

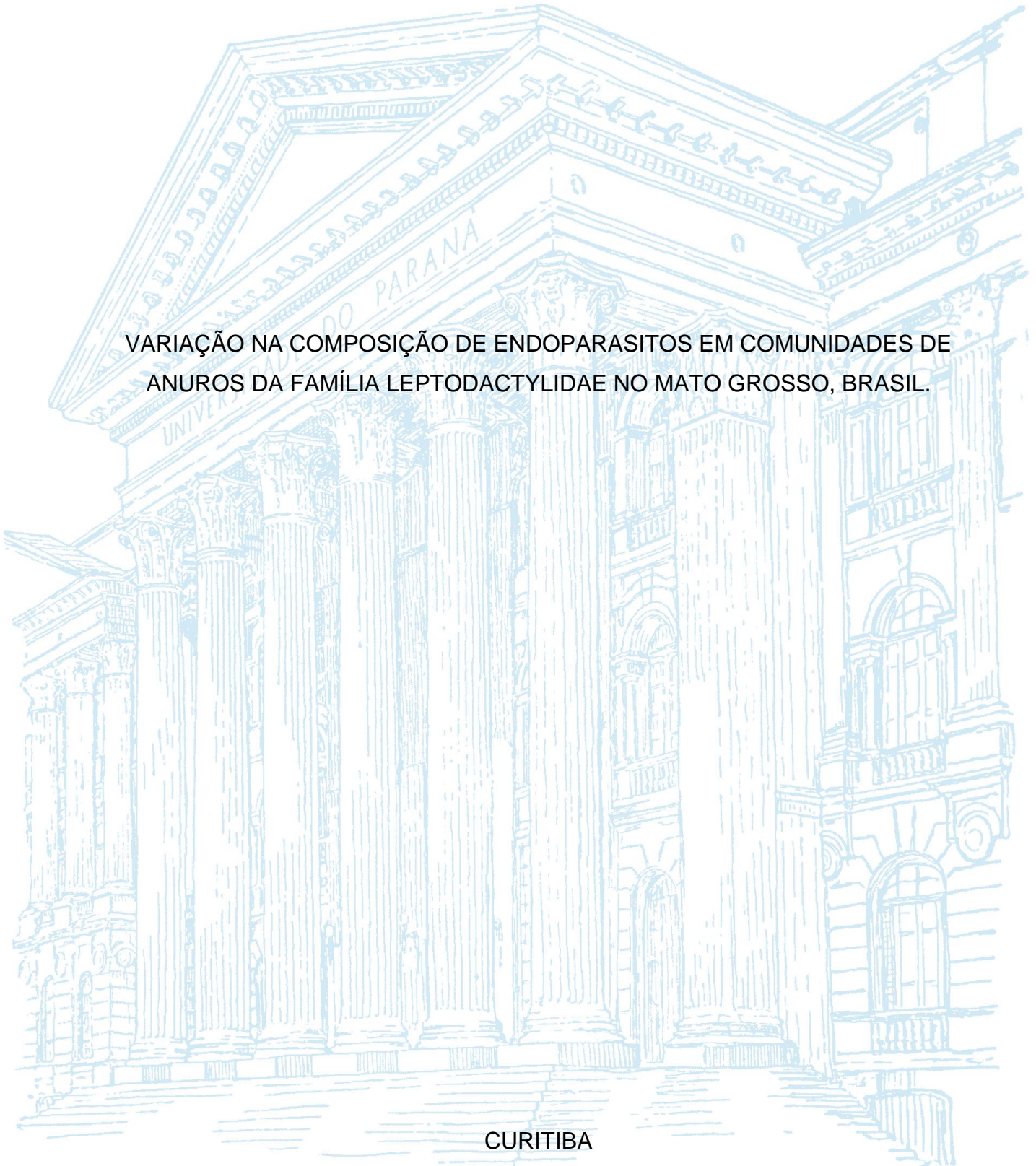
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

PATRÍCIA PADILHA DE PAULA

VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DE ENDOPARASITOS EM COMUNIDADES DE ANUROS DA FAMÍLIA LEPTODACTYLIDAE NO MATO GROSSO, BRASIL.

CURITIBA

2018



PATRÍCIA PADILHA DE PAULA

VARIAÇÃO NA COMPOSIÇÃO DE ENDOPARASITOS EM COMUNIDADES DE ANUROS DA FAMÍLIA LEPTODACTYLIDAE NO MATO GROSSO, BRASIL.

Monografia apresentada como requisito parcial à obtenção do título de bacharel, curso de Ciências Biológicas, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Karla Magalhães Campião

Coorientadora: Elvira De Bastiani.

CURITIBA

2018

AGRADECIMENTOS

Agradeço imensamente à Deus pela vida e proteção. E também pelas pessoas que conheci durante a graduação que permitiram a realização deste trabalho.

Aos meus pais Zuleide e Amadeu, pelo amor dedicado. Por acompanharem cada passo durante estes anos, e me ajudarem de todas as formas possíveis. Para minha irmã Rafaela, minha inspiração, sempre presente em todos os momentos da graduação.

À minha orientadora Karla, por me receber com muito carinho no laboratório, desde a nossa primeira conversa. Obrigada pela confiança, pelo tempo dedicado, pelo comprometimento e por todos os ensinamentos. Você é um grande exemplo que quero seguir.

À minha coorientadora Elvira, agradeço por todo o carinho desde o momento que entrei no laboratório. Obrigada pelo tempo dedicado, pela paciência, pelos ensinamentos e por tanto empenho na construção deste trabalho. E também pela amizade que construímos durante este ano.

Para meu namorado Ricardo, por tanto amor, carinho e paciência dedicados. Por compreender minha ausência e sonhar comigo este momento.

À todas as pessoas que contribuíram com a realização deste trabalho e com o sonho da graduação.

RESUMO

Compreender quais são os processos associados as diferenças na composição e abundância das espécies é um dos pontos centrais da ecologia de comunidades. Análises de beta diversidade descrevem a variação na composição de espécies entre gradientes e podem auxiliar nas respostas para estas questões. A beta diversidade pode ser particionada em dois componentes: o aninhamento, que reflete um fenômeno de perda de espécies e o *turnover*, que revela um processo de substituição de espécies entre locais. Além disso, a beta diversidade pode explicar a variação na abundância das espécies, sendo particionada em dois componentes: o gradiente de abundância, que explica a perda de espécies e o de variação balanceada, que explica a substituição de espécies. Neste sentido, comparamos a variação na composição de espécies de endoparasitos entre comunidades de hospedeiros anuros da família Leptodactylidae em três ecossistemas: Amazônia, Cerrado e Pantanal, no Mato Grosso, Brasil. Fizemos análises da beta diversidade de ocorrência e de abundância das comunidades de parasitos. Também avaliamos se a distância filogenética dos hospedeiros estava relacionada com a dissimilaridade entre as comunidades de parasitos. Observamos que tanto para ocorrência como para abundância, a variação na composição das comunidades de parasitos entre anuros foi explicada pela substituição das espécies (*turnover*) nos três ambientes estudados. O alto valor de *turnover* pode estar associado a fatores como o hábito e comportamento dos hospedeiros e também com a variação de habitat por eles usado. O aninhamento também contribuiu, mas de forma menos expressiva que o *turnover*, para a beta diversidade das comunidades de parasitos, e essa contribuição deve ser explicada pelo tamanho do corpo do hospedeiro. Observamos que a relação filogenética dos hospedeiros esteve relacionada com a dissimilaridade das comunidades de parasitos apenas no Pantanal, mostrando que na Amazônia e no Cerrado as espécies de parasitos não apresentaram preferência de hospedeiros a partir da história evolutiva.

Palavras-chave: Beta diversidade. Aninhamento. *Turnover*. Anfíbios. Helmintos.

ABSTRACT

Understanding the processes associated with differences in species composition and abundance is one of the central points of community ecology. Beta diversity analyzes describe the variation in species composition between gradients and may aid in the responses to these issues. The beta diversity can be partitioned into two components: nestedness, which reflects a phenomenon of species loss and turnover, which reveals a process of species substitution between sites. In addition, beta diversity may explain the variation in species abundance, being partitioned into two components: the abundance gradient, which explains the species loss and the balanced variation, which explains the species substitution. In this sense, we compared the variation in the composition of endoparasite species among anuran host communities of the Leptodactylidae family in three ecosystems: Amazonia, Cerrado and Pantanal, in Mato Grosso, Brazil. We analyzed the beta diversity of occurrence and abundance of parasite communities. We also evaluated whether the phylogenetic distance of the hosts was related to the dissimilarity between the parasite communities. We observed that for both species occurrence and abundance, the variation in the composition of parasite communities among anurans was explained by the species turnover in the three studied environments. The high value of turnover may be associated with factors such as habit and behavior of the hosts and also by the variation of habitat used by them. Nestedness also contributed, but less significantly than turnover, to the beta diversity of parasite communities, and this contribution should be explained by the body size of the host. We observed that the phylogenetic relationship of the hosts was related to the dissimilarity of the parasite communities only in the Pantanal, showing that in the Amazonia and the Cerrado the composition of parasite species did not relate with host evolutionary history.

Keywords: Beta diversity. Nestedness. Turnover. Amphibians. Helminths.

SUMÁRIO

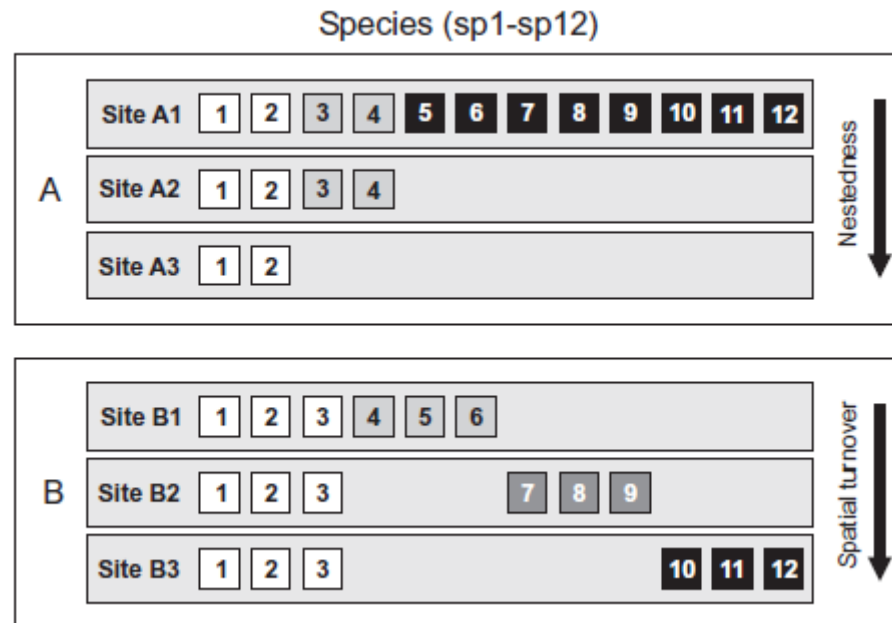
1 INTRODUÇÃO	6
2 MATERIAIS E MÉTODOS	10
2.1 COLETA DE DADOS	10
2.2 ANÁLISE DOS DADOS	10
3 RESULTADOS	12
3.1 BETA DIVERSIDADE	13
3.1.1 OCORRÊNCIA	13
3.1.2 ABUNDÂNCIA	16
3.2 DISTÂNCIA FILOGENÉTICA DOS HOSPEDEIROS	18
4 DISCUSSÃO	20
5 CONCLUSÃO	23
6 REFERÊNCIAS	24

1 INTRODUÇÃO

Compreender os processos que determinam a composição e a abundância das espécies é um dos objetivos centrais da ecologia de comunidades (Vellend, 2010). As comunidades podem ser distintas ou similares em termos de composição de espécies, devido a fatores como relações filogenéticas e condições ambientais. Nesse sentido, as análises de beta diversidade permitem analisar a variação na composição das espécies entre comunidades. O termo beta diversidade foi introduzido por Whittaker em 1960 e definido como a mudança na composição entre comunidades, em relação a um gradiente ambiental. Estritamente a beta diversidade é definida como a razão entre a diversidade alfa (local) e a diversidade gama (regional). Esse termo é aplicado para qualquer medida de variação na composição das espécies entre comunidades (Baselga, 2012).

Para melhor compreensão das variações na beta diversidade entre comunidades, podemos particioná-la em componentes que refletem diferentes fenômenos: o aninhamento e o *turnover* (Baselga, 2010). O aninhamento revela um processo de perda de espécies, no qual os locais com número menor de espécies são subconjuntos de locais mais ricos (FIGURA 1, A). Já o *turnover* reflete um processo de substituição das espécies entre os locais (FIGURA 1, B). O cálculo da beta diversidade com a partição de cada componente, pode contribuir para a compreensão dos mecanismos associados a diferenças na composição de espécies, já que perda, ganho e substituição de espécies são os processos necessários para gerar os padrões (Baselga, 2010).

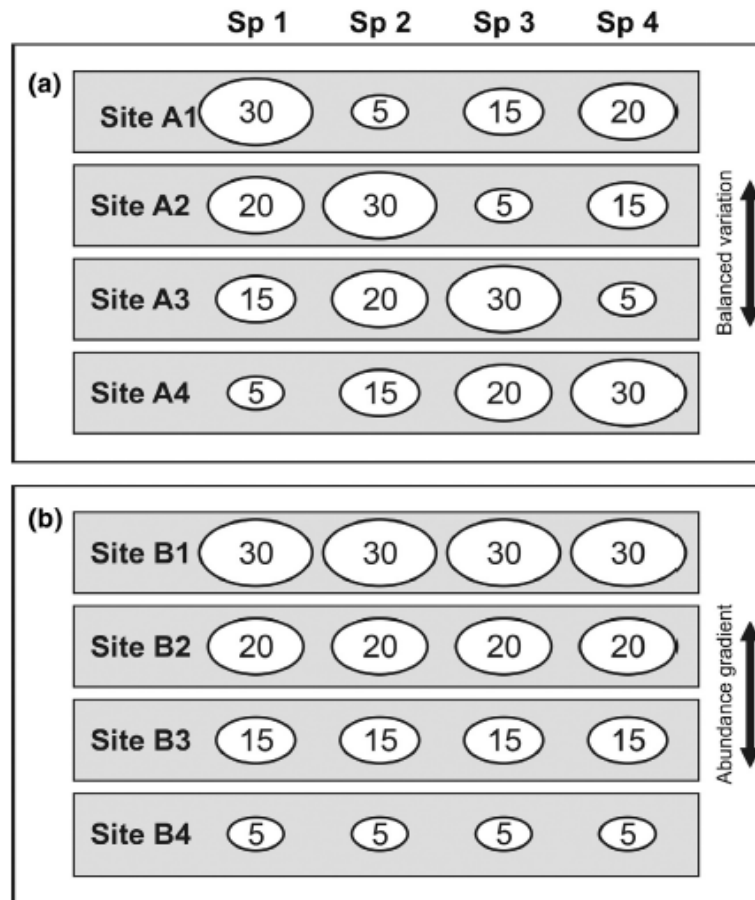
FIGURA 1 – REPRESENTAÇÃO DE COMUNIDADES COM EXEMPLO: A) PERDA DE ESPÉCIES – ANINHAMENTO, E B) SUBSTITUIÇÃO DE ESPÉCIES – *TURNOVER*.



FONTE: Adaptado de BASELGA (2010).

A beta diversidade pode explicar a variação na ocorrência e também na abundância das espécies. Os processos descritos acima são referentes à composição de espécies, mas quando consideramos apenas a ocorrência, informações importantes que dependem do conhecimento sobre a abundância de espécies são perdidas. Quando considerado a abundância das espécies a beta diversidade também é particionada em dois componentes: o gradiente de abundância e a variação balanceada. Em ambos, há co ocorrência das espécies, no primeiro, indivíduos de uma espécie são perdidos de um local para outro (FIGURA 2, B), e o segundo ocorre quando indivíduos de algumas espécies em um local são substituídos pelo mesmo número de indivíduos de diferentes espécies em outro local (FIGURA 2, A). Estes componentes são análogos ao aninhamento e ao *turnover*, respectivamente (Baselga, 2017).

FIGURA 2 – REPRESENTAÇÃO DE COMUNIDADES COM EXEMPLO: A) VARIAÇÃO BALANCEADA = *TURNOVER*, E B) GRADIENTE DE ABUNDÂNCIA = ANINHAMENTO.



FONTE: Adaptado de BASELGA (2017).

As análises dos componentes da beta diversidade e dos padrões de distribuição de espécies entre comunidades podem fornecer informações importantes sobre como as comunidades locais respondem aos gradientes ambientais. Nesta abordagem podemos imaginar cada espécie de hospedeiro como sendo uma mancha de habitat para colonização por comunidades de parasitos, e juntas as espécies de hospedeiros foram uma comunidade regional de parasitos. Esse sistema representa um bom modelo de estudo para compreender a ecologia de comunidades parasitárias e variações na composição de espécies no geral.

As interações parasito-hospedeiro são complexas, e influenciadas por diversos fatores como ambiente, história co-evolutiva e geografia (Dallas, 2016), comportamento do hospedeiro (Hamman et al. 2006) e variação de habitat (Poulin e Morand, 2004). Tanto as características associadas aos parasitos quanto aos hospedeiros, principalmente ao ambiente em que estes vivem, influenciam a diversidade e a composição das comunidades parasitárias (Campião et al. 2015). Os

anfíbios são hospedeiros intermediários e definitivos de muitos parasitos, e podem representar excelentes sistemas para compreender os padrões e processos que influenciam na constituição das comunidades parasitárias. Isto porque eles invadiram uma infinidade de habitats e apresentam uma grande diversidade de padrões de história de vida, tamanho corporal, relações tróficas, e modos reprodutivos e de forrageio.

Neste sentido o objetivo deste estudo é comparar a variação na composição de espécies de endoparasitos entre comunidades de hospedeiros anuros da família Leptodactylidae em três ecossistemas (Amazônia, Cerrado e Pantanal) do estado do Mato Grosso, Brasil.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 COLETA DE DADOS

Para responder a nossa pergunta utilizamos registros de espécies hospedeiras que pertencem à classe Amphibia, a ordem Anura e a família Leptodactylidae. Os espécimes foram coletados no estado do Mato Grosso, Brasil - em três ecossistemas: Amazônia, Cerrado, Pantanal (mais informações ver: Morais, 2013). Cada espécie de hospedeiro foi considerada uma comunidade de parasito em cada ecossistema separadamente.

2.2 ANÁLISE DOS DADOS

Nas análises de variação na composição de comunidades parasitárias utilizamos a métrica de beta diversidade proposta por Baselga et al., (2010, 2012 e 2017), com o cálculo da partição de componentes aninhamento e *turnover*. Assumimos como uma comunidade parasitária todos os parasitos de uma espécie de hospedeiro em um ecossistema. A beta diversidade total é calculada a partir da medida de dissimilaridade de Sorensen (β_{SOR}) que engloba o *turnover* e a diferença na riqueza de espécies. A porção da beta diversidade correspondente ao *turnover* das espécies é calculada a partir da medida de dissimilaridade de Simpson (β_{SIM}) que avalia o *turnover* sem a influência da riqueza de espécies. E o aninhamento (β_{NES}) é calculado a partir da subtração $\beta_{NES} = \beta_{SOR} - \beta_{SIM}$ (Baselga, 2010).

Para as análises de variação na abundância das espécies de parasitos utilizamos o índice proposto por Baselga (2017) que particiona a beta diversidade em dois componentes baseado na abundância das espécies. O componente de gradiente de abundância explica a perda de espécies de um local para outro, enquanto que o componente de variação balanceada explica a substituição de espécies entre locais. A comparação da dissimilaridade de múltiplos locais baseia-se em incidência e abundância, e seus componentes para caracterizar a heterogeneidade biótica em diferentes locais. Com esse método avaliamos a dissimilaridade da comunidade baseada na abundância através de múltiplas unidades (neste caso somente em hospedeiros).

Para analisar se os valores observados de beta diversidade total e de seus componentes aninhamento e *turnover* (beta diversidade de ocorrência), e gradiente de abundância e variação balanceada (beta diversidade de abundância) seriam esperados ao acaso, foi aplicado um modelo nulo, baseado em Baselga (2010, 2012, 2017). Neste modelo, os valores da beta diversidade total e seus componentes, separadamente, foram randomizados em 1000 repetições. Destas análises foi obtido o valor de p, correspondente à probabilidade de encontrar valores maiores ou iguais ao observado dentro do modelo nulo. Média e desvio padrão do modelo nulo também foram calculados.

Destacamos que a comparação da composição de parasitos foi feita entre anuros de cada ecossistema e não da composição de parasitos entre os ecossistemas.

Para verificar possíveis determinantes dos padrões observados, avaliamos se a distância filogenética entre os anfíbios influenciou na dissimilaridade das comunidades de parasitos. A distância filogenética dos hospedeiros foi calculada com a função *cophenetic* do pacote *ape*, e a dissimilaridade entre as comunidades de parasitos foi calculada pela função *vegdist* do pacote *vegan*. O Teste de Mantel foi utilizado para avaliar a correlação entre as duas matrizes de dissimilaridade: matriz de distância filogenética dos hospedeiros e de dissimilaridade das comunidades de parasitos. Utilizamos a filogenia dos anfíbios de Jetz e Pyron (2018).

Em todas as análises utilizamos o software R Version 1.1.383 com os pacotes *betapart*, *vegan* e *picante* nas análises de beta diversidade de ocorrência, *betapart* e *vegan* para a beta diversidade de abundância e *ape* para análise da distância filogenética dos hospedeiros com a dissimilaridade das comunidades de parasitos.

3 RESULTADOS

No ecossistema da Amazônia foi encontrado um total de 10 espécies de hospedeiros e 37 parasitos, no Cerrado 12 espécies de hospedeiros e 31 parasitos e no Pantanal 9 espécies hospedeiros e 24 parasitos (TABELA 1).

TABELA 1 – ESPÉCIMES DE ANUROS DA FAMÍLIA LEPTODACTYLIDAE REGISTRADAS EM TRÊS ECOSISTEMAS NO MATO GROSSO, BRASIL, DE 1987 A 2011.

Espécie hospedeiro	Amazônia	Cerrado	Pantanal
<i>Adenomera diptyx</i>	3	6	11
<i>Leptodactylus bufonius</i>	-	-	15
<i>Leptodactylus chaquensis</i>	3	17	11
<i>Leptodactylus didymus</i>	14	-	-
<i>Leptodactylus furnarius</i>	-	9	-
<i>Leptodactylus fuscus</i>	36	22	53
<i>Leptodactylus knudseni</i>	6	-	-
<i>Leptodactylus labyrinthicus</i>	15	20	9
<i>Leptodactylus latrans</i>	-	1	17
<i>Leptodactylus mystaceus</i>	19	3	-
<i>Leptodactylus mystacinus</i>	-	13	4
<i>Leptodactylus petersii</i>	10	-	-
<i>Leptodactylus rhodomystax</i>	11	-	-
<i>Leptodactylus podicipinus</i>	-	3	6
<i>Leptodactylus pustulatus</i>	-	8	-
<i>Leptodactylus siphax</i>	-	11	3
<i>Lithodytes lineatus</i>	15	-	-

FONTE: A autora (2018).

FIGURA 3 – ANUROS DA FAMÍLIA LEPTODACTYLIDAE.



FONTE: Amphibia Web (2018)

LEGENDA: 1) *Leptodactylus sypfax*; 2) *L. rhodomystax*; 3) *L. pustulatus*; 4) *L. podicipinus*; 5) *L. petersii*; 6) *L. mystacinus*; 7) *L. mystaceus*; 8) *L. lineatus*; 9) *L. latrans*; 10) *L. labyrinthicus*; 11) *L. knudseni*; 12) *L. fuscus*; 13) *L. furnarius*; 14) *L. didymus*; 15) *L. chaquensis*; 16) *L. bufonius*; 17) *A. diptyx*.

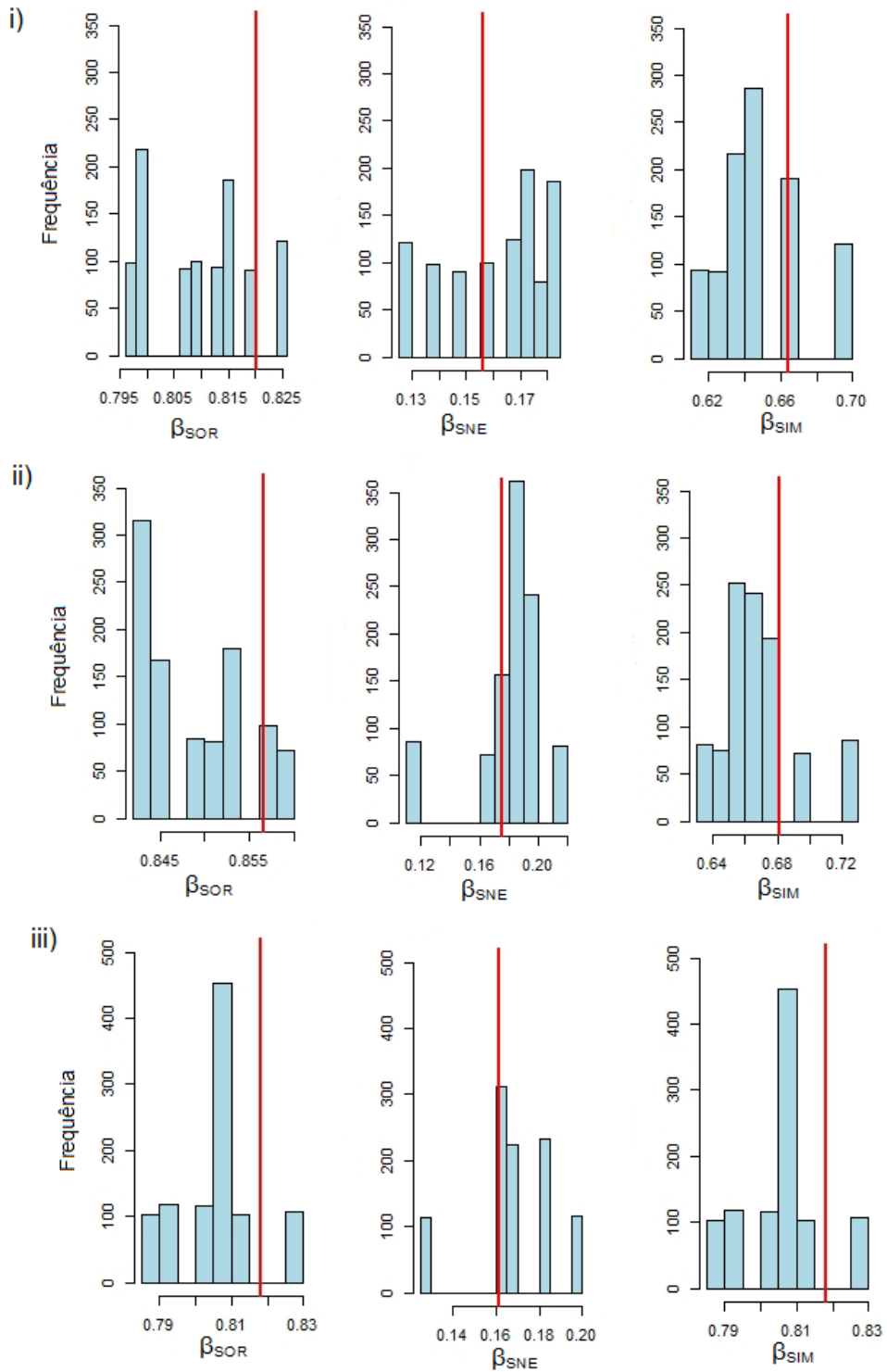
3.1 BETA DIVERSIDADE

3.1.1 OCORRÊNCIA

A beta diversidade total de ocorrência das espécies de parasitos entre espécies de hospedeiros foi alta em todos os ecossistemas (Amazônia- $\beta_{SOR}=0.82$, modelo nulo: média= 0.80; sd= 0.008; p= 0.16, Cerrado- $\beta_{SOR}=0.86$ modelo nulo: média= 0.84; sd= 0.005; p= 0.16, e Pantanal- $\beta_{SOR}= 0.82$, modelo nulo: média= 0.80; sd= 0.01 p=0.10) não apresentando valores significativamente diferentes dos observados nas comunidades geradas pelo modelo nulo. Quando particionada em componentes de aninhamento e *turnover*, fica claro que o *turnover* foi o processo

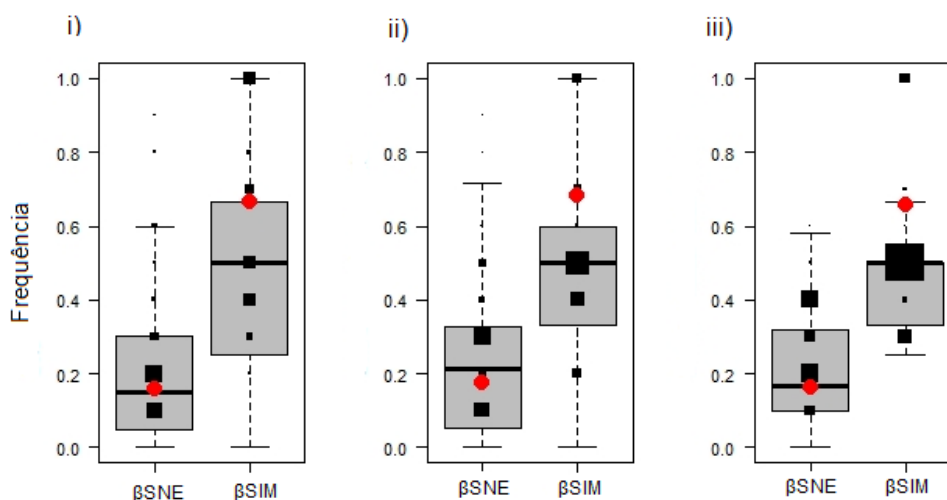
subjacente de maior importância para a beta diversidade das comunidades de parasitos. (Amazônia- $\beta_{SIM}=0.66$, modelo nulo: média= 0.64; sd= 0.02; p= 0.17, $\beta_{SNE}=0.16$, modelo nulo: média= 0.16; sd= 0.01; p= 0.82; Cerrado $\beta_{SIM}= 0.68$, modelo nulo: média= 0.66; sd= 0.02; p= 0.14, $\beta_{SNE}= 0.17$, modelo nulo: média= 0.18; sd= 0.02; p= 0.17. Pantanal- $\beta_{SIM}=0.66$, modelo nulo: média= 0.63; sd= 0.02; p= 0.22, $\beta_{SNE}=0.16$, modelo nulo: média= 0.16; sd= 0.01; p= 0.67). Ambos os componentes de *turnover* e o aninhamento contribuíram com a beta diversidade total das comunidades de parasitos para a Amazônia, Cerrado e Pantanal, mas foi observado que estes padrões são quase totalmente causados pela substituição das espécies de parasitos entre os hospedeiros.

FIGURA 4 - HISTOGRAMA COM A FREQUÊNCIA DA MÉTRICA DAS COMUNIDADES GERADAS PELO MODELO NULO (AZUL) E DO VALOR OBSERVADO DA BETA DIVERSIDADE DE OCORRÊNCIA (VERMELHO) PARA CADA ECOSISTEMA: i) AMAZÔNIA, ii) CERRADO, iii) PANTANAL.



FONTE: A autora (2018).

FIGURA 5 - BOXPLOTT COM AS FREQUÊNCIAS DOS VALORES PARA OS COMPONENTES DE ANINHAMENTO (β_{SNE}) E TURNOVER (β_{SIM}) DA BETA DIVERSIDADE DE OCORRÊNCIA, GERADOS PELO MODELO NULO EM COMPARAÇÃO COM O OBSERVADO, PARA CADA ECOSISTEMA: i) AMAZÔNIA, ii) CERRADO, iii) PANTANAL.



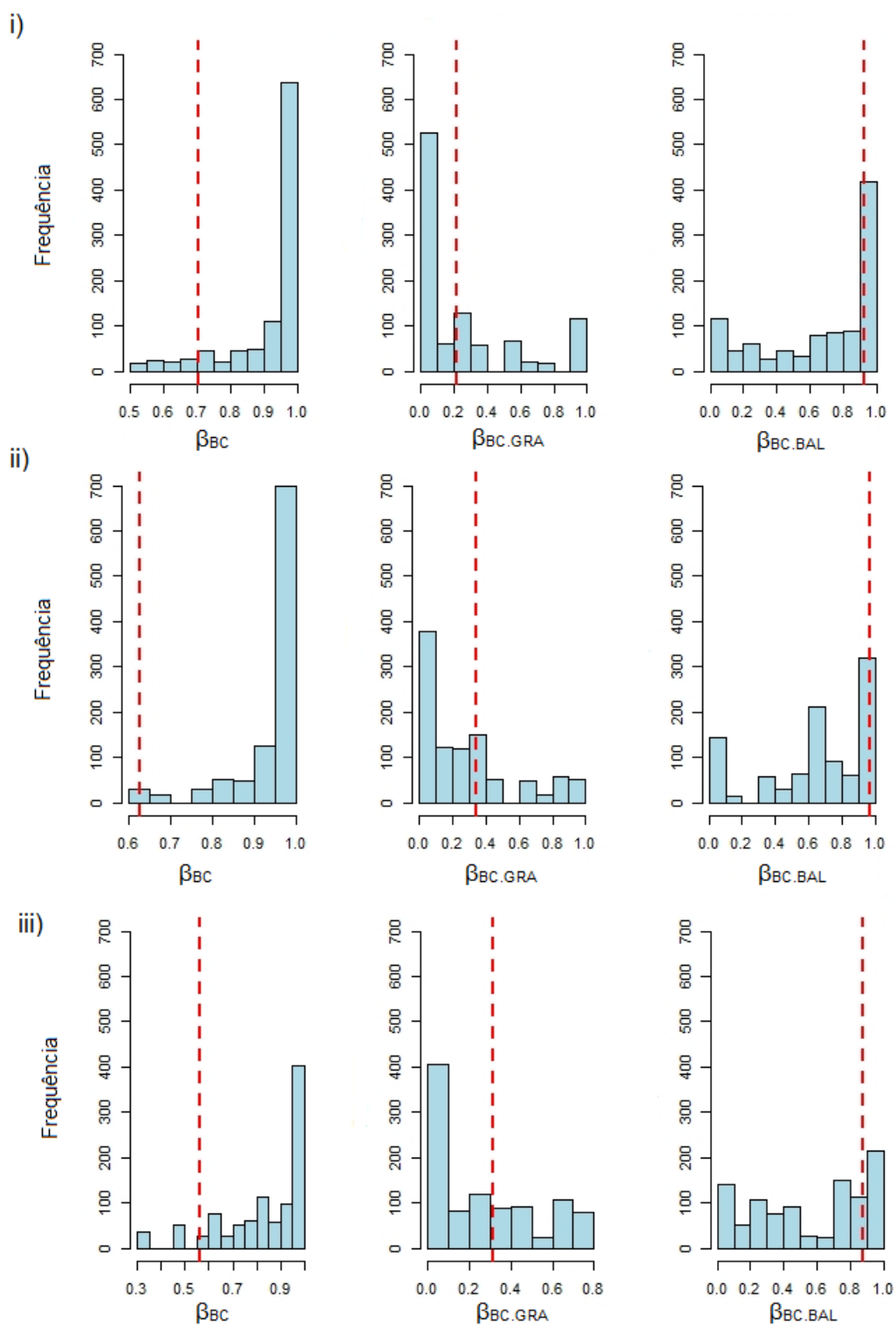
FONTE: A autora (2018).

LEGENDA: Pontos vermelhos indicam os valores observados para cada componente e quadrados pretos indicam as frequências geradas pelo modelo nulo.

3.1.2 ABUNDÂNCIA

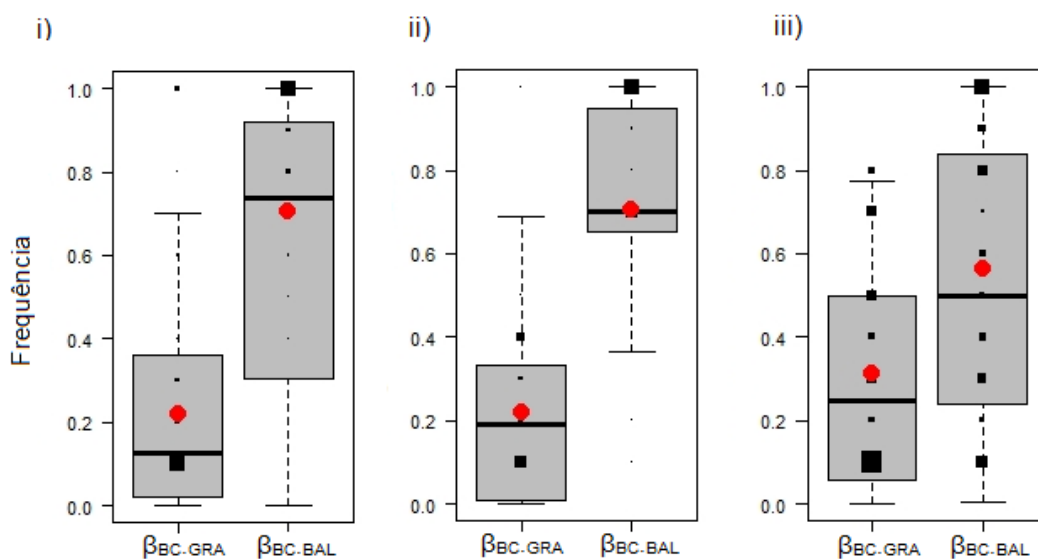
Quando consideramos a abundância das espécies de parasitos que co-ocorrem nas diferentes espécies hospedeiras, a dissimilaridade das comunidades (β_{BC}) foi alta em todos os ecossistemas (Amazônia- β_{BC} = 0.92, modelo nulo: média= 0.87; sd= 0.15; p= 0.59, Cerrado- β_{BC} = 0.96, modelo nulo: média= 0.94; sd= 0.09, p= 0.55, Pantanal- β_{BC} = 0.87, modelo nulo: média= 0.82; sd= 0.18; p= 0.50). Quando os componentes da beta diversidade total (β_{BC}), foram particionados, o componente de variação balanceada ($\beta_{BC.BAL}$) teve maior importância, para todos os ecossistemas (Amazônia- $\beta_{BC.GRA}$: 0.21, modelo nulo: média= 0.26; sd= 0.32; p= 0.41, Amazônia- $\beta_{BC.BAL}$: 0.70, modelo nulo: média= 0.65; sd= 0.34; p= 0.47, Cerrado- $\beta_{BC.GRA}$: 0.34, modelo nulo: média= 0.31; sd= 0.32; p= 0.31, Cerrado- $\beta_{BC.BAL}$: 0.63, modelo nulo: média= 0.62; sd= 0.33; p= 0.67, Pantanal- $\beta_{BC.GRA}$: 0.31, modelo nulo: média = 0.28; sd= 0.25; p= 0.40, Pantanal- $\beta_{BC.BAL}$: 0.56, modelo nulo: média = 0.53; sd= 0.33; p= 0.48).

FIGURA 6 - HISTOGRAMA COM A FREQUÊNCIA DA MÉTRICA DAS COMUNIDADES GERADAS PELO MODELO NULO (AZUL) E DO VALOR OBSERVADO DA BETA DIVERSIDADE DE ABUNDÂNCIA (VERMELHO) PARA CADA ECOSISTEMA: i) AMAZÔNIA, ii) CERRADO, iii) PANTANAL.



FONTE: A autora (2018)

FIGURA 7 - BOXPLOT COM AS FREQUÊNCIAS DOS VALORES PARA OS COMPONENTES DE GRADIENTE DE ABUNDÂNCIA ($\beta_{BC.GRA}$) E VARIAÇÃO BALANCEADA ($\beta_{BC.BAL}$) DA BETA DIVERSIDADE DE ABUNDÂNCIA, GERADOS PELO MODELO NULO EM COMPARAÇÃO COM O OBSERVADO, PARA CADA ECOSISTEMA: i) AMAZÔNIA, ii) CERRADO, iii) PANTANAL.



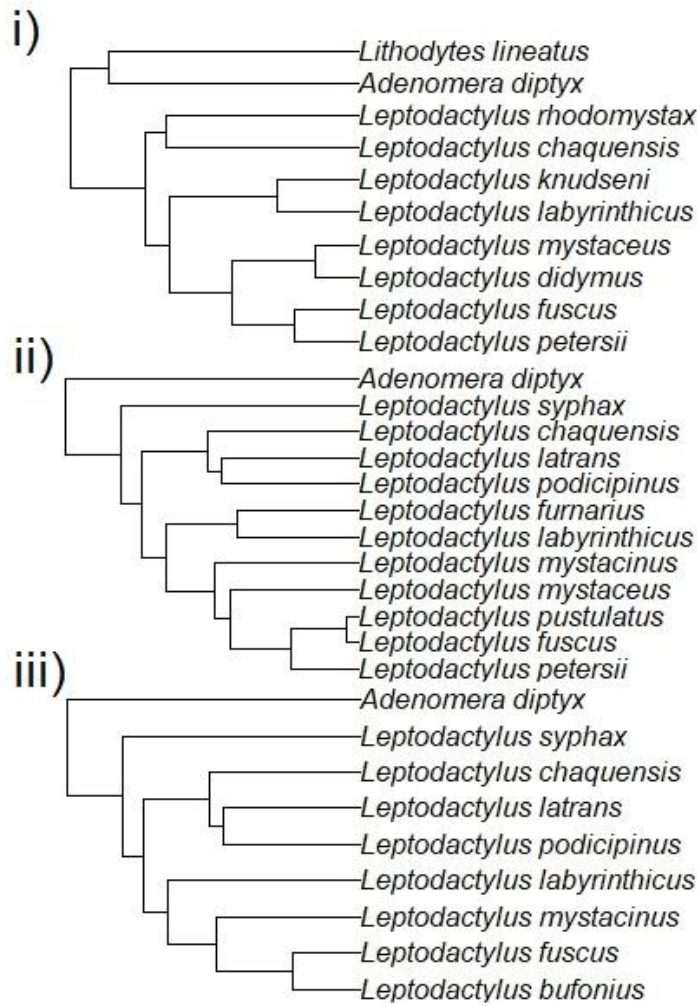
FONTE: A autora (2018).

LEGENDA: Pontos vermelhos indicam os valores observados para cada componente e quadrados pretos indicam as frequências geradas pelo modelo nulo.

3.2 DISTÂNCIA FILOGENÉTICA DOS HOSPEDEIROS

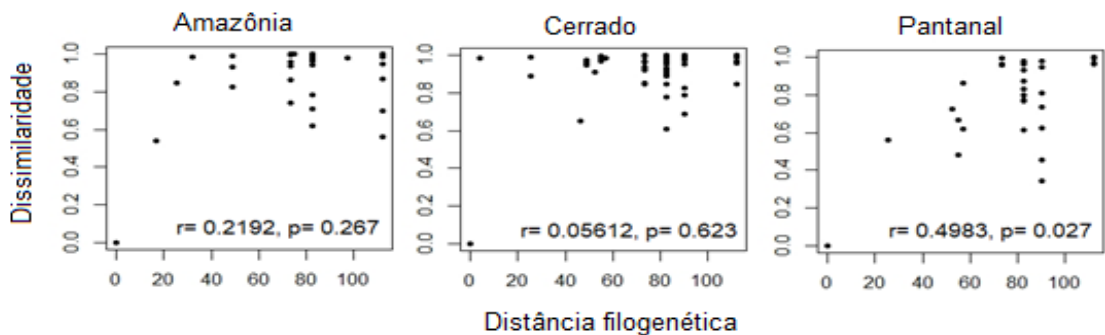
Foi observado que o aumento da distância filogenética dos anuros (FIGURA 7) não influenciou no aumento da dissimilaridade das comunidades de parasitos na Amazônia ($r= 0.2192$ $p= 0.267$) e no Cerrado ($r= 0.05612= p= 0.623$). Apenas no Pantanal foi observada uma correlação positiva ($r= 0.4983$ $p=0.027$).

FIGURA 8 - FILOGENIA DOS ANUROS PARA CADA AMBIENTE: i) AMAZÔNIA, ii) CERRADO, iii) PANTANAL.



FONTE: JETZ e PYRON (2018).

FIGURA 9 - RELAÇÃO DA DISSIMILARIDADE DA COMPOSIÇÃO DE PARASITOS COM A DISTÂNCIA FILOGENÉTICA DOS HOSPEDEIROS.



FONTE: A autora (2018).

LEGENDA: Correlação de Pearson (r) e significância (P calculado usando testes de Mantel) são mostrados.

4 DISCUSSÃO

A variação na composição das comunidades de parasitos entre os anuros foi explicada pela substituição (*turnover*) de espécies de parasitos entre os hospedeiros. Este padrão de substituição foi observado tanto para beta diversidade de ocorrência quanto para abundância.

Características relacionadas aos hospedeiros podem explicar uma quantidade significativa da diferença entre as comunidades de parasitos (Dallas e Presley, 2014). Isto porque os recursos das comunidades de parasitos são as populações hospedeiras (Esch et al. 1990). O alto *turnover* observado pode estar associado a características relacionadas com o hábito dos hospedeiros, como a amplitude da dieta, que afeta as taxas de contato do hospedeiro com o parasito, podendo levar à maior diversidade parasitária (Poulin e Morand, 2004; Locke et al., 2014). O comportamento dos hospedeiros também é um fator importante na determinação das interações parasito-hospedeiro. Mudanças pequenas no comportamento dos hospedeiros são capazes de alterar as taxas de contato com os parasitos (Hamann et al., 2006) e assim podem influenciar o *turnover* das comunidades de parasitos. A variação do habitat usado pelos hospedeiros implica na exposição diferenciada a infecção por diferentes espécies parasitas (Poulin e Morand, 2004), e assim se torna um fator importante na determinação do *turnover* de comunidades de parasitos (Fecchio, 2017).

Outras características relacionadas com os hospedeiros também podem influenciar na variação das comunidades de parasitos, como características reprodutivas, taxas metabólicas (Dallas and Presley, 2014), densidade e taxa de crescimento populacional (Esch et al. 1990). Outro fator a ser considerado é que os anuros possuem uma distribuição restrita quando comparado a outros vertebrados, pois possuem baixa capacidade de dispersão e são limitados por características como condições ambientais e história de vida. A disponibilidade de água e de recursos também são fatores importantes na determinação da riqueza deste grupo (Valdujo, 2011).

Tanto para a beta diversidade de ocorrência como de abundância o aninhamento também contribuiu, mas de forma menos expressiva que o *turnover*, para a beta diversidade das comunidades de parasitos. Um dos principais fatores que determina o aninhamento em comunidades de parasitos é a variação no

tamanho do corpo entre os hospedeiros (Zelmer, 2014; Campiao et al. 2015), onde comunidades de parasitos pertencentes a hospedeiros de menor tamanho corporal são subconjuntos das comunidades de parasitos de hospedeiros maiores.

Medidas que incorporam informações sobre as relações de parentesco entre espécies podem ser bons preditores de processos ecológicos das comunidades (Cianciaruso, 2009). A relação filogenética dos hospedeiros pode ser um fator determinante na estruturação da comunidade parasitária (Muñoz et al. 2006). Por isso, era esperado que a distância filogenética dos hospedeiros influenciasse a composição da comunidade de parasitos. Em geral, comunidades em que as espécies são filogeneticamente mais distintas apresentam uma maior diversidade (Magurran, 2004). No entanto, foi observado que a distância filogenética dos hospedeiros não influenciou na beta diversidade das comunidades de parasitos da Amazônia e do Cerrado, sendo positivamente correlacionada apenas no Pantanal. Isto significa que na Amazônia e no Cerrado as espécies de parasitos não apresentaram preferência a partir da história evolutiva dos hospedeiros (Dallas e Presley, 2014). Nestes dois ecossistemas, os hospedeiros utilizados pelos parasitos foram escolhidos sem influência da filogenia (Krasnov et al., 2004).

Características relacionadas ao ambiente também podem influenciar a composição de comunidades de parasitos e hospedeiros (Thieltges et al. 2008). As mudanças podem ser diretamente por influenciarem o ciclo de vida dos parasitos, ou indireta via mudanças nas comunidades de hospedeiros, pois os hospedeiros anfíbios têm grande sensibilidade às mudanças nas condições ambientais (Buckley e Jetz, 2008). Temperatura, pluviosidade (Silva et al. 2014) e alterações ambientais (Brunner e Eizaguirre, 2016) são importantes fatores que afetam e determinam as interações parasito-hospedeiro. Embora não tenha sido analisado, os nossos resultados podem terem sido influenciado por características próprias de cada ambiente.

Análises de beta diversidade com hospedeiros podem revelar padrões diferentes que determinam a composição de comunidades. Silva et al. (2014) através da análise da beta diversidade de anfíbios da Floresta Atlântica Brasileira, descobriram que o *turnover* foi o principal responsável pela variação composição de espécies. Entretanto, observaram que este padrão esteve fortemente relacionado com a distância filogenética dos anfíbios. Além disso, constataram que fatores ambientais têm uma grande influência na beta diversidade das comunidades desses

animais. Os mesmos resultados foram encontrados por Feder e Burggren (1993), que observaram que os padrões de composição das comunidades de anfíbios foram determinados pelos fatores históricos e por fatores ambientais, principalmente água e temperatura.

O número de trabalhos que buscam compreender a beta diversidade de parasitos são menos frequentes quando comparados aos que estudam os hospedeiros. Krasnov et al. (2010) investigaram a variação na composição de espécies de pulgas e ácaros associados a pequenos mamíferos Paleárticos, em três escalas: local espacial, local temporal e regional. Avaliaram a contribuição do aninhamento na composição de espécies de pulgas e ácaros de uma mesma espécie hospedeira para a beta diversidade total. Descobriram que a contribuição do aninhamento diferiu entre pulgas e ácaros, e também entre as escalas. Além disso, observaram que o aninhamento não foi afetado pelos hábitos dos hospedeiros e diminuiu com o aumento do alcance geográfico do hospedeiro. Um padrão aninhado da comunidade de parasitos também foi encontrado por Poulin e Voltonen (2001), que observaram uma correlação positiva entre o tamanho corporal de peixes hospedeiros e o número de espécies de parasitos. Através destes resultados, os autores observaram que a composição de espécies das comunidades de parasitos era fortemente influenciada por características relacionadas aos hospedeiros.

A substituição de espécies (*turnover*) pode explicar muitos casos de variação na composição das comunidades. Esse fenômeno ocorre tanto em comunidades de parasitos, como foi o caso deste estudo, quanto para comunidades de hospedeiros, como observado por Silva et al. (2014). Assim como foi encontrado por Poulin e Voltonen (2001) em parasitos de peixes, nossos resultados mostraram que *turnover* e aninhamento foram fortemente influenciados por características relacionadas aos hospedeiros. Mas trabalhos com parasitos de mamíferos, como o de Krasnov (2010) mostraram resultados diferentes, em que não houve grande influência do hábito dos hospedeiros na composição das comunidades de parasitos. Como observado por Muñoz et al. (2016), as comunidades de parasitos geralmente são influenciadas pela relação filogenética entre hospedeiros. Entretanto, encontramos um padrão diferente do esperado, pois apenas em um dos três ecossistemas analisados a dissimilaridade das comunidades de parasitos foi influenciada pela filogenia dos anfíbios. Assim, é possível verificar que diferentes fatores podem influenciar a composição das comunidades de parasitos, principalmente características

relacionadas aos hospedeiros, condições ambientais e relações filogenéticas. Em muitos casos, os padrões encontrados são gerados pela combinação de um ou mais fatores.

5 CONCLUSÃO

Diferentes fatores podem estar relacionados com a variação na composição de comunidades de parasitos em anfíbios anuros. Observamos uma alta variação na composição de espécies de parasitos entre hospedeiros da família Leptodactylidae, já que a beta diversidade foi alta em relação aos modelos nulos para os três ecossistemas analisados. Particionando a beta diversidade em seus componentes, concluímos que o *turnover* foi o processo de maior importância, tanto para ocorrência como para abundância das espécies. Em apenas um dos três ecossistemas analisados a distância filogenética dos hospedeiros esteve relacionada com a dissimilaridade das comunidades de parasitos. Nesse sentido, nossos resultados mostram a importância do estudo de medidas de diversidade, como a métrica da beta diversidade, para compreensão dos fatores ecológicos no geral e para interações simbióticas.

REFERÊNCIAS

- BASELGA, A. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 8, p. 799-808, 2017.
- BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, p. 134-143, 2010.
- BASELGA, A.; ORME, C. D. L. Betapart: an R package for the study of beta diversity. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 3, p. 808-812, 2012.
- BRUNNER, F. S.; EIZAGUIRRE, C. Can environmental change affect host/parasite-mediated speciation? **Zoology**, v. 119, n.4, p. 384-394, 2016.
- BUCKLEY, L. B.; JETZ, W. Linking global turnover of species and environments. **PNAS**, v. 105, n. 46, p. 17836-17841, nov. 2008.
- CAMPIÃO, K. M.; RIBAS, A.; TAVARES, L. E. R. Diversity and patterns of interaction of an anuran-parasite network in a neotropical wetland. **Parasitology**, p.1751-1757, 2015.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Diversidades filogenética e funcional: novas abordagens para a Ecologia de comunidades. **Biota Neotropica**, v. 9, n.3, p. 93-103, 2009.
- DALLAS, T.; PRESLEY, S. J. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. **Oikos**, v. 123, p. 866-874, 2014.
- ESCH, G. W.; BUSH, A. O.; AHO, J. M. **Parasite Communities: Patterns and Processes**. London: Chapman and Hall, 1990.
- FECCHIO, A. et al. Host associations and turnover of haemosporidian parasites in manakins (Aves: Pipridae). **Parasitology**, v. 144, n. 7, p. 984-993, mar. 2014.
- FEDER, M. E.; BURGGREN, W. W. Environmental Physiology of the Amphibians. **Copeia**, v. 1993, n. 4, p. 1885-1886, dec. 1993.
- GONZÁLEZ, M. T.; OLIVA, M. E. Is the nestedness of the parasite assemblages of marine fishes from southeastern Pacific a generalized pattern associated with the geographic distributional range of the host? **Parasitology**, v. 136, p. 401-409, 2009.
- HAMANN, M. I.; GONZÁLEZ, C. E.; KEHR, A. I. Helminth community structure of the oven frog *Leptodactylus latinasus* (Anura, Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. **Acta Parasitologica**, p. 294-299, 2006.
- JETZ, W.; PYRON, R. A. The interplay of past diversification and evolutionary isolation with present imperilment across the amphibian tree of life. **Nature**, v. 2, n. 5, p.850-858, mar. 2018.

KRASNOV, B. R. et al. Co-occurrence of ectoparasites on rodent host: null model analyses of data from three continents. **Oikos**, n. 119, p. 120-128, 2010.

KRASNOV, B. R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G.; KHOKLOVA, I.; POULIN, R. Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera) parasitic on small mammals: the influence of phylogeny and local environmental conditions. **Ecography**, v. 27, p. 787-797, 2004.

LOCKE, S. A.; MARCOGLIESE, D. J.; VALTONEN, E. T. Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. **Oecologia**, Canada, v. 174, p. 253-262, 2014.

MAC ARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. **Evolution**, v. 17, n. 4, p. 373-387, dec. 1963.

MAGURRAN, A. E. **Measuring Biological Diversity**. Oxford: Blackwell Science, 2004.

MORAIS, D. H. **Aspectos ecológicos da helmintofauna de anfíbios Leptodactylidae (ANURA) no Estado do Mato Grosso, Brasil**. 2013. 121 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho, Botucatu, 2013.

MUÑOZ, G.; GRUTTER, A. S.; CRIBB, T. H. Endoparasite communities of five fish species (Labridae: Cheiliniinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? **Parasitology**, v. 132, p. 363-374, 2006.

POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Smithsonian Institution, 2004.

POULIN, R.; MOULLIOT, D. Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. **Parasitology**, v. 126, p. 473- , jun. 2003.

POULIN, R.; VALTONEN, E. T. Nested assemblages resulting from host size variation: the case of endoparasite communities in fish hosts. **International Journal for Parasitology**, v. 31, p. 1194-1204, jun. 2001.

SILVA, F. R.; ALMEIDA-NETO, M.; ARENA, M. V. N. Amphibian Beta Diversity in the Brazilian Atlantic Forest: Contrasting the Roles of Historical Events and Contemporary Conditions at Different Spatial Scales. **Plos One**, v. 9, n.10, p. 1-9, oct. 2014.

THIELTGES, D. W.; JENSEN, K. T.; POULIN, R. The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. **Parasitology**, v. 135, n. 4, p. 407-426, jan.2008.

VALDUJO, P. H. **Diversidade e distribuição de anfíbios no Cerrado: o papel dos fatores históricos e dos gradientes ambientais**. Tese (Doutorado em Ciências) - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2011.

VELLEND, M. Conceptual synthesis in community ecology. **The Quarterly Review of Biology**, Canada, v. 85, n. 2, p. 183-206, jun. 2010.

ZELMER, D. A. Size, time and asynchrony matter: the species-area relationship for parasites of freshwater fishes. **Journal of Parasitology**, v. 100, p. 561-568, 2014.