gradiente genético norte-sul é um forte suporte para a hipótese de que este grupo de roedores originou-se na região norte dos Andes, ocupando a região Amazônica e o Cerrado, para mais tarde ocupar as regiões mais ao sul e sudeste do continente sul-americano por volta de 3,7 a 1,5 milhões de anos atrás (MIRANDA et al., 2009; PALMA et al., 2010). A espécie *O. nigripes* está inserida no clado Amazônico-Cerrado. Logo, a partir de uma perspectiva filogeográfica da espécie, provavelmente as populações do cerrado devem ser mais antigas, e por isso apresentam uma maior riqueza de espécies de parasitos, adquirida seja por herança de populações ancestrais, ou por permuta de espécies parasitas com outras espécies hospedeiras (COMBES, 2001). Por outro lado, as populações de Mata Atlântica e regiões mais ao sul do continente devem ser mais recentes, e por isso apresentam uma menor

riqueza de espécies parasitas devido a processos análogos aos do efeito fundador. Todavia, *O. nigripes* ocupa uma grande variedade de ambientes além de florestas e cerrados no Brasil, ocorrendo desde ambientes de "chacos" no leste do Paraguai, até os Pampas no norte da Argentina e Uruguai (WEKSLER; BONVICINO, 2005). Esta ampla distribuição geográfica deve possibilitar o contato das populações locais com uma maior variedade de outras espécies hospedeiras e, por conseguinte, de suas espécies parasitas. Portanto, uma hipótese alternativa, em que as populações mais recentes de *O. nigripes* apresentem riquezas mais altas de espécies parasitas, não pode ser descartada.

Características do hospedeiro e estrutura das infracomunidades

Diversas hipóteses têm sido levantadas para explicar as estruturas observadas nas infracomunidades de espécies parasitas, muitas baseadas em características intrínsecas aos hospedeiros e seus aspectos relacionados (ver Introdução), como as causas proximais das estruturas de infracomunidades de parasitos. No entanto, em ambas as populações de *O. nigripes* investigadas neste estudo, as características analisadas, tamanho corporal e sexo dos indivíduos hospedeiros, não foram relacionadas às riquezas de suas infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos. A ausência desta relação não pode ser considerada um resultado atípico, visto que muitos estudos não detectaram a existência de uma relação entre características dos hospedeiros e as riquezas de espécies das infracomunidades parasitas (e.g. MOUILLOT et al., 2005; POULIN, 2007b). Mas, devido a alguns aspectos biológicos da espécie hospedeira, é de certa forma intrigante não observar a existência de tais relações. *Oligoryzomys nigripes* geralmente é classificada como uma espécie generalista em relação a sua utilização de habitats (e.g. VIEIRA, 2003; LIMA et al., 2010), assim como também apresenta diferenças comportamentais entre os sexos na utilização do ambiente, com os machos percorrendo áreas maiores que as fêmeas (PIRES et al., 2002; PÜTTKER et al., 2006). Estes aspectos possibilitariam um maior frequência de contatos com outros indivíduos hospedeiros coespecíficos ou de espécies diferentes, bem como com os parasitos disponíveis no ambiente. Esta espécie de roedor também apresenta um sistema de acasalamento promíscuo, em que os machos geralmente competem pelo acesso às fêmeas, sendo que a reprodução ocorre ao longo de todo o ano (EISENBERG; REDFORD, 1999). Dessa forma, os machos estariam sob a influência constante de hormônios sexuais, como por exemplo a

testosterona, que enfraquecem o sistema imune, e portanto, sujeitos a uma maior infestação por espécies parasitas.

Todas estas características apresentadas por *O. nigripes* são pressupostos que fundamentam as hipóteses geralmente levantadas para explicar a aquisição de espécies parasitas e as diferenças de riquezas entre as suas infracomunidades. De fato, um viés de parasitismo em relação ao sexo foi observado nestas populações de *O. nigripes* estudadas, com os hospedeiros machos apresentando maior abundância de piolhos (*Hoplopleura* spp.) que as fêmeas (FERNANDES et al., 2012). Um viés de parasitismo em relação ao sexo do hospedeiro também foi observado em outras espécies de roedores na região Neotropical. Em regiões da província de Buenos Aires, Argentina, os machos das espécies *Akodon azarae* (Fisher, 1829) e *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837) apresentaram estimativas de prevalências do carrapato *Ixodes loricatus* Neumann, 1899 e do mesostigmatídeo *Mysolaelaps microspinosus* Fonseca, 1936, respectivamente, maiores que as estimativas observadas nas fêmeas (LARESCHI, 2010). Todavia, somente as comparações intersexuais de prevalências talvez não sejam adequadas, pois as prevalências estimadas podem ser enviesadas pelas possíveis interações interespecíficas presentes nas infracomunidades.

Recentemente, LINARDI; KRASNOV (2012) investigaram as influências de fatores relacionados aos hospedeiros (riqueza de espécies hospedeiras da localidade), fatores relacionados aos parasitos (riqueza e abundância das espécies parasitas da localidade) e de fatores ambientais (temperatura do ar, precipitação, altitude e distância em relação ao Equador) sobre a riqueza e abundância de espécies de pulgas e ácaros mesostigmatídeos em algumas espécies de pequenos mamíferos. Os autores analisaram os dados obtidos de 37 localidades no Brasil e encontraram que nas infracomunidades, geralmente, a riqueza e abundância de espécies de pulgas e mesostigmatídeos foram afetadas por todos os fatores investigados. Todavia, as influências dos fatores diferiram entre os táxons, com a riqueza das infracomunidades de pulgas sendo mais dependente da diversidade de hospedeiros que as infracomunidades de mesostigmatídeos. Em particular para *O. nigripes*, referido pelos autores como *Oligoryzomys eliurus* (sinônimo júnior de *O. nigripes*, WEKSLER; BONVICINO, 2005), a riqueza média das infracomunidades de mesostigmatídeos foi proporcional à riqueza total de espécies destes ácaros parasitos observada na assembleia de espécies hospedeiras de cada localidade. De acordo com este resultado, LINARDI; KRASNOV (2012) inferiram que a organização das infracomunidades de mesostigmatídeos ocorre por meio de processos de

amostragem proporcional e que esta forma de organização pode ser a regra neste sistema parasito-hospedeiro (mesostigmatídeo-roedor) na região Neotropical.

Apesar da riqueza observada de espécies parasitas em uma infracomunidade conter informações sobre os aspectos de sua estrutura (JANOVY et al., 1995; POULIN, 2007a), somente este parâmetro não descreve muito a respeito das possíveis associações entre as espécies parasitas, bem como dos processos subjacentes às estruturas de suas infracomunidades (POULIN, 2007a). Dessa forma, uma investigação conjunta de padrões relacionados a estas estruturas talvez seja uma forma mais completa de inferir sobre as estruturas das infracomunidades de parasitos e as possíveis causas (proximais ou últimas) subjacentes a estas estruturas. Utilizando esta abordagem, observou-se que na EEMG, dois dos "descritores de estrutura" utilizados, a distribuição de frequência das riquezas das infracomunidades e padrões de coocorrências, não diferiram dos resultados esperados pelos seus respectivos modelos nulos, o que fornece uma forte evidência que as infracomunidades de parasitos desta população de *O. nigripes* são formadas por processos aleatórios. Por outro lado, as infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos de *O. nigripes* na EEMG apresentaram um padrão aninhado. Muitos estudos consideram a existência de um padrão de aninhamento, como um forte indício da existência de processos determinísticos na estruturação de infracomunidades (TIMI; POULIN, 2007); todavia, estes padrões podem ser resultados de simples processos de amostragem proporcional (amostragem passiva) (ver ULRICH et al., 2009). A adequação do modelo de distribuição de frequência proposto por JANOVY et al. (1995) à distribuição de frequência das riquezas das infracomunidades observadas, é um forte indício de que o processo de amostragem proporcional seja responsável pelo padrão aninhado das infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos da população de *O. nigripes* em EEMG, como proposto por LINARDI; KRASNOV (2012).

Na EEI, houve uma forte evidência que as infracomunidades de mesostigmatídeos parasitos desta população de *O. nigripes* são estruturadas por processos determinísticos, resultado contrário à suposição de LINARDI; KRASNOV (2012). Os três "descritores de estruturas" investigados, em sua maioria, diferiram significativamente de seus respectivos modelos nulos. Adicionalmente, os valores *C-score* obtidos das matrizes gerais e dos hospedeiros fêmeas indicam que as infracomunidades de mesostigmatídeos apresentam uma estrutura segregada. As exceções observadas ocorreram somente em relação às comparações entre os valores *C-score* no modelo nulo *fixed-equiprobable*, que indicaram ausências de

estruturas. O modelo nulo *fixed-equiprobable* é muito utilizado em análises de coocorrências de espécies parasitas (e.g. KRASNOV et al., 2006b; TELLO et al., 2008; KRASNOV et al., 2010), com seu emprego baseado na suposição de um realismo biológico mais adequado para os sistemas parasito-hospedeiro, já que este modelo não restringe o número de espécies parasitas que pode ser mantido por um indivíduo hospedeiro na população (GOTELLI; ROHDE, 2002). Em outras palavras, o modelo presume que todos os indivíduos na população hospedeira são equivalentes, o que de fato não parece biologicamente realista, visto que os indivíduos em uma população hospedeira apresentam diferenças na suscetibilidade a infestações por parasitos (OPPELT et al., 2010; ARDIA et al., 2011). Portanto, um modelo que preserve esta heterogeneidade entre os hospedeiros, como no caso do modelo nulo *fixed-fixed*, que preserva tanto as diferenças entre os hospedeiros no número de espécies parasitas, quanto as diferenças entre as espécies no número de indivíduos parasitados, parece mais adequado para as análises de coocorrências de espécies nos sistemas parasito-hospedeiro (GOTELLI; ROHDE, 2002).

Um questionamento que pode ser feito, a respeito do padrão encontrado nas infracomunidades parasitas de *O. nigripes* na EEI, é o da inconsistência entre o padrão de aninhamento e o padrão segregado de coocorrências de espécies de mesostigmatídeos. Em uma matriz aninhada, as ocorrências das espécies tendem a se sobrepor e compartilhar muitas células em comum, sendo que no caso extremo de um aninhamento perfeito, as espécies apresentariam uma sobreposição máxima em suas ocorrências, de forma que a composição de pequenas comunidades seria um subconjunto perfeitamente contido na composição de comunidades maiores (PATTERSON; ATMAR, 1986). Por outro lado, em uma matriz de ocorrências segregadas, as espécies tendem a ocorrer umas com as outras de maneira menos frequente, sendo que no caso extremo de uma matriz perfeitamente segregada, muitos pares de espécies formariam "tabuleiros" perfeitos e nunca coocorreriam em uma célula (*site*) (DIAMOND, 1975). Muitos autores sugerem que as métricas que descrevem estes padrões devam apresentar uma relação inversa (LEIBOLD; MIKKELSON, 2002; ALMEIDA-NETO et al., 2007), e de acordo com esta suposição, infracomunidades com estruturas aninhadas devem, por conseguinte, apresentar padrões agregados de coocorrências de espécies.

ULRICH; GOTELLI (2007) utilizaram matrizes artificiais para simular as condições de segregação, aninhamento e aleatoriedade de espécies frequentemente encontradas na natureza, para analisar as relações entre métricas de coocorrências e aninhamento de espécies.

Os autores demonstraram que de fato existe uma relação entre o grau de aninhamento e a coocorrência de espécies, porém o sinal da relação dependeu de como a matriz teste de incidência foi gerada. Nas matrizes teste obtidas por meio do modelo nulo *equiprobable models*, em que a amostragem de linhas e colunas apresentou distribuição uniforme, os níveis de aninhamento foram associados com baixos níveis de segregação de espécies, indo de encontro com a suposição de como estas duas métricas devem se comportar. Por outro lado, quando as matrizes teste foram obtidas por meio do modelo nulo *fixed models*, em que a amostragem de linhas e colunas apresentou uma distribuição log-normal da abundância de espécies, os níveis de aninhamento foram proporcionais aos níveis de segregação de espécies. Os autores apontam que o modelo nulo *fixed models* introduz restrições internas à estrutura da matriz, de forma que a relação entre aninhamento e coocorrência dependerá de como os totais gerais marginais para as matrizes são gerados.

Portanto, visto que o aninhamento e a segregação de espécies são padrões estruturais compatíveis, os mecanismos de organização atribuídos em comum a ambas as estruturas podem ser responsáveis pela estrutura segregada de espécies observada nas infracomunidades de mesostigmatídeos na EEI. Em comunidades de organismos de vida livre, a capacidade de dispersão e/ou mobilidade das espécies, a qualidade de habitats (ou filtros ambientais), assim como processos históricos e evolutivos, são processos atribuídos a estruturas aninhadas e padrões de coocorrências segregadas (ver ULRICH; GOTELLI, 2007; ULRICH et al., 2009). Em infracomunidades de parasitos, provavelmente processos que atuam em uma escala de tempo ecológica sejam responsáveis pelas estruturas das mesmas, como a capacidade de dispersão (ou mobilidade dos parasitos) e a qualidade dos hospedeiros como habitats (filtro ambiental).

Ácaros mesostigmatídeos dispersam-se principalmente por meio do indivíduo hospedeiro, sendo que para as espécies nidícolas, a dispersão é primariamente vertical entre hospedeiros da mesma espécie (parentais e filhotes) que usam o mesmo ninho (RADOVSKY, 1985; 1994). Portanto, pode-se presumir que a capacidade de dispersão dos mesostigmatídeos parasitos está relacionada à mobilidade do indivíduo hospedeiro. Como mencionado anteriormente, indivíduos machos de *O. nigripes* apresentam uma maior mobilidade que fêmeas (PIRES et al., 2002; PÜTTKER et al., 2006) e, devido ao sistema de acasalamento promíscuo associado a um ciclo reprodutivo anual (EISENBERG; REDFORD, 1999), os combates entre os machos por acesso às fêmeas devem ocorrer com frequência. Por

consequente, a troca de indivíduos ou espécies de mesostigmatídeos entre o grupo de machos da população deve ocorrer com uma maior frequência, o que impede, ou restringe, a atuação de processos estruturantes, como por exemplo, competição interespecífica, resultando em infracomunidades não estruturadas. Por outro lado, devido à menor mobilidade das fêmeas, as trocas de indivíduos ou espécies de mesostigmatídeos entre este grupo populacional devem ocorrer principalmente em dois momentos, no acasalamento e no período de cuidado parental, quando ocorre a transferência vertical dos parasitos (fêmea—prole). Adicionalmente, machos e fêmeas de *O. nigripes* podem representar habitats de diferentes qualidades para os mesostigmatídeos parasitos. Devido aos aspectos reprodutivos desta espécie de roedor, indivíduos machos devem apresentar defesas imunológicas menos eficientes que as fêmeas, pois estariam sob uma frequente influência de hormônios que enfraquecem o sistema imune (ZUK; McKEAN, 1996; KLEIN, 2004). Dessa forma, machos podem representar habitats mais propensos à colonização por parasitos, ao passo que o sistema imune das fêmeas representaria filtros ambientais para algumas espécies de mesostigmatídeos, resultando em infracomunidades com espécies segregadas.

A agregação de espécies ectoparasitas tem sido o padrão de organização frequentemente observado nas infracomunidades em roedores nas regiões do "Velho Mundo", principalmente em infracomunidades de pulgas (KRASNOV et al., 2006b; 2011a; 2011b). Supõe-se que os processos subjacentes às estruturas agregadas de espécies ectoparasitas nestas regiões estejam relacionados ao mecanismo de facilitação aparente, mediada via imunossupressão do hospedeiro e/ou a heterogeneidade entre os indivíduos hospedeiros em relação ao tamanho corporal, área de vida, ou comportamento, com os hospedeiros machos sendo os principais responsáveis pelas estruturas das infracomunidades (KRASNOV et al., 2005b; 2006b; 2011a).

Na Região Neotropical, o padrão de agregação de espécies ectoparasitas tem sido observado em infracomunidades de moscas ectoparasitas de morcegos (PRESLEY, 2007; 2011; TELLO et al., 2008). Mas, a existência de facilitação aparente como o mecanismo responsável pela estruturação das infracomunidades foi pouco evidente, sendo considerada a heterogeneidade dos hospedeiros como a causa mais plausível para explicar o padrão agregado das espécies nas infracomunidades de moscas ectoparasitas (PRESLEY, 2011). Em relação às espécies de roedores, as estruturas de infracomunidades de ectoparasitos foram investigadas em três espécies, até o momento: *Oecomys bicolor* (Tomes, 1860) (GOMES,

2009), *Oxymycterus rufus* (Fisher, 1814) e *Scapteromys aquaticus* Thomas, 1920 (KRASNOV et al., 2010).

KRASNOV et al. (2010) investigaram as infracomunidades de carrapatos, mesostigmatídeos e pulgas de sete espécies de roedores, sendo que as populações dos hospedeiros foram provenientes de regiões da África do Sul, oeste da Sibéria e norte da Argentina, representando os continentes africano, asiático e sul-americano, respectivamente. Nas populações de *O. rufus*, o padrão de agregação de espécies foi predominante nas infracomunidades de pulgas. Para os mesostigmatídeos, houve uma predominância de infracomunidades não estruturadas nas populações do roedor, sendo que as poucas infracomunidades estruturadas apresentaram tanto padrões de agregação, quanto padrões de segregação de espécies. Nas populações de *S. aquaticus*, somente infracomunidades de mesostigmatídeos foram investigadas e houve uma predominância de infracomunidades não estruturadas, enquanto que as poucas infracomunidades com estruturas apresentaram agregação de espécies. Quando comparados às outras infracomunidades de ectoparasitos das demais espécies de roedores estudadas, as infracomunidades de pulgas e mesostigmatídeos de *O. rufus* e *S. aquaticus* apresentaram a menor frequência de detecção de estruturas.

O padrão geral de agregação de espécies observado por KRASNOV et al. (2010), assim como os padrões de agregação previamente observados em outros estudos, levaram os autores à suposição que o padrão de agregação de espécies é o resultado típico nas infracomunidades de ectoparasitos de roedores. Todavia, GOMES (2009) investigou as infracomunidades de mesostigmatídeos de uma população de *O. bicolor* da Ilha do Mutum, Paraná-Brasil, e observou que as infracomunidades apresentaram um padrão de segregação de espécies, semelhante ao padrão observado nas infracomunidades de *O. nigripes* na EEI. Baseando-se na comparação do índice *C-score* ($O > E$), a autora considerou a competição interespecífica como o mecanismo responsável pela organização da estrutura das infracomunidades. Porém, o valor *C-score per se*, demonstra apenas se a estrutura de uma comunidade apresenta segregação, agregação ou nenhuma associação entre os padrões de coocorrência das espécies (GOTELLI, 2000).

Considerando os diferentes padrões de estruturas das infracomunidades de mesostigmatídeos observados nas espécies de roedores, supõe-se que a organização das infracomunidades deve ser afetada pela interação entre as histórias de vida de parasitos e hospedeiros, sendo que os efeitos da história de vida das espécies parasitas explicam as

diferenças na organização das infracomunidades entre espécies parasitas de táxons diferentes explorando o mesmo hospedeiro, ao passo que o efeito da história de vida das espécies hospedeiras, explicam as diferenças na organização de espécies parasitas de mesmo táxon explorando espécies hospedeiras diferentes (MOUILLOT et al., 2005; KRASNOV et al., 2010). Dessa forma, em muitos casos, a proposição de padrões gerais para infracomunidades de ectoparasitos pode ter suas complicações, principalmente devido à grande diversidade de espécies parasitas e hospedeiras envolvidas na região Neotropical.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.G.JR; LEWINSOHN, T.M. On nestedness analyses: rethinking matrix temperature and anti-nestedness. **Oikos**, v. 116, p. 716-722, 2007.
- ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.G.; GUIMARÃES, P.G.JR; LOYOLA, R.D.; ULRICH, W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, v. 117, p. 1227-1239, 2008.
- ALMEIDA-NETO, M.; ULRICH, W. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. **Environmental Modelling & Software**, v. 26, p. 173-178, 2011.
- ÁLVAREZ, M.F.; CORDEIRO, J.A.; LEIRO, J.M.; SANMARTÍN, M.L. Influence of host age and sex on the helminth fauna of the yellow-legged gull (*Larus michahellis*) in Galicia (Northwestern Spain). **Journal of Parasitology**, v. 92, p. 454-458, 2006.
- ARDIA, D.R., PARMENTIER, H.K., VOGEL, L.A. The role of constraints and limitation in driving individual variation in immune response. **Functional Ecology**, v. 25, p. 61-73, 2011.
- BARROS-BATTESTI, D.M.; ARZUA, M.; LINARDI, P.M.; BOTELHO, J.R.; SBALQUEIRO, I.J. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from Tijucas do Sul, State of Paraná, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 93, p. 719-725, 1998.
- BEHNKE, J.M. Structure in parasite component communities in wild rodents: predictability, stability, associations and interactions or pure randomness? **Parasitology**, v. 135, p. 751-766, 2008.
- BITTENCOURT, E.B.; ROCHA, C.F.D. Host-ectoparasite specificity in a small mammal community in a area of Atlantic Rain Forest (Ilha Grande, State of Rio de Janeiro), southeastern of Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 793-798, 2003.
- BIZE, P.; JEANNERET, C.; KLOPFENSTEIN, A.; ROULIN, A. What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. **American Naturalist**, v. 171, p. 107-118, 2008.
- BORDES, F.; MORAND, S.; KELT, D.A.; VAN VUREN, D.H. Home range and parasite diversity in mammals. **American Naturalist**, v. 173, p. 467-474, 2009.
- BOSSI, D.E.P. **Associações entre artrópodes e pequenos mamíferos silvestres de três áreas serranas do Sudeste brasileiro**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 166 pp., 2003.
- BUSH, A.O.; HOLMES, J.C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. **Canadian Journal of Zoology**, v. 64, p. 132-141, 1986.

BUSH, A.O.; LAFFERTY, K.D.; LOTZ, J.M.; SHOSTAK, A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **Journal of Parasitology**, v. 83, p. 575-583, 1997.

BUSH, A.O.; FERNÁNDEZ, J.C.; ESCH, G.W.; SEED, J.R. **Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites**. Cambridge University Press, Cambridge, 566 pp., 2001.

BUSH, S.E.; MALENKE, J.R. Host defence mediates interspecific competition in ectoparasites. **Journal of Animal Ecology**, v. 77, p. 558-564, 2008.

CAMERON, A.C.; TRIVEDI, P.K. **Regression analysis of count data**. Cambridge University Press, Cambridge, 432 pp, 1998.

CHRISTE, P.; MØLLER, A.P.; DE LOPE, F. Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. **Oikos**, v. 83, p. 175-179, 1998.

CHRISTE, P.; GIORGI, M.S.; VOGEL, P.; ARLETTAZ, R. Differential species-specific ectoparasitic mite intensities in two intimately coexisting sibling bat species: resource-mediated host attractiveness or parasite specialization? **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 866-872, 2003.

COMBES, C. **Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions**. University Chicago Press, Chicago, 728 pp., 2001.

CONNOR, E.H.; SIMBERLOFF, D. The assembly of species communities: change or competition? **Ecology**, v. 60, p. 1132-1140, 1979.

CORNELL, H.V.; LAWTON, J.H. Species interactions, local and regional processes, and limits of the richness of ecological communities: a theoretical perspective. **Journal of Animal Ecology**, v. 61, p. 1-12, 1992.

DIAMOND, J.M. Assembly of species communities. In: CODY, M.L.; DIAMOND, J.M. **Ecology and evolution of communities**. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, pp. 342-444, 1975.

DOBSON, A.P. The population dynamics of competition between parasites. **Parasitology**, v. 91, p. 317-347, 1985.

DOWLING, A.P.G. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: systematics, ecology, and the evolution of parasitic associations. In: MORAND, S.; KRASNOV, B.R.; POULIN, R. **Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management**. Springer, Tokyo, pp. 103-118, 2006.

EISENBERG, J.F.; REDFORD, K.H. **Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics, v.3**. University of Chicago Press, Chicago, 609 pp., 1999.

FERNANDES, F.R.; CRUZ, L.D.; LINHARES, A.X. Effects of sex and locality on the abundance of lice on the wild rodent *Oligoryzomys nigripes*. **Parasitology Research**, v. 111, p. 1701-1706, 2012.

GALLIZZI, K.; GERN, L.; RICHNER, H. A flea-induced pre-hatching maternal effect modulates tick feeding behaviour on great tit nestlings. **Functional Ecology**, v. 22, p. 94-99, 2008.

GETTINGER, D. Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the cerrado province of Central Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 24, p. 559-565, 1987.

GOMES, M.M.A. **Estrutura das comunidades de artrópodos ectoparasitos em pequenos mamíferos na Ilha Mutum, Porto Rico, Paraná**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Cuiabá, 71 pp., 2009.

GOTELLI, N.J. Null model analysis of species co-occurrences patterns. **Ecology**, v. 81, p. 2606-2621, 2000.

GOTELLI, N.J.; GRAVES, G.R. **Null models in ecology**. Smithsonian Institute Press, Washington. 368 pp. 1996.

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

GOTELLI, N.J.; COLWELL, R.K. Estimating species richness. In: MAGURRAN, A.E.; MCGILL, B.J. **Biological diversity: frontiers in measurement and assessment**. Oxford University Press, New York, pp. 39-54, 2011.

GOTELLI, N.J.; ENTSMINGER, G.L. EcoSim: null models software for ecology, version 7.72. Acq. Int. Inc. disponível em: <http://www.uvm.edu/~ngotelli/EcoSim/EcoSim.html>.

GUÉGAN, J.F.; HUGUENY, B. A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure. **Oecologia**, v. 100, p. 184-189, 1994.

HARRISON, A.; SCANTLEBURY, M.; MONTGOMERY, W.I. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. **Oikos**, v. 119, p. 1099-1104, 2010.

HAUKISALMI, V.; HENTTONEN, H. Coexistence in helminths of the bank vole *Clethrionomys glareolus*. I. Patterns of co-occurrence. **Journal of Animal Ecology**, v. 62, p. 221-229, 1993.

HAWLENA, H.; ABRAMSKY, Z.; KRASNOV, B.R. Age-biased parasitism and density-dependent distribution of fleas (Siphonaptera) on a desert rodent. **Oecologia**, v. 146, p. 200-208, 2005.

JAKOB, E.M.; MARSHALL, S.D.; UETZ, G.W. Estimating fitness: a comparison of body condition indices. **Oikos**, v. 77, p. 61-67, 1996.

JANOVY, J.; CLOPTON, R.E; CLOPTON, D.A.; SNYDER, S.D.; EFTING, A.; KREBS, L. Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasites species in an assemblage. **Ecological Modelling**, v. 77,p. 189-196, 1995.

JOHNSON, M.W.; NELSON, P.A.; DICK, T.A. Structuring mechanisms of yellow perch (*Perca flavescens*) parasite communities: host age, diet, and local factors. **Canadian Journal of Zoology**, v. 82, p. 1291-1301, 2004.

KARVONEN, A.; SEPPÄLÄ, O.; VALTONEN, E.T. Host immunization shapes interspecific associations in trematode parasites. **Journal of Animal Ecology**, v. 78, p. 945-952, 2009.

KEHR, A.I.; MANLY, B.F.J.; HAMANN, M.I. Coexistence of helminth species in *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) from Argentina subtropical area: influence of biotic and abiotic factors. **Oecologia**, v. 125, p. 549-558, 2000.

KLEIN, S.L. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. **Parasite Immunology**, v. 26, p. 247-264, 2004.

KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I.S.; SHENBROT, G.I.; POULIN, R. Covariance in species diversity and facilitation among non-interactive parasite taxa: all against the host. **Parasitology**, v. 131, p. 557-568, 2005a.

KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G.I.; KHOKHLOVA, I.S.; POULIN, R. Abundance patterns and coexistence processes in communities of fleas parasitic on small mammals. **Ecography**, v. 28, p. 453-464, 2005b.

KRASNOV, B.R.; STANKO, M.; MORAND, S. Age-dependent flea (Siphonaptera) parasitism in rodents: a host's life history matters. **Journal of Parasitology**, v. 92, p. 242-248, 2006a.

KRASNOV, B.R.; STANKO, M.; MORAND, S. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. **Journal of Animal Ecology**, v. 75, p. 1330-1339, 2006b.

KRASNOV, B.R.; MATTHEE, S.; LARESCHI, M.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; VINARSKI, M.V. Co-occurrence of ectoparasites on rodent hosts: null model analyses of data from three continents. **Oikos**, v. 119, p. 120-128, 2010.

KRASNOV, B.R.; STANKO, M.; MATTHEE, S.; LAUDISOIT, A.; LEIRS, H.; KHOKHLOVA, I.S.; KORALLO-VINARSKAYA, N.P.; VINARSKI, M.V.; MORAND, S. Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. **Oecologia**, v. 166, p. 1099-1110, 2011a.

KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; KHOKHLOVA, I.S. Aggregative structure is the rule in communities of fleas: null model analysis. **Ecography**, v. 34, p. 751-761, 2011b.

LARESCHI, M. Ectoparasite occurrence associated with males and females of wild rodents *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse) and *Akodon azarae* (Fischer) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the Punta Lara Wetlands, Argentina. **Neotropical Entomology**, v. 39, p. 818-822, 2010.

LARESCHI, M.; KRASNOV, B.R. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. **Medical and Veterinary Entomology**, v. 24, p. 284-292, 2010.

LEIBOLD, M.A.; MIKKELSON, G.M. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. **Oikos**, v. 97, p. 237-250, 2002.

LELLO, J.; BOAG, B.; FENTON, A.; STEVENSON, I.R.; HUDSON, P.J. Competition and mutualism among the gut helminths of a mammalian host. **Nature**, v. 428, p. 840-844, 2004.

LIMA, D.O.; AZAMBUJA, B.O.; CAMILLOTI, V.L.; CÁCERES, N.C. Small mammal community structure and microhabitat use in the austral boundary of the Atlantic Forest, Brazil. **Zoologia**, v. 27, p. 99-105, 2010.

LINARDI, P.M.; TEIXEIRA, V.P.; BOTELHO, J.R.; RIBEIRO, L.S. Ectoparasitos de roedores em ambientes silvestres do município de Juiz de Fora, Minas Gerais. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 82, p. 137-139, 1987.

LINARDI, P.M.; KRASNOV, B.R. Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: host-related, parasite-related and environment-related factors. **Medical and Veterinary Entomology**, 2012, *in press*.

MACE, G.M.; HARVEY, P.H. Energetic constraints on home-range size. **American Naturalist**, v. 121, p. 120-132, 1983.

MARTINS-HATANO, F.; GETTINGER, D.; BERGALLO, H.G. Ecology and host specificity of lelapine mites (Acari: Lelapidae) of small mammals in an Atlantic Forest area of Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 88, p. 36-40, 2002.

McNAB, B.K. Bioenergetics and the determination of home range size. **American Naturalist**, v. 97, p. 133-140, 1963.

MIRANDA, G.B.; OLIVEIRA, L.F.B.; ANDRADES-MIRANDA, J.; LANGGUTH, A.; CALLEGARI-JAQUES, S.M.; MATTEVI, M.S. Phylogenetic and phylogeographic patterns in sigmodontine rodents of the genus *Oligoryzomys*. **Journal of Heredity**, v. 100, p. 309-321, 2009.

MØLLER, A.P. Survival and reproductive rate of mites in relation to resistance of their barn swallow hosts. **Oecologia**, v. 124, p. 351-357, 2000.

MØLLER, A.P.; DE LOPE, F. Senescence in a short-lived migratory bird: age-dependent morphology, migration, reproduction and parasitism. **Journal of Animal Ecology**, v. 68, p. 163-171, 1999.

MOUILLOT, D.; GEORGE-NASCIMENTO, M.; POULIN, R. How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, p. 757-764, 2003.

MOUILLOT, D.; GEORGE-NASCIMENTO, M.; POULIN, R. Richness, structure and functioning in metazoan parasite communities. **Oikos**, v. 109, p. 447-460, 2005.

MUÑOZ, G.; CRIBB, T.H. Infracommunity structure of parasites of *Hemigymnus melapterus* (Pisces: Labridae) from Lizard Island, Australia: the importance of habitat and parasite body size. **Journal of Parasitology**, v. 91, p. 38-44, 2005.

NUNN, C.L.; ALTIZER, S.; JONES, K.E.; SECHREST, W. Comparative tests of parasites species richness in primates. **American Naturalist**, v. 162, p. 597-614, 2003.

NUNN, C.L.; DOKEY, A.T.W. Ranging patterns and parasitism in primates. **Biology Letters**, v. 2, p. 351-354, 2006.

OPPELT, C.; STARKLOFF, A.; RAUSCH, P.; VON HOLST, D., RO DEL, H.G. Major histocompatibility complex variation and age-specific endoparasite load in subadult European rabbits. **Molecular Ecology**, v. 19, p. 4155-4167, 2010.

PALMA, R.E.; RODRÍGUEZ-SERRANO, E.; RIVERA-MILLA, E.; HERNADEZ, C.E.; SALAZAR-BRAVO, J.; CARMA, M.I.; BELMAR-LUCERO, S.; GUTIERREZ-TAPIA, P.; ZEBALLOS, H.; YATES, T.L. Phylogenetic relationships of the pygmy rice rats of the genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia: Sigmodontinae). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 160, p. 551-566, 2010.

PATTERSON, B.D.; ATMAR, W. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 28, p. 65-82, 1986.

PIRES, A.S.; LIRA, P.K.; FERNADEZ, F.A.S.; SCHITTINI, G.M.; OLIVEIRA, L.C. Frequency of movements of small mammals among Atlantic Coastal Forest fragments in Brazil. **Biological Conservation**, v. 108, p. 229-237, 2002.

POULIN, R. Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. **Oecologia**, v. 105, p. 545-551, 1996.

POULIN, R. Interactions between species and the structure of helminth communities. **Parasitology**, p. S3-S11, 2001.

POULIN, R. **Evolutionary Ecology of Parasites**, 2^a ed. Princeton University Press, Princeton, 332 pp, 2007a.

POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, p. 763-776, 2007b.

PRESLEY, S.J. Streblid bat fly assemblage structure on Paraguayan *Noctilio leporinus* (Chiroptera: Noctilionidae): nestedness and species co-occurrence. **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 409-417, 2007.

PRICE, P.W. Evolution in parasite communities. **International Journal for Parasitology**, v. 17, p. 203-208, 1987.

PÜTTKER, T.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Movement distances of five rodents and two marsupial species in forest fragments of the Coastal Atlantic Rainforest, Brazil. **Ecotropica**, v. 12, p. 131-139, 2006.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: a language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, 2012. disponível em: <http://www.r-project.org/>.

RADOVISKY, F.J. Evolution of mammalian mesostigmatid mites. In: KIM, K.C. **Coevolution of parasitic arthropods and mammals**. Wiley, New York, pp. 441-504, 1985.

RADOVISKY, F.J. The evolution of parasitism and the distribution of some dermanyssoid mites (Mesostigmata) on vertebrate hosts. In: HOUCK, M.A. **Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns**. Springer, New York, pp. 186-217, 1994.

RANDHAWA, H.S. Numerical and functional responses of intestinal helminths in three rajid skates: evidence for competition between parasites? **Parasitology**, v. 139, p. 1784-1793, 2012.

SMITH, E.P.; VAN BELLE, G. Nonparametric estimation of species richness. **Biometrics**, v. 40, p. 119-129, 1984.

STONE, L.; ROBERTS, A. The checkerboard score and species distributions. **Oecologia**, v. 85, p. 74-79, 1990.

TELLO, J.S.; STEVENS, R.D.; DICK, C.W. Patterns of species co-occurrence and density compensation: a test for interspecific competition in bat ectoparasites infracommunities. **Oikos**, v. 117, p. 693-702, 2008.

THOMPSON, J.N. **The geographic mosaic of coevolution**. University of Chicago Press, Chicago. 443 pp., 2005.

TIMI, J.T.; POULIN, R. Different methods, different results: temporal trends in the study of nested subset patterns in parasite communities. **Parasitology**, v. 135, p. 131-138, 2007.

ULRICH, W.; GOTELLI, N.J. Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence. **Oikos**, v. 116, p. 2053-2061, 2007.

ULRICH, W.; ALMEIDA-NETO, M.; GOTELLI, N.J. A consumer's guide to nestedness analysis. **Oikos**, v. 118, p. 3-17, 2009.

ULRICH, Y.; SCHMID-HEMPEL, P. Host modulation of parasite competition in multiple infections. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 279, p. 2982-2989, 2012.

VIEIRA, M.V. Seasonal niche dynamics in coexisting rodents of the Brazilian Cerrado. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 38, p. 7-15, 2003.

WEKSLER, M.; BONVICINO, C.R. Taxonomy of pigmy rice rats genus *Oligoryzomys* Bangs, 1900 (Rodentia, Sigmodontinae) of the Brazilian Cerrado, with the description of two new species. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 63, p. 113-130, 2005.

ZEILEIS, A.; KLEIBER, C.; JACKMAN, S. Regression models for count data in R. **Journal of Statistical Software**, v. 27, p. 1-25, 2008.

ZUK, M.; McKEAN, K.A. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. **International Journal for Parasitology**, v. 26, p. 1009-1024, 1996.

CAPÍTULO 2

Similaridades de comunidades de ácaros mesostigmatídeos parasitos de roedores neotropicais: influências das distâncias geográficas, composição de espécies hospedeiras e do ambiente

RESUMO

Muitos estudos têm documentado um decréscimo das similaridades entre comunidades parasitas à medida que as distâncias geográficas entre elas aumentam. Três mecanismos não mutuamente exclusivos têm sido sugeridos para explicar este fenômeno: processos baseados na teoria do nicho; relação entre a configuração espacial e a natureza da paisagem com as taxas de dispersão dos organismos entre as localidades; e a teoria neutra. Os resultados provenientes destes estudos indicam que as similaridades entre as comunidades parasitas são direcionadas por processos baseados na teoria do nicho. Todavia, a maioria destes estudos foi conduzida em locais nas regiões Neártica e Paleártica, sendo que o conhecimento de padrões biogeográficos em comunidades parasitas na região Neotropical continua escasso. Dessa forma, este estudo teve como objetivo investigar as similaridades entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos, bem como entre as comunidades compostas de algumas localidades do continente sul-americano. No geral, as similaridades entre as comunidades componentes e entre as comunidades compostas foram baixas. A distância geográfica, a dissimilaridade ambiental e a composição das faunas hospedeiras não influenciaram as similaridades composicionais entre as comunidades componentes investigadas, com exceção das comunidades componentes de *Oligoryzomys nigripes*, cujas similaridades foram diretamente proporcionais com o aumento da distância geográfica e com o aumento das similaridades das faunas hospedeiras entre as localidades. Em relação às comunidades compostas, as similaridades das faunas hospedeiras entre as localidades foi o único fator relacionado às similaridades entre estas comunidades parasitas, apresentando uma relação positiva. Os resultados obtidos indicam padrões e processos semelhantes aos observados em comunidades de mesostigmatídeos na região Paleártica, sendo plausível que processos baseados na teoria do nicho ecológico direcionem as similaridades entre estas comunidades parasitas. Todavia, os baixos valores de similaridades composicionais entre as comunidades indicam uma baixa taxa de dispersão de hospedeiros entre as localidades, o que torna igualmente plausível, que outros processos sejam subjacentes à organização dos padrões observados.

Palavras-chave: comunidade componente, comunidade composta, similaridade, mesostigmatídeos, parasitismo.

INTRODUÇÃO

Em Parasitologia, as comunidades de parasitas são tradicionalmente dispostas de forma hierárquica (BUSH et al., 1997). Segundo COMBES (2001), esta prática resulta da característica única do sistema de interação parasito-hospedeiro, onde uma determinada espécie parasita pode ser disposta simultaneamente em várias escalas de observação. Por exemplo, ao se observar um conjunto de espécies parasitas em uma determinada localidade (escala espacial), conjuntos distintos de parasitas podem ser observados entre as diferentes espécies hospedeiras do local, bem como entre os indivíduos de uma determinada espécie hospedeira. Esta característica única implica no uso de termos próprios da Parasitologia para denominar as diferentes escalas de observação dos conjuntos de espécies parasitas, que por sua vez, auxiliam na investigação dos processos principais subjacentes à organização das comunidades parasitas em cada escala de interesse.

Assim, o conjunto de todas as espécies parasitas infectando um indivíduo hospedeiro é denominada de infracomunidade, com um período de duração menor ou igual à longevidade do indivíduo hospedeiro (BUSH; HOLMES, 1986; BUSH et al., 1997). Os processos organizadores da comunidade de parasitas neste nível de observação geralmente são relacionados à teoria do nicho ecológico, seja por meio de mecanismos de filtros ecológicos (e.g. imunidade do hospedeiro; BRADLEY; JACKSON, 2008), ou por meio de interações entre as espécies parasitas (e.g. facilitação; KRASNOV et al., 2005). As infracomunidades parasitas de uma determinada espécie hospedeira são subconjuntos de um conjunto local maior de espécies parasitas, denominada comunidade componente, ou o conjunto de populações de todas as espécies parasitas que infectam uma população de uma determinada espécie hospedeira (BUSH et al., 1997). Seguindo este raciocínio, a comunidade componente local também está inserida em um conjunto maior de espécies parasitas, a comunidade composta, que corresponde ao conjunto de todas as espécies parasitas infectando as populações das diferentes espécies hospedeiras de uma determinada localidade (COMBES, 2001).

As comunidades componente e composta apresentam um tempo maior de duração que a infracomunidade, podendo durar por várias gerações das espécies hospedeiras, e sujeitas a outros processos de organização, além daqueles baseados na teoria do nicho ecológico, tais como invasões, especiação, extinções e colonizações, ou mudanças de hospedeiros (POULIN, 2007). Em outras palavras, os conjuntos de espécies parasitas nestas escalas de observação

são organizados por processos de aquisição e perda de espécies parasitas ao longo do tempo. A aquisição de espécies parasitas em uma comunidade componente pode ocorrer por meio da herança de espécies parasitas a partir de uma espécie hospedeira ancestral, pela herança de espécies parasitas a partir da população hospedeira fundadora, pela troca de espécies parasitas com indivíduos de outras espécies hospedeiras que coocorrem na mesma localidade, ou pela migração de espécies parasitas por meio de indivíduos hospedeiros coespecíficos ou de espécies diferentes, oriundos de outras localidades (HOBERG; BROOKS, 2008; SEIFERTOVÁ et al., 2008). Por outro lado, a perda de espécies parasitas pode ocorrer devido a acidentes históricos, como por exemplo, a divisão repentina de uma população hospedeira, na qual a população fundadora torna-se isolada e livre de determinadas espécies parasitas, ou pela dispersão da espécie hospedeira para novos ambientes que apresentam condições desfavoráveis para algumas espécies parasitas (HAFNER; PAGE, 1995; PATTERSON et al., 1999).

Devido a estes processos, espera-se que a composição de espécies parasitas de uma comunidade componente seja determinada tanto pela história evolucionária da espécie hospedeira, quanto por sua ecologia. Portanto, variações na composição de espécies parasitas entre as comunidades componentes de uma determinada espécie hospedeira devem estar relacionadas à sua filogeografia, assim como com as diferenças ambientais (físicas e/ou biológicas) apresentadas entre cada localidade. Recentemente, muitos estudos têm documentado que as similaridades composicionais entre comunidades componentes de uma espécie hospedeira decrescem em relação às distâncias geográficas observadas entre elas (e.g. POULIN, 2003; KRASNOV et al., 2005; POULIN et al., 2011a). A partir de uma perspectiva filogeográfica, as populações de uma espécie hospedeira mais próximas geograficamente provavelmente compartilham um ancestral comum mais recente (AVISE, 2000), por consequência, apresentariam comunidades componentes mais similares. Por outro lado, populações hospedeiras mais distantes geograficamente divergiram há mais tempo e apresentariam comunidades componentes menos similares.

A partir de uma perspectiva ecológica, o decréscimo das similaridades composicionais entre as comunidades componentes de uma espécie hospedeira pode ser o resultado de pelo menos três mecanismos não mutuamente exclusivos, inicialmente propostos para comunidades de organismos de vida livre (SOININEN et al., 2007). O primeiro mecanismo refere-se a processos organizadores baseados na teoria do nicho ecológico e infere que o

decréscimo das similaridades com a distância ocorre devido ao aumento das dissimilaridades ambientais (abióticas e/ou bióticas) entre as localidades. Por exemplo, para as espécies parasitas que possuem um período do seu ciclo de vida "fora do hospedeiro" (e.g. algumas espécies de pulgas), o aumento da distância entre as localidades pode diminuir a probabilidade do encontro de condições favoráveis à sua sobrevivência neste estágio de desenvolvimento (KRASNOV et al., 2001). O segundo mecanismo refere-se a relação entre a configuração espacial e a natureza da paisagem com as taxas de dispersão dos organismos entre as localidades. De acordo com este mecanismo, em paisagens com importantes barreiras para dispersão, as similaridades decrescem de forma mais repentina que em paisagens abertas e de topografia mais homogênea (POULIN et al., 2011a). O terceiro mecanismo refere-se a teoria neutra (HUBBELL, 2001), a qual prediz que as similaridades entre as comunidades componentes decrescem com a distância geográfica independente das condições ambientais, devido à limitação de dispersão dos organismos.

Embora a influência da distância geográfica entre as localidades sobre as similaridades das comunidades parasitas seja bem documentada, poucos estudos têm testado hipóteses específicas sobre quais processos causam este fenômeno. A maior parte do conhecimento adquirido provém das regiões Neártica e Paleártica, onde de longe, estudos com comunidades endoparasitas e ectoparasitas de peixes são os sistemas parasito-hospedeiro mais estudados. Nestes sistemas, as similaridades nas condições ambientais entre as localidades apresentam uma maior influência nas similaridades entre as comunidades de parasitas (POULIN et al., 2011b). Entre comunidades de ectoparasitos de mamíferos, diferenças nas variáveis ambientais entre as localidades são mais importantes que a distância *per se* em explicar a variação na composição de espécies entre as comunidades (KRASNOV et al., 2005; VINARSKI et al., 2007; KRASNOV et al., 2011). Na região Neotropical, os padrões biogeográficos de ectoparasitos ainda são pouco descritos, bem como os possíveis mecanismos subjacentes a estes padrões permanecem pouco investigados.

Este capítulo apresenta o estudo das similaridades entre as comunidades componentes e as comunidades compostas de ácaros mesostigmatídeos parasitos de algumas espécies de roedores investigadas em algumas localidades do continente sul-americano. Especificamente, as questões investigadas foram: i) quão similares são as comunidades componentes de mesostigmatídeos das espécies de roedores na América do Sul? ii) quão similares são as comunidades compostas de mesostigmatídeos na América do Sul? iii) os fatores distância

geográfica, dissimilaridade ambiental (abiótica), composição da fauna de hospedeiros (biótico) têm influência sobre as similaridades entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos? iv) os fatores distância geográfica, dissimilaridade ambiental, composição da fauna de hospedeiros têm influência sobre as similaridades entre as comunidades compostas de mesostigmatídeos?

MATERIAL E MÉTODOS

Dados de mesostigmatídeos parasitos

Os dados de mesostigmatídeos parasitos coletados em roedores foram obtidos a partir de trabalhos publicados e não publicados de diferentes localidades do continente sul-americano (Tabela 1, Figura 1). Para investigar os padrões de similaridades de espécies parasitas entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos, somente as espécies de roedores que ocorreram em quatro ou mais localidades foram incluídas nas análises, sendo utilizadas um total de 8 espécies hospedeiras (Tabela 2): *Akodon montensis* Thomas 1913, *Akodon serrensis* Thomas, 1902, *Euryoryzomys russatus* Wagner 1848, *Necomys lasiurus* Lund 1840, *Necomys squamipes* (Brants, 1827), *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837), *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) e *Oxymycterus dasytrichus* Schinz 1821. Em relação as comunidades compostas de mesostigmatídeos, todas as espécies de mesostigmatídeos registradas em cada localidade foram incluídas nas análises, sendo utilizadas 49 espécies de mesostigmatídeos (Anexo, Tabela 1A).

Matrizes de similaridades de espécies de mesostigmatídeos

Para estimar as similaridades entre as comunidades componentes, matrizes de incidência das espécies de mesostigmatídeos foram construídas para cada espécie de roedor, com as linhas representando as espécies parasitas e as colunas representando as localidades. As similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes da mesma espécie de roedor hospedeiro foram estimadas por meio do índice de Jaccard (J_p), visto que este é um dos índices utilizados com maior frequência na literatura (e.g. POULIN, 2003; KRASNOV et al., 2005; TIMI et al., 2010) e suas propriedades estatísticas são bem conhecidas (JURASINSKI et al., 2009; JOST et al., 2011). O índice é calculado pela fórmula:

$$J_P = \frac{a}{a + b + c}$$

onde, a é o número de espécies de mesostigmatídeos presentes em duas espécies hipotéticas, X e Y , de roedores hospedeiros; b é o número de espécies de mesostigmatídeos presentes na espécie hospedeira X e que não estão presentes na espécie hospedeira Y ; e c é o número de espécies de mesostigmatídeos presentes na espécie hospedeira Y e que não estão presentes na espécie hospedeira X . O valor de J_P varia de 0, quando as comunidades não são similares, até 1, quando há uma similaridade completa entre as comunidades. Em relação às comunidades compostas de mesostigmatídeos, o mesmo procedimento foi utilizado para investigar as similaridades de espécies entre elas. Todo o procedimento foi realizado utilizando o programa R 2.15.1 (disponível em: <http://www.R-project.org>), por meio do pacote *ecodist* 1.2.7 (GOSLEE; URBAN, 2007).

Matrizes de distâncias geográficas

As distâncias geográficas entre as localidades foram estimadas por meio da fórmula Haversine (SINNOTT, 1984):

$$\text{haversin}\left(\frac{d}{r}\right) = \text{haversin}(\phi_2 - \phi_1) + \cos(\phi_1) \cdot \cos(\phi_2) \cdot \text{haversin}(\lambda_2 - \lambda_1)$$

onde, haversine é a função $\text{seno}^2\left(\frac{\theta}{2}\right)$; d é a distância entre os dois pontos em uma esfera; r é o raio da esfera; ϕ_1 e ϕ_2 correspondem às latitudes dos pontos 1 e 2; e λ_1 e λ_2 correspondem às longitudes dos pontos 1 e 2. Esta fórmula estima a distância mais curta entre dois pontos, considerando uma forma esférica da Terra. Depois de estimadas as distâncias entre os pontos, uma matriz de distâncias geográficas entre as localidades foi construída. Todo o procedimento foi realizado utilizando o programa R 2.15.1 (disponível em: <http://www.R-project.org>), por meio do pacote *geosphere* 1.2-28 (HIJMANS et al., 2012).

Matrizes de dissimilaridades ambientais

As dissimilaridades ambientais entre as localidades foram estimadas utilizando-se 16 variáveis climáticas (Anexo, Tabela 2A) e a altitude de cada localidade (variáveis

ambientais). Os dados foram obtidos no WorldClim (HIJMANS et al., 2005; disponível em: <http://www.worldclim.org>) e acessados por meio do programa DIVA-GIS 7.5 (disponível em: <http://www.diva-gis.org>). Variáveis ambientais geralmente são correlacionadas (e.g. umidade relativa do ar proporcional à precipitação), portanto uma análise de componentes principais (PCA) foi realizada utilizando-se as 17 variáveis ambientais. Três componentes principais foram obtidos e explicaram 91% da variância (autovalores: 8,14; 5,34; 1,99 respectivamente; contribuição relativa: 47,88%, 31,39% e 11,73% respectivamente). Para construir a matriz de dissimilaridades ambientais, os valores das variáveis ambientais foram substituídos pelos escores dos componentes principais obtidos na PCA e as dissimilaridades entre as localidades foram estimadas por meio da distância Euclidiana simples.

Matrizes de similaridades de espécies de roedores

Para estimar as similaridades de espécies hospedeiras entre as localidades, uma matriz de incidência foi construída, com as linhas representando as localidades e as colunas representando as espécies de roedores. As similaridades composicionais de espécies de roedores hospedeiros entre as localidades também foram estimadas por meio do índice de Jaccard (J_H).

Análise dos dados

As influências das distâncias geográficas entre as localidades, das dissimilaridades ambientais e das composições de espécies hospedeiras nas similaridades entre as comunidades componentes e as comunidades compostas de mesostigmatídeos foram investigadas por meio de regressão múltipla em matrizes de distâncias (MRM; LEGENDRE et al., 1994; LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). MRM é uma extensão do teste parcial de Mantel, que realiza uma regressão múltipla de uma matriz de distância (dissimilaridade) resposta com qualquer número de matrizes explanatórias, onde cada matriz contém distâncias ou dissimilaridades em termos de atributos espaciais, ambientais, ou ecológicos entre todas as combinações de unidades amostrais (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; LICHSTEIN, 2007). Para testar as significâncias das estimativas dos parâmetros dos modelos MRM (coeficientes de regressão e coeficiente de determinação múltipla R^2), procedimentos de permutação foram empregados para produzir distribuições nulas do teste estatístico, com as probabilidades

estimadas diretamente pela contagem do número de permutações, nas quais o teste estatístico foi menor ou igual ao obtido a partir das matrizes originais e dividindo este número pelo total de permutações ($n = 9.999$ permutações; $\alpha = 0,05$) (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998). Adicionalmente, nos casos onde a regressão foi significativa, a variância na matriz de dissimilaridade composicional de espécies de mesostigmatídeos foi particionada para explorar as contribuições relativas das distâncias geográficas, das dissimilaridades ambientais e da composição de espécies hospedeiras entre as localidades (LEGENDRE; LEGENDRE, 1998; TUOMISTO et al. 2003). Todas as estimativas de similaridades composicionais foram transformadas em $\ln(1 + J)$ antes das análises. Todo o procedimento foi realizado utilizando o programa R 2.15.1 (disponível em: <http://www.R-project.org>), por meio do pacote *ecodist* 1.2.7 (GOSLEE; URBAN, 2007).

Tabela 1. Localidades referentes aos dados de mesostigmatídeos parasitos de roedores utilizados nas análises.

Localidade	Fonte
Manaus-AM, Brasil	GETTINGER et al. (2005)
Belo Horizonte-MG, Brasil	BOTELHO; LINARDI (1996)
Caratinga,-MG, Brasil	BOTELHO; WILLIAMS (1980)
Juiz de Fora-MG, Brasil	LINARDI et al. (1987)
Tiradentes-MG, Brasil	LOPES et al. (1989)
Itatiaia-RJ, Brasil	BOSSI (2003)
Ilha Grande-RJ, Brasil	GUITTON et al. (1986); MARTINS-HATANO et al. (2002); BITTENCOURT; ROCHA (2003)
Bocaina-SP, Brasil	BOSSI (2003)
Itirapina-SP, Brasil	CRUZ et al. (dados não publicados)
Juréia-Itatins-SP, Brasil	BOSSI et al. (2002)
Mogi-Guaçu-SP, Brasil	CRUZ et al. (dados não publicados)
Parque Estadual da Cantareira-SP, Brasil	NIERI-BASTOS et al. (2004)
Serra da Fartura-SP, Brasil	BOSSI (2003)
Tijucas do Sul-PR, Brasil	BARROS-BATTESTI et al. (1998)
Foz do Iguaçu-PR, Brasil	BARROS et al. (1993)
Florianópolis-SC, Brasil	LINARDI et al. (1991)
Província de Entre Rios, Argentina	ABBA et al. (2001)
Res. Natural de Hudson-Bs.As., Argentina	LARESCHI et al. (2003)
Ramallo e San Nicolás, Bs.As., Argentina	NAVA et al. (2003)

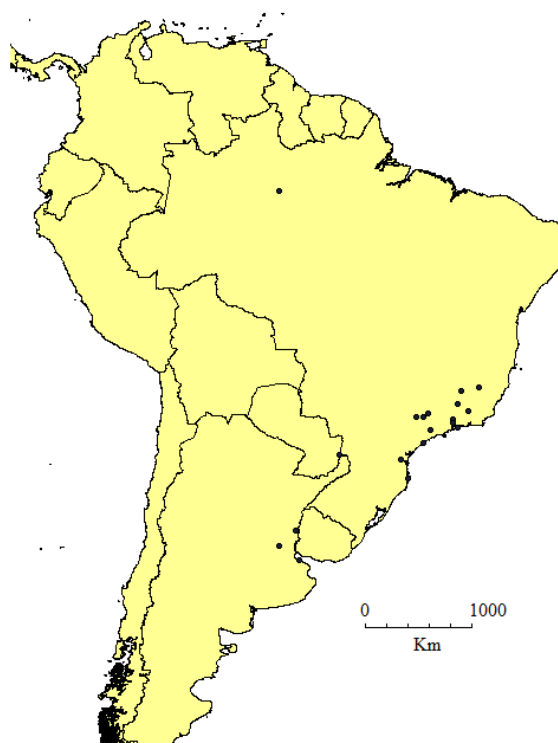


Figura 1. Mapa do continente sul-americano com as localidades utilizadas nas análises (pontos pretos).

Tabela 2. Comunidades componentes de mesostigmatídeos das espécies de roedores incluídas nas análises.

Espécie	Localidade
<i>A. montensis</i>	TSPR-BR, CMG-BR, JFMG-BR, TMG-BR, SFSP-BR, BSP-BR, FIPR-BR
<i>A. serrensis</i>	TSPR-BR, FIPR-BR, BSP-BR, IRJ-BR
<i>E. russatus</i>	JISP-BR, PECSP-BR, ISP-BR, IGRJ-BR
<i>N. lasiurus</i>	ISP-BR, CMG-BR, JFMG-BR, TMG-BR, BHMG-BR
<i>N. squamipes</i>	JISP-BR, PECSP-BR, SFSP-BR, IGRJ-BR, CMG-BR, JFMG-BR
<i>O. dasytrichus</i>	IGRJ-BR, IRJ-BR, CMG-BR, JFMG-BR
<i>O. flavescens</i>	ERP-AG, HRN-AG, RSN-AG, TSPR-BR, IRJ-BR
<i>O. nigripes</i>	FIPR-BR, TSPR-BR, FSC-BR, PECSP-BR, ISP-BR, MGSP-BR, BSP-BR, IGRJ-BR, TMG-BR, CMG-BR, JFMG-BR, BHMG-BR

ERP = Província de Entre Rios, Argentina; **TSPR** = Tijucas do Sul-PR, Brasil; **IGRJ** = Ilha Grande-RJ, Brasil; **JISP** = Juréia-Itatins-SP, Brasil; **CMG** = Caratinga-MG, Brasil; **HRN** = Res. Natural de Hudson-Bs.As., Argentina; **JFMG** = Juiz de Fora-MG, Brasil; **TMG** = Tiradentes-MG, Brasil; **RSN** = Ramalho e San Nicolás, Bs.As., Argentina; **PECSP** = Parque Estadual da Cantareira-SP, Brasil; **SFSP** = Serra da Fartura-SP, Brasil; **IRJ** = Itatiaia-RJ, Brasil; **BSP** = Bocaina-SP, Brasil; **FIPR** = Foz do Iguaçu-PR, Brasil; **FSC** = Florianópolis-SC, Brasil; **BHMG** = Belo Horizonte-MG, Brasil; **ISP** = Itirapina-SP, Brasil; **MGSP** = Mogi-Guaçu-SP, Brasil.

RESULTADOS

Em média, as estimativas das similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes de cada uma das espécies hospedeiras foram baixas (Tabela 3). Na espécie hospedeira *Akodon montensis*, as comunidades componentes mais similares foram as da localidades Tijucas do Sul-PR e Foz do Iguaçu-PR, Tijucas do Sul-PR e Bocaina-SP, Foz do Iguaçu-PR e Tiradentes-MG ($J_P = 0,5$ para todos), ao passo que a menor similaridade ocorreu entre a Serra da Fartura-SP e Juiz de Fora-MG ($J_P = 0,13$). Na espécie hospedeira *Akodon serrensis*, as comunidades componentes mais similares foram as da localidades Tijucas do Sul-PR e Foz do Iguaçu-PR, Tijucas do Sul-PR e Bocaina-SP, Bocaina-SP e Itatiaia-RJ ($J_P = 0,5$), ao passo que a menor similaridade ocorreu entre Foz do Iguaçu-PR e Itatiaia-RJ ($J_P = 0,2$). Em *Euryoryzomys russatus*, uma maior similaridade de mesostigmatídeos foi observada entre o Parque Estadual da Cantareira-SP e Ilha Grande-RJ ($J_P = 0,3$), ao passo que as comunidades componentes de Itirapina-SP e Ilha Grande-RJ, Itirapina e Juréia-Itatins-SP, não compartilharam espécies. Para o roedor *Necromys lasiurus*, os componentes de comunidades mais similares foram de Itirapina-SP e Tiradentes-MG ($J_P = 0,3$), ao passo que os componentes de comunidades de Juiz de Fora-MG e Tiradentes-MG não compartilharam espécies de mesostigmatídeos.

Em *Nectomys squamipes*, a maior similaridade ocorreu entre os componentes de comunidades do Parque Estadual da Cantareira-SP e Juréia-Itatins-SP ($J_P = 0,5$), sendo que, das 15 comparações entre componentes de comunidades, oito não apresentaram compartilhamento de espécies de mesostigmatídeos. Em *Oligoryzomys flavescens*, a maior similaridade ocorreu entre os componentes de comunidades da Província de Entre Ríos e Ramalho-San Nicolás-Buenos Aires ($J_P = 0,8$), sendo que estas comunidades componentes não compartilharam espécies de mesostigmatídeos com os componentes de Tijucas do Sul-PR ($J_P = 0$). Para *Oligoryzomys nigripes*, uma similaridade completa de componentes de comunidades foi observada entre Foz do Iguaçu-PR e Tijucas do Sul-PR, por outro lado, os componentes de comunidades de Mogi Guaçu-SP e Bocaina-SP, Itirapina-SP e Ilha Grande-RJ não compartilharam espécies em comum ($J_P = 0$). Em relação às comunidades compostas, as maiores similaridades ocorreram para as comunidades de Entre Ríos e Ramalho-San Nicolás-Buenos Aires ($J_P = 0,7$), Foz do Iguaçu-PR e Tijucas do Sul-PR ($J_P = 0,7$), sendo que as comunidades compostas de Manaus-AM e Juréia-Itatins-SP, em geral, não compartilharam

espécies de mesostigmatídeos com as demais comunidades compostas investigadas ($J_P = 0$; Figura 2).

Tabela 3. Médias $\pm$ desvios médios das similaridades composicionais de mesostigmatídeos (J_P), distâncias geográficas médias e médias $\pm$ desvios médios das similaridades composicionais de espécies hospedeiras (J_H) das 8 comunidades componentes e das comunidades compostas. O valor de n corresponde ao número de comparações pareadas em cada comunidade componente e nas comunidades compostas.

	J_P	Distância (mín; máx)	J_H
<i>A. montensis</i> (n=21)	0,238 $\pm$ 0,082	604 (115,7; 1.420)	0,348 $\pm$ 0,109
<i>A. serrensis</i> (n=6)	0,318 $\pm$ 0,087	648,2 (33,36; 1.069)	0,179 $\pm$ 0,155
<i>E. russatus</i> (n=6)	0,125 $\pm$ 0,096	253,8 (140,9; 385,2)	0,294 $\pm$ 0,08
<i>N. lasiurus</i> (n=10)	0,142 $\pm$ 0,077	313,3 (115,7; 641,8)	0,364 $\pm$ 0,151
<i>N. squamipes</i> (n=15)	0,105 $\pm$ 0,119	368,5 (145,6; 746,4)	0,287 $\pm$ 0,102
<i>O. dasytrichus</i> (n=6)	0,166 $\pm$ 0,114	255,4 (93,7; 441,9)	0,264 $\pm$ 0,157
<i>O. flavescens</i> (n=10)	0,246 $\pm$ 0,165	1.058 (204,6; 1.936)	0,244 $\pm$ 0,154
<i>O. nigripes</i> (n=66)	0,294 $\pm$ 0,119	528,2 (65,76; 1.420)	0,236 $\pm$ 0,097
Comunidade composta (n=171)	0,230 $\pm$ 0,119	1.043 (33,6; 3.600)	0,135 $\pm$ 0,185

Apesar dos componentes de comunidades de cada espécie hospedeira apresentarem uma pequena similaridade composicional de mesostigmatídeos, as análises de regressão múltipla em matrizes de distâncias (MRM) não detectaram a influência das distâncias geográficas, dissimilaridades ambientais e da similaridade da composição da fauna de hospedeiros nas similaridades de espécies de mesostigmatídeos para a maioria das comunidades componentes investigadas (Tabela 4). A exceção ocorreu para as comunidades componentes de *O. nigripes*, nas quais foram observadas uma relação positiva tanto da distância geográfica, quanto da similaridade da composição da fauna de hospedeiros nas similaridades de mesostigmatídeos ($R^2 = 0,306$; $F = 9,098$; $P = 0,01$), com cada variável explicando 15,74% e 14,63%, respectivamente, a variação observada nas similaridades entre os componentes de comunidades (Figuras 3 e 4). Em relação às comunidades compostas, a MRM detectou somente a influência da similaridade da composição da fauna de hospedeiros na variável resposta ($R^2 = 0,263$; $F = 19,831$; $P = 0,009$), sendo que este fator explicou 14% da variância observada (Figura 5).

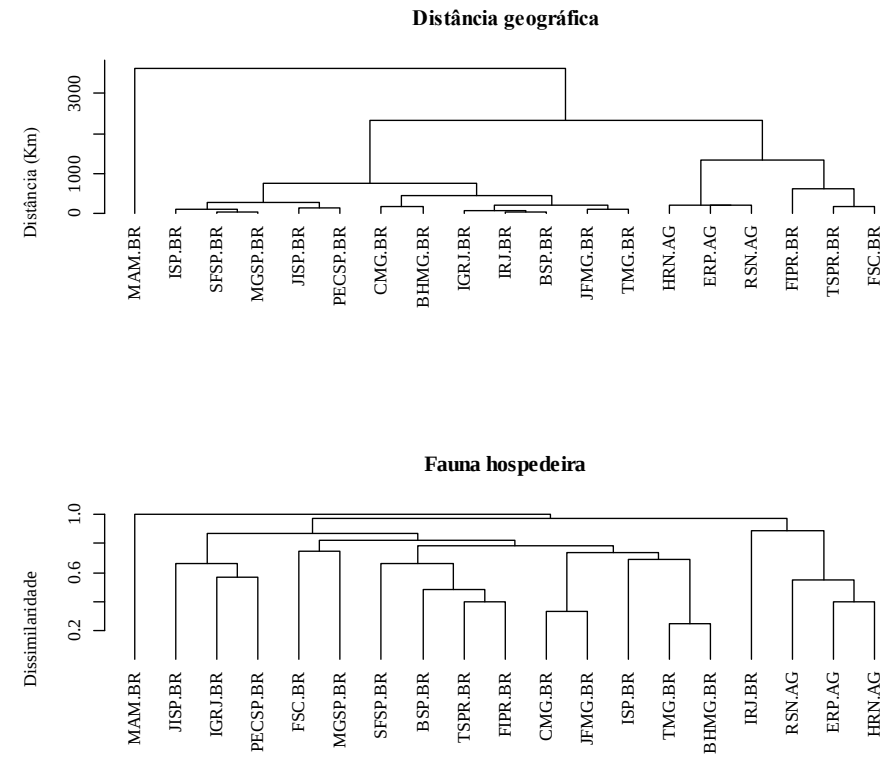
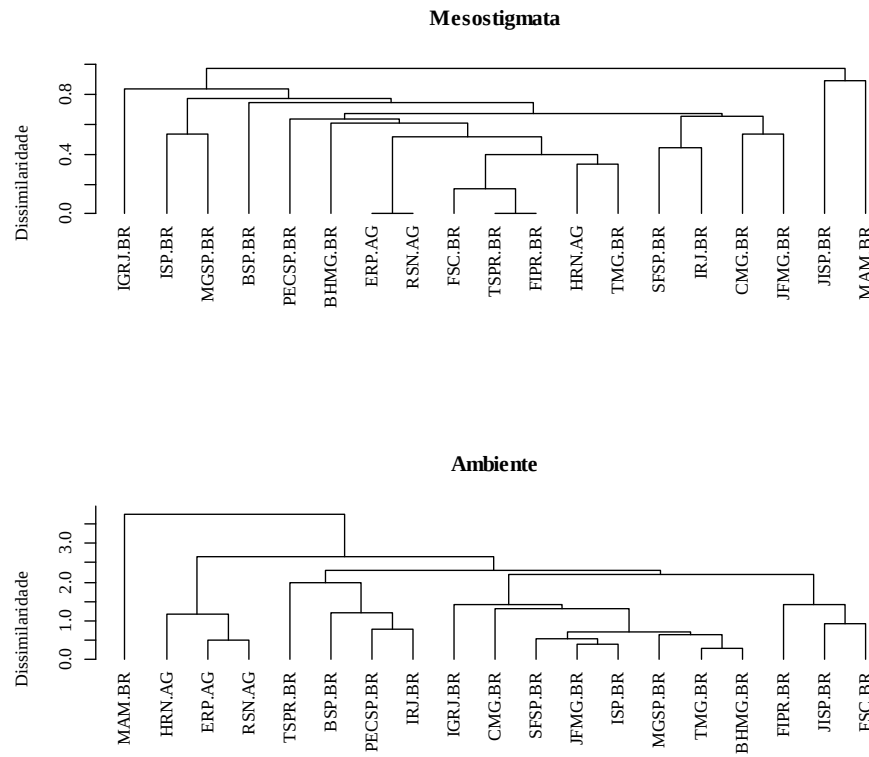


Figura 2. Agrupamento das localidades segundo as dissimilaridades de espécies de mesostigmatídeos ($1-J_P$), distâncias geográficas, dissimilaridades ambientais e dissimilaridades das faunas hospedeiras ($1-J_H$).

Tabela 4. Estimativas dos coeficientes parciais, coeficientes de determinação múltipla e do teste F dos modelos MRM para as comunidades componentes de 7 espécies hospedeiras (estimativas baseadas em 9.999 permutações; $\alpha = 0,05$).

Hospedeiro	Coefficiente	R^2	F	P
<i>A. montensis</i>				
Intercepto	0,0263			0,994
DG	0,0001			0,392
DA	0,0179			0,400
J_H	0,4940			0,025
		0,288	2,296	0,120
<i>A. serrensis</i>				
Intercepto	0,3153			0,086
DG	-0,0001			0,125
DA	0,0517			0,130
J_H	-0,0734			0,547
		0,970	21,406	0,127
<i>E. russatus</i>				
Intercepto	-0,0054			1,000
DG	-0,0003			0,918
DA	-0,0294			0,960
J_H	1,0595			0,423
		0,960	16,157	0,459
<i>N. lasiurus</i>				
Intercepto	-0,0646			0,753
DG	0,0003			0,216
DA	0,0115			0,628
J_H	0,3015			0,298
		0,253	0,678	0,579
<i>N. squamipes</i>				
Intercepto	-0,1422			0,652
DG	0,0001			0,805
DA	0,0365			0,602
J_H	0,6952			0,188
		0,218	1,024	0,403
<i>O. dasytrichus</i>				
Intercepto	-0,6436			0,459
DG	0,0011			0,169
DA	0,2083			0,457
J_H	0,7686			0,500
		0,635	1,157	0,417
<i>O. flavescens</i>				
Intercepto	0,1744			0,772
DG	-0,0001			0,637
DA	-0,0043			0,965
J_H	0,7944			0,324
		0,640	3,559	0,100

DG = distância geográfica; DA = dissimilaridade ambiental; J_H = similaridade composicional de hospedeiros. As estimativas significativas estão em vermelho.

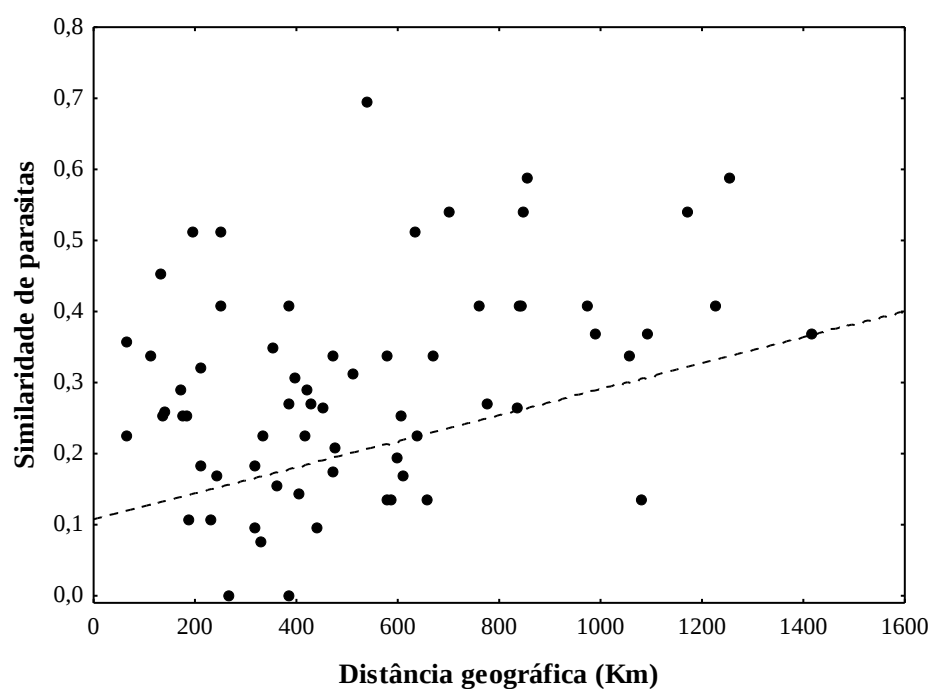


Figura 3. Relação das similaridades composicionais (J_p) entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos parasitas de *O. nigripes*, calculadas por meio do índice de Jaccard, com a distância geográfica entre elas (DG) ($J_p = 0,1077 + 0,0002 DG$; $R^2 = 0,306$; $P = 0,036$).

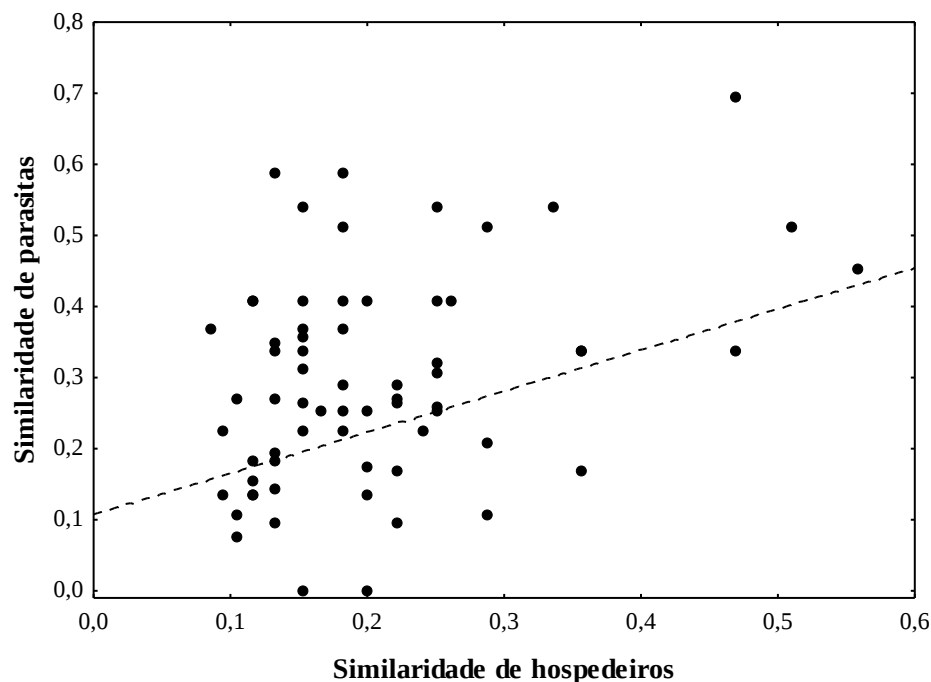


Figura 4. Relação das similaridades composicionais (J_p) entre as comunidades componentes de mesostigmatídeos parasitas de *O. nigripes*, com as similaridades das faunas hospedeiras (J_H) entre as localidades, ambas calculadas por meio do índice de Jaccard ($J_p = 0,1077 + 0,578 J_H$; $R^2 = 0,306$; $P = 0,003$).

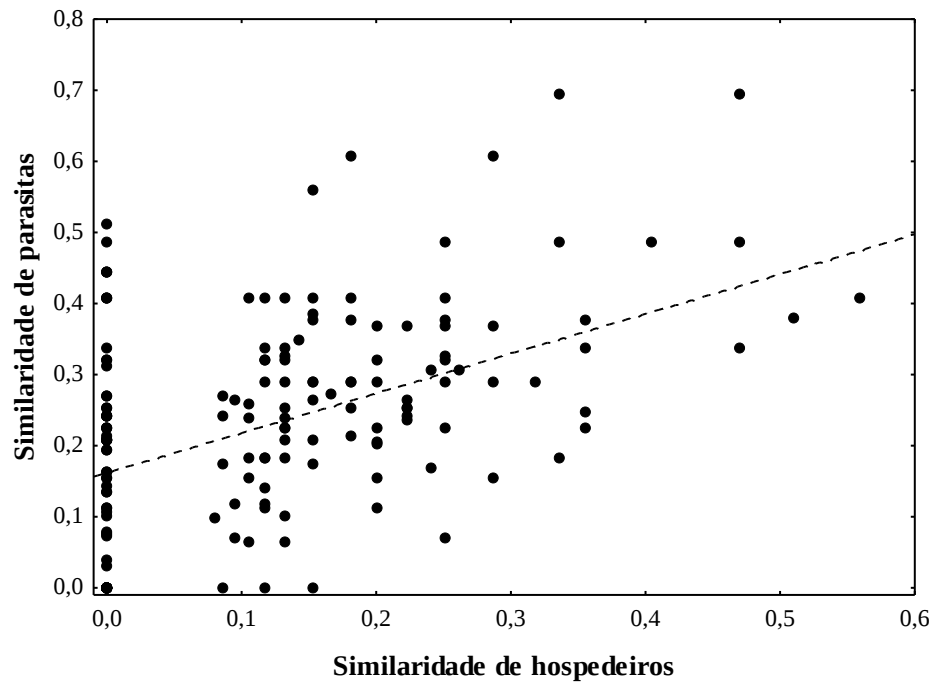


Figura 5. Relação das similaridades composicionais (J_P) entre as comunidades compostas de mesostigmatídeos parasitas com as similaridades das faunas hospedeiras (J_H) entre as localidades, ambas calculadas por meio do índice de Jaccard ($J_P = 0,16198 + 0,55884 J_H$; $R^2 = 0,263$; $P < 0,001$).

DISCUSSÃO

Os resultados deste estudo demonstram que: 1) em geral, as similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes foram baixas; 2) as similaridades composicionais entre as comunidades componentes de 7 espécies hospedeiras investigadas não foram relacionadas a nenhum dos fatores analisados (distância geográfica, dissimilaridade ambiental e similaridade composicional da fauna hospedeira); 3) as similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes de *Oligoryzomys nigripes* foram diretamente proporcionais ao aumento da distância geográfica entre as localidades, indo contra ao padrão geralmente observado de decréscimo da similaridade com o aumento da distância geográfica, por outro lado, foram diretamente proporcionais ao aumento das similaridades composicionais das faunas hospedeiras entre as localidades, de acordo com o esperado pela teoria do nicho ecológico; 4) as similaridades composicionais das comunidades compostas de mesostigmatídeos foram relacionadas

somente às similaridades composicionais das faunas hospedeiras, de acordo com o esperado pela teoria do nicho ecológico.

Na região Paleártica, o estudo de VINARSKI et al. (2007) com as comunidades de mesostigmatídeos demonstrou que os modelos de distância geográfica foram os menos adequados para explicar a variância nas similaridades entre as comunidades componentes e entre as comunidades compostas de mesostigmatídeos, resultados semelhantes aos obtidos para as comunidades de mesostigmatídeos investigadas neste estudo para a região Neotropical. Todavia, na região Paleártica, as dissimilaridades ambientais contribuíram mais para explicar a variância de similaridades entre as comunidades componentes, o que não foi observado para as comunidades componentes de mesostigmatídeos deste estudo. Em relação às comunidades compostas, em ambas as regiões, as similaridades composicionais das faunas de hospedeiros contribuíram mais para explicar a variância de similaridades entre as comunidades parasitas. Logo, dada as diferenças e semelhanças entre as regiões Paleártica e Neotropical, parece que em relação às comunidades componentes, na região Paleártica, similaridades entre estas comunidades são principalmente direcionadas por processos baseados no nicho ecológico, onde as condições físicas do ambiente são os fatores principais na organização das comunidades de mesostigmatídeos. Por outro lado, na região Neotropical, ou as comunidades de mesostigmatídeos nas comunidades componentes são organizadas ao acaso, ou por outros processos que não foram possíveis de detectar por meio da análise, ou pelos fatores investigados. Todavia, em ambas as regiões, as similaridades entre as comunidades compostas de mesostigmatídeos são direcionadas principalmente por processos baseados no nicho ecológico, onde o ambiente biológico (hospedeiro) é o principal fator na organização das comunidades de mesostigmatídeos.

Segundo POULIN et al., (2011b), a amplitude do nicho, i.e. a especificidade hospedeira, de cada espécie parasita pode explicar a variância das similaridades entre as comunidades parasitas. Visto que, a especificidade hospedeira é uma característica fundamental de uma espécie parasita, pois ela é um determinante de seu risco de extinção, bem como de sua probabilidade de estabelecer-se de forma bem sucedida quando introduzida em uma nova região, as espécies generalistas são menos suscetíveis a extinções locais e melhores invasoras que as espécies especialistas (POULIN, 2007). Como consequência, as espécies generalistas podem apresentar distribuições geográficas mais amplas que as especialistas, como um resultado da combinação das distribuições geográficas de suas

espécies hospedeiras (KRASNOV et al., 2005; SHENBROT et al., 2007), tendo probabilidade maiores de estarem presentes nas comunidades parasitas locais, além de probabilidades maiores de dispersarem-se para outras localidades via hospedeiros de diferentes espécies (SHENBROT et al., 2007; KRASNOV et al., 2011).

Pressupõe-se então que os padrões espaciais da composição de comunidades parasitas podem variar de acordo com os graus de especificidade hospedeira das espécies componentes, devido às diferenças no tamanho de sua distribuição geográfica, abundância e/ou capacidade de dispersão. As similaridades entre comunidades parasitas compostas em sua maioria por espécies especialistas seriam influenciadas principalmente pela composição das espécies hospedeiras, ao passo que comunidades parasitas compostas em sua maioria por espécies generalistas seriam influenciadas principalmente pelas distâncias geográficas e/ou dissimilaridades ambientais entre as localidades. Isto parece ocorrer em comunidades de pulgas na região Paleártica, onde as dissimilaridades composicionais entre comunidades de espécies com baixas especificidades hospedeiras foram positivamente relacionadas com ambas as distâncias geográficas e as dissimilaridades ambientais entre as localidades. Porém, as dissimilaridades composicionais entre comunidades de espécies com elevada especificidade hospedeira foram positivamente relacionadas com as dissimilaridades ambientais, ao invés da composição das espécies hospedeiras (KRASNOV et al., 2011).

Muitos estudos têm descrito uma alta especificidade hospedeira para as espécies de mesostigmatídeos na região Neotropical, com muitas espécies sendo consideradas monoxênicas (e.g. MARTINS-HATANO et al., 2002; BITTENCOURT; ROCHA, 2003; GETTINGER et al., 2011). Seguindo esta premissa, pode-se supor que tanto as comunidades componentes, quanto as comunidades compostas de mesostigmatídeos seriam compostas, em sua maior parte, por espécies especialistas, com as similaridades entre elas sendo influenciadas principalmente pela composição das espécies hospedeiras. Isto foi observado somente para as comunidades componentes de *Oligoryzomys nigripes* e para as comunidades compostas. Para as demais comunidades componentes investigadas, nenhuma relação foi observada. KRASNOV et al. (2011) sugeriram três hipóteses não mutuamente exclusivas para explicar este tipo de resultado. Primeiro, se uma espécie parasita com alta especificidade hospedeira ocorre em uma localidade, pelo menos uma das espécies hospedeiras que ela explora também ocorre na localidade, assim a identidade dos outros hospedeiros no conjunto local não influencia para a presença da espécie parasita. Segundo, a identidade da espécie

hospedeira principal explorada por uma espécie parasita hospedeiro-específica pode mudar através de sua distribuição geográfica. Ou seja, a espécie parasita é especialista em uma escala local, mas generalista em uma escala regional, ou global. Terceiro, algumas espécies parasitas de elevada especificidade hospedeira exploram seus hospedeiros por toda (ou maior parte) a distribuição geográfica do hospedeiro.

Análises preliminares dos dados de mesostigmatídeos (Tabela 1) em relação à especificidade hospedeira, por meio do índice normalizado de Rohde¹ (ROHDE; ROHDE, 2008), indicam que muitas espécies de ácaros comportam-se segundo a segunda hipótese proposta por KRASNOV et al. (2011), sendo especialista em uma escala local, porém em uma escala regional, a espécie é generalista. Por exemplo, o ácaro *Androlaelaps rotundus*, Fonseca 1935, é considerado pleioxênico, ocorrendo principalmente em roedores da tribo Akodontini, mas em algumas localidades ele é estritamente hospedeiro específico, ao passo que em uma escala regional, este ácaro parasita é generalista. O ácaro *Gigantolaelaps wolffsohni*, Oudemans 1910, é considerado monoxênico em alguns estudos, sendo encontrado principalmente em *Oligoryzomys nigripes* (GETTINGER, 1998; BOSSI, 2003), porém com a análise de mais dados, observa-se em uma escala local que ele geralmente é pleioxênico e em uma escala regional, ele é generalista (CRUZ et al. dados não publicados). Portanto, a capacidade de algumas espécies de mesostigmatídeos em mudar de uma espécie hospedeira principal para outra pode explicar o motivo pelo qual as similaridades composicionais entre as comunidades componentes não serem relacionadas às similaridades composicionais das faunas de hospedeiros.

No geral, os resultados indicam que é plausível supor que as similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes, bem como as similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades compostas sejam direcionadas por processos baseados na teoria do nicho ecológico. Todavia, os resultados obtidos não descartam a possibilidade que outros processos sejam subjacentes aos padrões observados. Especificamente, os baixos valores de similaridades composicionais encontrados entre todas as comunidades de mesostigmatídeos investigadas indicam uma relação entre a configuração espacial e a natureza da paisagem com as taxas de dispersão dos organismos entre as localidades (segundo mecanismo, ver Introdução). Em outras palavras, os baixos

¹ Este índice varia de 0 a 1, sendo que valores que tendem a zero indicam ausência de especificidade hospedeira, ao passo que valores que tendem a 1 indicam elevada especificidade hospedeira.

valores de similaridades indicam a possibilidade de barreiras para a dispersão dos mesostigmatídeos via hospedeiros entre as localidades (SOININEN et al., 2007).

A dispersão de hospedeiros possibilitaria as trocas de parasitas entre populações hospedeiras adjacentes da mesma espécie, o que resultaria em valores mais elevados de similaridades composicionais entre as comunidades componentes. Por outro lado, se as diferentes populações hospedeiras são fisicamente isoladas umas das outras, pode-se esperar que elas desenvolvam comunidades componentes muito diferentes (POULIN, 2007). Algumas espécies hospedeiras investigadas (e.g. *Akodon montensis*, *Oligoryzomys flavescens*, *Euryoryzomys russatus*) apresentam populações espacialmente estruturadas, com baixas taxas de dispersão entre elas, porém as diferenças genéticas entre elas geralmente não exibem um padrão consistente com um modelo de isolamento por distância geográfica (GEISE et al., 2001; MIRANDA et al., 2007; TROTT et al., 2007). Grande parte das comunidades componentes de mesostigmatídeos investigadas neste estudo está localizada na região sudeste e sul do continente sul-americano (Figura 1). Esta região é caracterizada por possuir um elevado grau de endemismo, resultante de diversos processos históricos e que refletem até os dias de hoje nas dinâmicas espaciais das populações (CARANAVAL; MORITZ, 2008; CARANAVAL, et al. 2009; DASILVA; PINTO-DA-ROCHA, 2011).

REFERÊNCIAS

- ABBA, A.M.; SAUTHIER, D.E.U.; BENDER, J.B.; LARESCHI, M. Mites (Acari: Laelapidae) associated with Sigmodontinae rodents in Entre Ríos Province, Argentina. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 96, p. 1171-1172, 2001.
- AVISE, J.C. **Phylogeography: The history and formation of species**. Harvard University Press, Cambridge, 447 pp, 2000.
- BARROS, D.M.; LINARDI, P.M.; BOTELHO, J.R. Ectoparasites of some wild rodents from Paraná State, Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 30, p. 1068-1070, 1993.
- BITTENCOURT, E.B.; ROCHA, C.F.D. Host-ectoparasite specificity in a small mammal community in an area of Atlantic rain forest (Ilha Grande, State of Rio de Janeiro), southeastern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 793-798, 2003.
- BOSSI, D.E.P. **Associações entre artrópodes e pequenos mamíferos silvestres de três áreas serranas do Sudeste brasileiro**. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 166 pp., 2003.
- BOSSI, D.E.P.; LINHARES, A.X.; BERGALLO, H.G. Parasitic arthropods of some wild rodents from Juréia-Itatins ecological station, state of São Paulo, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, p. 959-963, 2002.
- BOTELHO, J.R.; WILLIAMS, P. Sobre alguns ectoparasitos de roedores silvestres do município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. II Acarofauna. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 75, p. 47-51, 1980.
- BOTELHO, J.R.; LINARDI, P.M. Interrelações entre ectoparasitos e roedores em ambientes silvestre e urbano de Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 40, p. 425-430, 1996.
- BRADLEY, J.E.; JACKSON, J.A. Measuring immune system variation to help understand host-pathogen community dynamics. **Parasitology**, v. 135, p. 807-823, 2008.
- BUSH, A.O.; HOLMES, J.C. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. **Canadian Journal of Zoology**, v. 64, p. 132-141, 1986.
- BUSH, A.O.; LAFFERTY, K.D.; LOTZ, J.M.; SHOSTAK, A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **Journal of Parasitology**, v. 83, p. 575-583, 1997.
- CARNAVAL, A.C.; MORITZ, C. Historical climate modelling predicts patterns of current biodiversity in the Brazilian Atlantic forest. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 1187-1201, 2008.

CARNAVAL, A.C.; HICKERSON, M.J.; HADDAD, C.F.B.; RODRIGUES, M.T.; MORITZ, C. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. **Science**, v. 323, p. 785-789, 2009.

COMBES, C. **Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions**. University Chicago Press, Chicago, 728 pp., 2001.

DaSILVA, M.B.; PINTO-DA-ROCHA, R. História biogeográfica da Mata Atlântica: opiliões (Arachnida) como modelo para sua inferência. In: CARVALHO, C.J.B.; ALMEIDA, E.A.B. **Biogeografia da América do Sul: padrões e processos**. Roca, Rio de Janeiro, pp. 221-238, 2011.

GEISE, L.; SMITH, M.F.; PATTON, J.L. Diversification in the genus *Akodon* (Rodentia: Sigmodontinae) in southeastern South American: mitochondrial DNA sequence analysis. **Journal of Mammalogy**, v. 82, p. 92-101, 2001.

GETTINGER, D. Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the cerrado province of Central Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 24, p. 559-565, 1987.

GETTINGER, D.; MARTINS-HATANO, F.; LARESCHI, M.; MALCOLM, J.R. Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials. **Journal of Parasitology**, v. 91, p. 45-48, 2005.

GETTINGER, D.; DICK, C.W.; OWEN, R.D. Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. **Systematic & Applied Acarology**, v. 16, p. 145-159, 2011.

GOSLEE, S.C.; URBAN, D.L. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. **Journal of Statistical Software**, v. 22, p. 1-19, 2007.

GUITTON, N.; ARAÚJO FILHO, N.A.; SHERLOCK, I.A. Ectoparasitos de roedores e marsupiais no ambiente silvestre de Ilha Grande, Estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 81, p. 233-234, 1986.

HAFNER, M.S.; PAGE, R.D.M. Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B**, v. 349, p. 77-83, 1995.

HIJMANS, R.J.; CAMERON, S.E.; PARRA, J.L.; JONES, P.G.; JARVIS, A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. **International Journal of Climatology**, v. 25, p. 1965-1978, 2005.

HIJMANS, R.J.; WILLIAMS, E.; VENNES, C. **geosphere: Spherical Trigonometry**. R package version 1.2-28. disponível em: <http://CRAN.R-project.org/package=geosphere>

HOBERG, E.P.; BROOKS, D.R. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 1533-1550, 2008.

HUBBELL, S.P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 375 pp, 2001.

JOST, L.; CHAO, A.; CHAZDON, R.L. Compositional similarity and β (beta) diversity. In: MAGUURRAN, A.E.; MCGILL, B.J. **Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment**. Oxford University Press, New York, pp. 66-84, 2011.

JURASINSKI, G.; RETZER, V.; BEIERKUHNLEIN, C. Inventory, differentiation, and proportional diversity: a consistent terminology for quantifying species diversity. **Oecologia**, v. 159, p. 15-26, 2009.

KRASNOV, B.R.; KHOKHLOVA, I.S.; FIELDEN, L.J.; BURDELOVA, N.V. Effect of air temperature and humidity on the survival of pre-imaginal stages of two flea species (Siphonaptera: Pulicidae). **Journal of Medical Entomology**, v. 38, p. 629-637, 2001.

KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I.S., SHENBROT, G.I.; POULIN, R. Covariance in species diversity and facilitation among non-interactive parasite taxa: all against the host. **Parasitology**, v. 131, p. 557-568, 2005a.

KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I.S.; POULIN, R. Spatial variation in species diversity and composition of flea assemblage in small mammalian hosts: geographical distance or faunal similarity? **Journal of Biogeography**, v. 32, p. 633-644, 2005b.

KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G.I.; KHOKHLOVA, I.S.; POULIN, R. Deconstructing spatial patterns in species composition of ectoparasite communities: the relative contribution of host composition, environmental variables and geography. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 515-526, 2011.

LARESCHI, M.; NOTARNICOLA, J.; NAVONE, G.; LINARDI, P.M. Arthropod and filarioid parasites associated with wild rodents in the northeast of Buenos Aires, Argentina. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 673-677, 2003.

LEGENDRE, P.; LAPOINTE, F.J.; CASGRAIN, P. Modeling brain evolution from behavior: a permutational regression approach. **Evolution**, v. 48, p. 1487-1499, 1994.

LEGENDRE, P.; LEGENDRE, L. **Numerical Ecology**, 2^a ed. Elsevier, Amsterdam, 853 pp, 1998.

LICHSTEIN, J.W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. **Plant Ecology**, v. 188, p. 117-131, 2007.

LINARDI, P.M.; TEIXEIRA, V.P.; BOTELHO, J.R.; RIBEIRO, L.S. Ectoparasitos de roedores silvestres do município de Juiz de Fora, Minas Gerais. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 82, p. 137-139, 1987.

LINARDI, P.M.; BOTELHO, J.R.; XIMENEZ, A.; PADOVANI, C.R. Notes on ectoparasites of some small mammals from Santa Catarina State, Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 28, p. 183-185, 1991.

LOPES, C.M.L.; LINARDI, P.M.; BOTELHO, J.R. Ectoparasitos de roedores do município de Tiradentes, Minas Gerais. I Ectoparasitofauna. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 84, p. 333-334, 1989.

MARTINS-HATANO, F.; GETTINGER, D.; BERGALLO, H.G. Ecology and host specificity of laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic forest area of Brazil. **Journal of Parasitology**, v. 88, p. 36-40, 2002.

MIRANDA, G.B.; ANDRADES-MIRANDA, J.; OLIVEIRA, L.F.B.; LANGGUTH, A.; MATTEVI, M.S. Geographic patterns of genetic variation and conservation consequences in three South American rodents. **Biochemical Genetics**, v. 45, p. 839-856, 2007.

NAVA, S.; LARESCHI, M.; VOGLINO, D. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from northeastern Buenos Aires Province, Argentina. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, p. 45-49, 2003.

NIERI-BASTOS, F.A.; BARROS-BATTESTI, D.M.; LINARDI, P.M.; AMAKU, M.; MARCILI, A.; FAVORITO, S.E.; PINTO-DA-ROCHA, R. Ectoparasites of wild rodents from Parque Estadual da Cantareira (Pedra Grande Nuclei), São Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 13, p. 29-35, 2004.

PATERSON, A.M.; PALMA, R.L.; GRAY, R.D. How frequently do avian lice miss the boat? Implications for coevolutionary studies. **Systematic Biology**, v. 48, p. 214-223, 1999.

POULIN, R. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 1609-1615, 2003.

POULIN, R. **Evolutionary Ecology of Parasites**, 2^a ed. Princeton University Press, Princeton, 332 pp, 2007.

POULIN, R.; BLANAR, C.A.; THIELTGES, D.W.; MARCOGLIESE, D.J. The biogeography of parasitism in sticklebacks: distance, habitat differences and the similarity in parasite occurrence and abundance. **Ecography**, v. 34, p. 540-551, 2011a.

POULIN, R.; KRASNOV, B.R.; MOUILLOT, D.; THIELTGES, D.W. The comparative ecology and biogeography of parasites. **Philosophical Transactions of the Royal Society, B**, v. 366, p. 2379-2390, 2011b.

R CORE TEAM. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. disponível em: <http://www.R-project.org/>.

ROHDE, K.; ROHDE, P.P. How to measure ecological host specificity. **Vie Milieu**, v. 58, p. 121-124, 2008.

SEIFERTOVÁ, M.; VYSKOČILOVÁ, M.; MORAND, S.; SIMKOVÁ, A. Metazoan parasites of freshwater cyprinid fish (*Leuciscus cephalus*): testing biogeographical hypotheses of species diversity. **Parasitology**, v. 135, p. 1417-1435, 2008.

SHENBROT, G.I.; KRASNOV, B.R.; LU, L. Geographical range size and host specificity in ectoparasites: a case study with *Amphipsylla* fleas and rodent hosts. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1679-1690, 2007.

SINNOTT, R.W. Virtues of the Haversine. **Sky and Telescope**, v. 68, p. 159, 1984.

SOININEN, J.; McDONALD, R.; HILLEBRAND, H. The distance decay of similarity in ecological communities. **Ecography**, v. 30, p. 3-12, 2007.

TIMI, J.T.; LANFRANCHI, A.L.; LUQUE, J.L. Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasiliensis* in the southwestern Atlantic: Infracommunities as a tool to detect geographical patterns. **International Journal for Parasitology**, v. 40, p. 243-254, 2010.

TROTT, A.; CALLEGARI-JACQUES, S.M.; OLIVEIRA, L.F.B.; LANGGUTH, A.; MATTEVI, M.S. Genetic diversity and relatedness within and between species of the genus *Oligoryzomys* (Rodentia: Sigmodontinae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 67, p. 153-160, 2007.

TUOMISTO, H.; RUOKOLAINEN, K.; YLI-HALLA, M. Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. **Science**, v. 299, p. 241-244, 2003.

VINARSKI, M.V.; KORALLO, N.P.; KRASNOV, B.R.; SHENBROT, G.I.; POULIN, R. Decay of similarity of gamasid mite assemblages parasitic on Palearctic small mammals: geographic distance, host-species composition or environment. **Journal of Biogeography**, v. 34, p. 1691-1700, 2007.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As comunidades de parasitos podem ser estudadas em diferentes níveis. O conjunto de todas as espécies de parasitos infestando um indivíduo hospedeiro é denominado de infracomunidade. As infracomunidades de parasitos de uma determinada espécie hospedeira são subconjuntos de um conjunto local maior de espécies parasitas, denominada de comunidade componente, ou conjunto de populações de todas as espécies parasitas que infestam a população de uma determinada espécie hospedeira. Por sua vez, a comunidade componente está inserida em um conjunto maior de espécies parasitas, denominada de comunidade composta, que corresponde ao conjunto de todas as espécies parasitas infestando as populações das diferentes espécies em uma determinada localidade.

As infracomunidades apresentam um período de duração menor ou igual à longevidade do hospedeiro, ao passo que as comunidades componente e composta podem durar várias gerações das espécies hospedeiras, sendo assim os níveis de comunidades de parasitos estão sujeitos a diferentes processos de organização. Neste trabalho foi verificada a existência de infracomunidades estruturadas de parasitos na Estação Experimental de Itirapina (EEI) e infracomunidades aleatórias na Estação Experimental de Mogi Guaçu (EEMG). Na EEMG a infracomunidade de parasitos corresponde a um subconjunto aleatório da comunidade composta, ao passo que na EEI, uma análise de padrão de coocorrência separada para machos e fêmeas demonstrou uma infracomunidade estruturada nos hospedeiros fêmeas (com segregação das espécies de parasitos) e uma infracomunidade aleatória nos hospedeiros machos.

A organização de infracomunidades de parasitos pode ser afetada tanto pela história de vida do hospedeiro e do parasito, quanto por processos que atuam em uma escala de tempo ecológica, tais como capacidade de dispersão e qualidade do hospedeiro. Neste caso, a capacidade de dispersão dos hospedeiros e as interações interespecíficas entre as espécies hospedeiras que coocorrem no local podem estar influenciando as estruturas das infracomunidades de parasitos. Sabe-se que *Oligoryzomys nigripes* apresenta diferenças sexuais no padrão de movimentação, com machos apresentando maior mobilidade que fêmeas (PÜTTKER ET AL. 2006)², o que aumenta as chances de encontro e troca de espécies

² PÜTTKER, T.; MEYER-LUCHT, Y.; SOMMER, S. Movement distances of five rodents and two marsupial species in forest fragments of the Coastal Atlantic Rainforest, Brazil. **Ecotropica**, v. 12, p. 131-139, 2006.

parasitas entre os indivíduos machos. Outro fator importante, além da mobilidade dos indivíduos hospedeiros, é a diferença sexual imunológica. Uma revisão do KLEIN (2004)³ sobre como os mecanismos imunológicos e hormonais mediam diferenças sexuais na infestação endo e ectoparasitos em uma variedade de animais, aponta que machos apresentam maior prevalência e intensidade de parasitos que fêmeas e estas possuem imunidade elevada, ou seja, resposta imune mais alta que machos (especialmente resposta inata, resposta mediada por anticorpos e resposta celular).

Associadas as diferenças sexuais comportamentais e fisiológicas, as diferenças ambientais entre as duas áreas estudadas, com relação à riqueza de espécies de parasitos e de espécies hospedeiras, podem contribuir para o surgimento do padrão de coocorrência de espécies parasitas observado nos indivíduos hospedeiros. FERNANDES et al. (2012)⁴ realizaram estudos nas mesmas áreas (EEI e EEMG) e verificou um viés sexual para machos na infestação por piolhos no hospedeiro *O. nigripes*. Na EEMG, a espécie hospedeira foi infestada por apenas uma espécie de piolho, *Hoplopleura travassosi*, que parasita comumente espécies da tribo Oryzomini e não foi encontrada nenhuma outra espécie de roedor parasitado por piolho. Por sua vez, na EEI, o hospedeiro *O. nigripes* foi infestado por duas espécies de piolhos, *H. travassosi* (n = 348) e *H. imparata* (n = 42), sendo que a última parasita comumente espécies da tribo Akodontini e foi encontrada outra espécie de roedor que compartilhava as mesmas espécies de piolhos, a espécie de Akodontini *Necromys lasiurus* (n = 9 de *H. travassosi* e n = 381 de *H. imparata*). Estes autores observaram também que a EEMG apresentou menor riqueza e abundância de espécies hospedeiras, não sendo encontrados indivíduos de *Necromys lasiurus* nesta área, o que influenciou na riqueza de piolhos entre as duas áreas amostradas.

Portanto, tanto características do hospedeiro, tais como diferenças comportamentais e fisiológicas, quanto características ambientais, tais como riqueza e abundância de espécies hospedeiras parecem estar influenciando o padrão de coocorrência de espécies parasitas, uma vez que há troca de espécies de parasitos entre os hospedeiros interespecíficos e que espécies

³ KLEIN, S.L. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. **Parasite Immunology**, v. 26, p. 247-264, 2004.

⁴ FERNANDES, F.R.; CRUZ, L.D.; LINHARES, A.X. Effects of sex and locality on the abundance of lice on the wild rodent *Oligoryzomys nigripes*. **Parasitology Research**, v. 111, p. 1701-1706, 2012.

parasitas podem facilitar ou restringir a ocupação de outras espécies parasitas ao ocuparem um hospedeiro.

Com relação as comunidades componente e composta que estão em uma escala maior de observação, as similaridades da comunidade de parasitos foi influenciada, no geral, pelas semelhanças no conjunto de espécies hospedeiras entre as localidades, um padrão observado e já descrito para as comunidades de mesostigmatídeos na região Paleártica. Assim, neste trabalho, é possível supor que as similaridades composicionais de mesostigmatídeos entre as comunidades componentes e entre as comunidades compostas são direcionadas por processos baseados na teoria do nicho ecológico. Entretanto, os valores de similaridades foram baixos indicando uma baixa taxa de dispersão de hospedeiros entre as diferentes localidades e que outros fatores podem estar contribuindo para a estruturação das comunidades locais de parasitos. Outro fator foi a localização das comunidades investigadas, as regiões sudeste e sul do continente sul-americano, que são caracterizadas por um elevado grau de endemismo resultante de processos históricos que ainda refletem nas dinâmicas espaciais das populações, influenciando nos resultados obtidos.

ANEXO

Tabela 1A. Espécies de mesostigmatídeos registradas em cada localidade utilizadas nas análises de comunidades compostas.

Espécie / localidade	ERP	TSPR	IGRJ	JISP	CMG	MAM	HRN	JFMG	TMG	RSN	PECSP	SFSP	IRJ	BSP	FIPR	FSC	BHMG	ISP	MGSP
<i>A. fahrenheitzi</i>	1	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1
<i>A. foxi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. marmosops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
<i>A. rotundus</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>C. bregetovae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>E. vizthumi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>G. amazonae</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. barrerae</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. canestrinii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. gilmorei</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. goyanensis</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. guimaraesi</i>	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. intermedia</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. matogrossensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>G. oudemansi</i>	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1
<i>G. peruviana</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>G. tiphoni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>G. vizthumi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>G. wolffsohni</i>	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>L. acuminata</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. boultoni</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. castroi</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. crinigera</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. differens</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
<i>L. exceptionalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. fonsecai</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. furmani</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. manguihosi</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0
<i>L. mazzai</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. navasi</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabela 1A. Continuação.

Espécie / localidade	ERP	TSPR	IGRJ	JISP	CMG	MAM	HRN	JFMG	TMG	RSN	PECSP	SFSP	IRJ	BSP	FIPR	FSC	BHMG	ISP	MGSP
<i>L. neacomys</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. paulistanensis</i>	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1
<i>L. pilifer</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. surcomata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>L. thori</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>M. heteronychus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>M. microspinosus</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>M. parvispinosus</i>	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1
<i>O. bacoti</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>O. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>O. monteroi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ornithonyssus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Or. oryzomys</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>T. amazonicus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. apicalis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. aragaoi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. aymara</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. expansus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>T. turki</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0

A = *Androlaelaps*; *C* = *Cosmolaelaps*; *E* = *Eulaelaps*; *G* = *Gigantolaelaps*; *L* = *Laelaps*; *M* = *Mysolaelaps*; *O* = *Ornithonyssus*; *Or* = *Oryzomys*; *T* = *Tur*; **ERP** = Província de Entre Rios, Argentina; **TSPR** = Tijucas do Sul-PR, Brasil; **IGRJ** = Ilha Grande-RJ, Brasil; **JISP** = Juréia-Itatins-SP, Brasil; **CMG** = Caratinga-MG, Brasil; **MAM** = Manaus-AM, Brasil; **HRN** = Res. Natural de Hudson-Bs.As., Argentina; **JFMG** = Juiz de Fora-MG, Brasil; **TMG** = Tiradentes-MG, Brasil; **RSN** = Ramalho e San Nicolás, Bs.As., Argentina; **PECSP** = Parque Estadual da Cantareira-SP, Brasil; **SFSP** = Serra da Fartura-SP, Brasil; **IRJ** = Itatiaia-RJ, Brasil; **BSP** = Bocaina-SP, Brasil; **FIPR** = Foz do Iguaçu-PR, Brasil; **FSC** = Florianópolis-SC, Brasil; **BHMG** = Belo Horizonte-MG, Brasil; **ISP** = Itirapina-SP, Brasil; **MGSP** = Mogi-Guaçu-SP, Brasil.

Tabela 2A. Variáveis ambientais utilizadas para o cálculo da dissimilaridade ambiental entre as localidades analisadas.

Localidade	ALT(m)	Temperatura (°C)								Precipitação (mm)							
		MA	RM	MMax	MMin	RA	QU	QS	QQ	QF	A	MU	MS	QU	QS	QQ	QF
ERP	46	18,2	12,4	32,4	6,4	26,0	23,9	13,0	24,5	12,3	1148	139	58	360	202	313	202
TSPR	920	16,2	10,3	25,2	6,4	18,8	19,7	12,4	19,7	12,4	1446	181	77	494	276	494	276
IGRJ	197	22,6	9,7	30,6	14,2	16,4	25,2	20,0	25,4	20,0	1560	232	49	648	159	605	159
JISP	119	21,3	8,5	29,1	12,7	16,4	24,6	18,1	24,7	18,1	1973	273	75	789	245	789	245
CMG	559	21,9	12,4	30,2	11,1	19,1	23,6	19,1	24,1	19,0	1257	237	16	675	53	501	70
MAM	117	27,0	8,6	32,5	22,2	10,3	26,6	27,5	27,6	26,6	2428	319	115	872	361	413	743
HRN	6	16,7	9,4	28,9	6,6	22,3	22,2	11,0	22,6	11,0	967	111	53	289	172	269	172
JFMG	740	20,1	10,8	28,4	11,0	17,4	22,4	17,4	22,5	17,3	1522	291	19	769	65	680	82
TMG	963	19,9	12,2	28,2	9,5	18,7	21,6	17,1	22,3	17,1	1489	305	13	764	48	644	48
RSN	23	17,0	12,5	31,3	5,4	25,9	22,8	11,3	23,0	11,3	969	118	41	310	146	279	146
PECSP	847	18,0	10,1	25,8	9,2	16,6	20,6	15,2	20,8	15,2	1407	240	34	663	120	621	120
SFSP	983	19,1	12,0	26,8	8,2	18,6	21,4	16,0	21,5	16,0	1574	277	23	772	86	710	108
IRJ	1096	17,4	12,2	25,5	6,4	19,1	19,8	14,4	19,9	14,4	1706	300	25	850	90	786	90
BSP	1347	15,4	11,9	23,4	4,4	19,0	17,9	12,4	18,0	12,5	1699	287	28	837	105	765	105
FIPR	198	21,3	12,8	32,4	9,4	23,0	23,5	16,9	25,5	16,9	1721	188	97	500	334	459	379
FSC	39	20,0	7,0	28,0	12,7	15,3	23,4	16,6	23,4	16,6	1490	202	74	557	238	557	238
BHMG	890	20,5	12,1	28,4	10,2	18,2	22,1	18,2	22,4	17,7	1431	313	11	813	36	610	52
ISP	750	19,7	11,2	27,4	9,8	17,6	22,1	16,7	22,1	16,7	1358	256	23	683	86	625	107
MGSP	626	20,3	11,9	28,1	9,6	18,5	22,8	17,1	22,8	17,1	1292	240	20	656	78	599	78

ALT(m)= altitude; **Temperatura: MA** = temperatura média anual; **RM** = amplitude mensal; **MMax** = máxima do mês mas quente; **MMin** = mínima do mês mais frio; **RA** = amplitude anual; **QU** = média do trimestre mais úmido; **QS** = média do trimestre mais seco; **QQ** = média do trimestre mais quente; **QF** = média do trimestre mais frio; **Precipitação: A** = média anual; **MU** = mês mais chuvoso; **MS** = mês mais seco; **QU** = trimestre mais úmido; **QS** = trimestre mais seco; **QQ** = trimestre mais quente; **QF** = trimestre mais frio; **Localidade:** como na Tabela 2.