

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
LORENA EUCLYDES DOS SANTOS



COMO ASPECTOS ECOLÓGICOS DOS ANUROS INFLUENCIAM A INFECÇÃO
POR PARASITOS?

CURITIBA
2020

LORENA EUCLYDES DOS SANTOS

COMO ASPECTOS ECOLÓGICOS DOS ANUROS INFLUENCIAM A INFECÇÃO
POR PARASITOS?

Dissertação apresentada ao curso de Pós-Graduação em Zoologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Zoologia,

Orientadora: Prof^a Dr^a Karla Magalhães Campião

CURITIBA

2020

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas
(Giana Mara Seniski Silva – CRB/9 1406)

Santos , Lorena Euclides dos
Como aspectos ecológicos dos anuros influenciam a infecção por
parasitos? / Lorena Euclides dos Santos. – Curitiba, 2020.
38 p.: il.

Orientadora: Karla Magalhães Campião

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. Anuro. 2. Anfíbio. 3. Parasito. 4. Relação hospedeiro-parasito. I.
Título. II. Campião, Karla Magalhães, 1985-. III. Universidade Federal do
Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em
Zoologia.

CDD (22. ed.) 597.8



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ZOOLOGIA -
40001016008P4

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ZOOLOGIA da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **LORENA EUCLYDES DOS SANTOS** intitulada: **Como aspectos ecológicos dos anuros influenciam a infecção por parasitos?**, sob orientação da Profa. Dra. KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 09 de Março de 2020.

KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO

Presidente da Banca Examinadora (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

FRANCISCO TIAGO DE VASCONCELOS MELO

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARÁ)

MAURICIO OSVALDO MOURA

Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)



A minha avó, a minha mãe e a todas as mulheres que me permitiram ocupar este
espaço.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a minha mãe e ao meu pai, pelo amor e pela amizade de vocês. Obrigada pelos valores que me ensinaram, e por acreditarem que sempre posso ser melhor, obrigada por sempre torcerem por mim e serem o a base de quem sou hoje. Agradeço a minha avó que mesmo não estando mais presente, sinto que me acompanhou em todos os momentos, cuidado, protegendo e me confortando com seu abraço. Ao meu avô que foi um exemplo de vida e superação e que me inspira muito.

A minha orientadora Karla M. Campião, pelo tempo dedicado, pela paciência e por ter sentado ao meu lado para ensinar a construir uma frase melhor, ainda na graduação. Obrigada por acreditar em mim (isso realmente me ajudou a não desistir), pelas broncas quando foram necessárias e por me adotar. Obrigada por todo o conhecimento que tem ajudado a construir. Você se tornou um exemplo que sempre quero seguir.

Aos colegas do laboratório (LEIA/LEEI) pelas risadas, desabafos, apoio, ajuda e toda contribuição acadêmica. Principalmente a Amanda, que mesmo sendo uma relação de amor e ódio, tornou os dias de coletas de campo mais divertidos.

Aos amigos que me acompanham desde a graduação, em especial Anto, Natália, Dri, Thiago, Marcos, Gustavo, Lucas e Raul, que entenderam minha ausência nestes últimos tempo. Obrigada pelas risadas, por me aguentarem e por todo o apoio, pelo ombro e ouvido amigo. Agradeço aos colegas e as pessoas incríveis que conheci durante o mestrado, que torceram por mim.

Agradeço a UFPR, ao Programa de pós graduação em Zoologia e ao professores. Obrigada Fabi por resolver todos os problemas e por sempre tirar todas as minhas dúvidas. A Eli pelas conversas e risadas nas suas idas ao laboratório e ao Seu Luis pelos seus bom dias.

Agradeço principalmente a minha namorada Hanna, que esta ao meu lado desde a graduação, e esta presente em todos os momentos, me motivou, acreditou em mim mesmo quando eu mesma não acreditava. Agradeço por me fez rir mesmo quando as lágrimas foram mais fortes, obrigada por me aceita com todos os defeitos e esquisitices. Obrigada por estar na minha vida e por dar broncas quando precisei. Obrigada por me amar, por ter aparecido na minha vida e me fazer uma pessoa melhor e mais feliz. Obrigada por ser minha melhor amiga, a melhor namorada do mundo, por adotar duas gatas comigo e obrigada por nunca soltar a minha mão, Te amo.

RESUMO

Compreender os processos responsáveis pela estruturação das comunidades tem sido um dos desafios centrais na ecologia, e os parasitos são excelentes organismos que podem ser usados como modelos para compreensão dos determinantes da estruturação de comunidades. Na interação entre os parasitos e anuros fatores ecológicos e a história natural dos hospedeiros podem influenciar a infecção por parasitos. O tamanho corpóreo, fator mais estudado, é relacionado com uma maior diversidade de parasitos e esse padrão tem embasamento empírico para todos os grupos animais. Além disso, a diversidade de hábitos de vida dos hospedeiros possibilita o contato com diferentes espécies de parasitos. Dentre as diferentes métricas de diversidade que tem auxiliado na compreensão dos fatores determinantes na estruturação das comunidades parasitárias, o índice de diversidade funcional (FD), possibilita medir a variabilidade e importância dos traços dos organismos nas comunidades. Este índice se mostrou importante para relacionar a diversidade de traços entre espécies com o funcionamento dos ecossistemas. O objetivo deste estudo é entender como tamanho e o hábito de vida de anuros está relacionado à diversidade e composição das comunidades de parasitos destes animais. Para isso, os anuros foram coletados, eutanasiados e examinados para coleta e identificação dos endoparasitos. Coletamos 11 espécies de anuros, de seis famílias e diferentes hábitos. A FD foi analisada a partir de atributos funcionais das comunidades do filo Nematoda. A maior FD foi observada em *Rhinella abei* ($pd = 0,98$). Utilizamos uma análise de covariância (ANCOVA) para analisar a existência de correlação entre o tamanho corpóreo e hábito de vida dos hospedeiros com a diversidade de parasitos, que resultou em uma correlação positiva. Os resultados indicam que hospedeiros arbóreos apresentaram menor diversidade funcional nas comunidades de parasitos. Testamos também se estas mesmas variáveis (tamanho e hábito) têm influência sobre a composição das comunidades de parasitos, utilizando uma PERMANOVA. Os resultados obtidos apontaram para uma variação intra e interespecíficas, entre a composição das comunidades, sobre influência do tamanho e hábito de vida. A maior variação ocorreu também nos hospedeiros de hábito terrestre. Esse resultado sugere que, a relação do tamanho e o hábito terrestre, podem proporcionar contato com espécies de parasitos com ciclos de transmissão distintos, sendo influentes na diversidade e na composição das comunidades de parasitos. Utilizamos um teste de correlação entre a prevalência e a especificidade para cada espécie de parasito. A análise resultou em uma correlação significativa onde os parasitos mais específicos foram os mais prevalentes. Acreditamos que esse resultado esteja ligado a uma preferência por parte dos parasitos, por determinado recurso que o hospedeiro disponibiliza. Concluimos que o tamanho do corpo e hábito de vida dos anuros, podem exercer influência da diversidade e na composição das comunidades de parasitos. Concluimos também, a importância do uso de diferentes métricas de diversidade na compreensão dos determinantes na interação parasito hospedeiro.

Palavra-chave: Anfíbios; Diversidade funcional; Endoparasitos; Hábito.

ABSTRACT

Understanding the processes in charge of communities structuring has been one of the central challenges in ecology, and the parasites communities are a remarkable system to understand the key factors of communities structuring. On the interaction between parasites and frogs both ecological factors and natural history can affect parasites infection. Body size, the most studied factor, is positively correlated to the parasites diversity, this pattern has empirical basis for all animal groups. Furthermore, the diversity of lifestyles of the hosts allows contact with different parasite species. Using several diversity measurements can help to understand the key factors of parasites' communities structuring. The functional diversity index (FD) allows measuring variability and significance of the organisms' traits in the communities. This index has shown great value to correlate traits diversity between species with ecosystem functioning. This thesis aims to understand the underlying processes of diversity and structuring of parasites communities, using frog species with different lifestyles as a model. For this, the frogs were collected, euthanized and examined to collect and identify the endoparasites. Eleven frog species were collected, among six different families and different lifestyles. FD was analysed from functional attributes of the phylum Nematoda communities. The largest FD was observed in *Rhinella abei* ($p_d = 0,98$). A ANCOVA was used to analyze the existence of a correlation between hosts' body size and lifestyle and parasites diversity, which resulted in a positive correlation. The results indicate that the arboreal hosts have shown lesser functional diversity in the parasites communities. PERMANOVA analyses were used to test whether those same variables (size and lifestyle) have impact on the parasites communities composition. The results indicated both intra and interspecific variation, between communities composition, on influence of body size and lifestyle. The largest variation was also found in terrestrial habit hosts. This result suggests that, correlation between body size and terrestrial habit can allow contact with parasitic species with distinct transmission cycles, being influential on the diversity and composition of parasites communities. A correlation test between prevalence and specificity to every species of parasite was used. The analysis has resulted in a significant correlation where the most specific parasites were the most prevalent ones. We believe this result is linked to the parasites preference for a certain resource available in the host. We concluded that different frog traits can exert influence on parasites communities diversity and composition. We also conclude, the importance of using several diversity measurements to understand the key factors on the the host-parasite interaction.

Keywords: Amphibians; Functional diversity; Endoparasites; Habit.

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - CORRELAÇÃO ENTRE A DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) DAS COMUNIDADES DE NEMATÓDEOS COM O TAMANHO CORPÓREO DE 213 INDIVÍDUOS DAS 11 ESPÉCIES DE ANUROS ANALISADOS	18
FIGURA 2 - RELAÇÃO ENTRE A DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) DOS NEMATÓDEOS E OS TRÊS HÁBITOS DE VIDAS QUE OS 213 DOS INDIVÍDUOS DAS 11 ESPÉCIES DE ANUROS ANALISADOS ANUROS FORAM CATEGORIZADOS	19
FIGURA 3 - RELAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DOS HÁBITOS DE VIDA DOS ANUROS COM RELAÇÃO RIQUEZA DE ESPÉCIES DE PARASITOS.....	20
FIGURA 4 - EFEITO DO TAMANHO CORPÓREO E HÁBITO DE VIDA DOS ANUROS NA VARIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES DE PARASITOS, REPRESENTADO PELA ANÁLISE DAS COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA) ..	21
FIGURA 5 - CORRELAÇÃO ENTRE A ESPECIFICIDADE E PREVALÊNCIA DOS 27 TÁXONS DE PARASITOS COLETADOS EM UMA COMUNIDADE DE ANUROS EM UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA	25
FIGURA 6 - PREVALÊNCIA DAS ESPÉCIES DE PARASITOS ASSOCIADOS A MAIS DE UMA ESPÉCIE DE HOSPEDEIRO EM UMA COMUNIDADE DE ANUROS PROVENIENTES DE UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA	26

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	11
2. MATERIAL E MÉTODOS	13
2.1. COLETAS DE HOSPEDEIROS, OBTENÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DE PARASITOS.....	13
2.2. DESCRITORES DAS COMUNIDADES PARASITÁRIAS E ANÁLISES ESTATÍSTICAS.....	14
3. RESULTADOS	16
3.1. DIVERSIDADE DE PARASITOS.....	16
3.2. COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PARASITOS	19
3.3. ESPECIFICIDADE DO PARASITO	21
4. DISCUSSÃO	27
4.1. PADRÕES E DETERMINANTES DE DIVERSIDADE.....	27
4.2. ESPECIFICIDADE DOS PARASITOS	30
5. CONCLUSÃO.....	32
REFERÊNCIAS.....	33

1. INTRODUÇÃO

Parasitos são importantes indicadores de biodiversidade e componentes dos ecossistemas (Hamann et al., 2013; Johnson et al., 2013; Wood e Johnson, 2015). Compreender os determinantes na interação entre parasitos e hospedeiros, e como esta interação influencia as comunidades, é um desafio importante na ecologia. Além disso, o estudo da interação parasito-hospedeiro é relevante para o melhor entendimento das doenças infecciosas emergentes (Mihaljevic et al., 2018).

A relação parasito-hospedeiro é influenciada pela história natural e ecológica de ambos os grupos e podem determinar o sucesso e persistência da interação (Saldaña-Vázquez et al., 2019). Dentre as características do hospedeiro que podem exercer papel importante nessa interação, destacam-se fatores como: o tamanho corpóreo, uso do habitat e amplitude de distribuição geográfica (Brito et al., 2014; Kamiya et al., 2014; Leung e Koprivnikar, 2016). Características associadas a dieta, como a estratégia de forrageio, quantidade e variedade de alimento ingerido, podem também influenciar a riqueza e composição de espécies de parasitos (Leung e Koprivnikar, 2019).

O tamanho corpóreo dos hospedeiros é um dos principais preditores do sucesso dessas associações, e diversos estudos relatam que hospedeiros maiores apresentam maior riqueza de parasitos (Poulin, 1996; Kamiya et al., 2014; Campião et al., 2015). Essa relação pode ser explicada, pois, quanto maior o hospedeiro mais espaço físico ele possui, maior disponibilidade de recursos, maior tempo de exposição, maior longevidade dos hospedeiros maiores, favorecendo assim a interação com um maior número de espécies de parasitos (Poulin, 2007; Kamiya et al., 2014). O hábito de vida dos hospedeiros é outra característica ecológica que pode potencialmente influenciar a diversidade e composição das comunidades de parasitos que eles possuem. Isso pode ocorrer devido ao contato com diferentes substratos, que irá resultar em oportunidades de contato com parasitos diferentes (Camião et al., 2015). Assim, essas características dos hospedeiros são fatores que podem auxiliar estudos taxonômicos, resultarem uma maior compreensão das interações parasito-hospedeiro, distribuição dos organismos e relações tróficas.

Riqueza de espécies é geralmente a uma medida mais utilizada para estimar a diversidade, através do contagem do número de espécies na comunidade (Uramoto et al., 2005). Entretanto outras métricas podem ser utilizadas para identificar a

influência de diferentes preditores da diversidade observada. Uma métrica muito utilizada no estudo das comunidades de plantas e animais de vida livre é a diversidade funcional (FD). A FD é definida como um componente da biodiversidade, que considera características morfológicas funcionais e atividades metabólicas das espécies nas comunidades e ecossistema (Tilman, 2001; Goswani et al., 2017; Llopis-Belenguer et al., 2019). A diversidade funcional mede características das espécies que incluem pequenas e grandes diferenças para a formação de grupos que reflitam o papel ecológico das espécies nas comunidades (Petchey e Gaston, 2002). Assim, essa métrica tem o potencial de vincular variações dos traços morfológicos e fisiológicos desde o nível individual ao nível dos processos ecológicos (Petchey et al., 2009). Desta forma, é importante compreender como a diversidade funcional das comunidades de parasitos está ligada a características dos hospedeiros, como o tamanho e o hábito de vida.

Além de fatores associados aos hospedeiros, características intrínsecas e extrínsecas dos parasitos também podem determinar os parâmetros das associações. Nesse sentido, um componente determinante na interação parasito-hospedeiro é a especificidade do parasito, que pode ser descrita como uma expressão da amplitude de nicho das espécies (Poulin et al., 2006). Características como a prevalência, intensidade de infecção e especificidade do parasito podem ser consideradas extrínsecas porque sua expressão vai variar de acordo com o hospedeiro infectado, ou com o ambiente e suas variáveis. Investigar quais variáveis estão relacionadas com a especificidade e com os parâmetros de infecção das espécies parasitas pode ser crucial para entender a capacidade dos parasitos de se associarem a mais hospedeiros (Fountain-Jones et al., 2018; Saldaña-Vázquez et al., 2019).

Os anuros são bons modelos para o estudo da interação parasito-hospedeiro. É um grupo que tem uma grande riqueza de espécies, com 7.158 espécies conhecidas no mundo até o momento, e além disso apresentam grande diversidade em tamanho corpóreo e hábitos de vida (IUCN, 2017; Frost, 2020). Apesar da elevada diversidade, cerca de um terço desta diversidade está ameaçada de extinção, uma das causas está ligada a infecções por parasitos e patógenos (Loyola et al., 2014; Catenazzi, 2015). Conhecer os aspectos da história de vida dos anuros e a relação deles com outros organismos é importante para elaboração de medidas que sejam efetivas para conservação dessa diversidade (Silvano e Segalla, 2005; Wells, 2007). Para melhor compreensão na relação parasito-hospedeiros, nossos objetivos são (i) testar se o

tamanho e o hábito de vida dos anuros estão relacionados a diversidade e composição das comunidades de parasitos, (ii) testar a relação entre a especificidade das espécies de parasitos e a prevalência.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. COLETAS DE HOSPEDEIROS, OBTENÇÃO E IDENTIFICAÇÃO DE PARASITOS

Os anuros foram coletados no Parque Estadual do Marumbi (Mananciais da Serra), município de Piraquara, no estado do Paraná, Brasil. Esta área é caracterizada por Floresta Ombrófila Mista, com clima subtropical. A região possui ambientes lóticos e lênticos que abrigam grande diversidade de anuros. A coleta dos anuros, foi realizada entre Outubro de 2018 a Fevereiro de 2019. Para isso, utilizamos a técnica de busca visual e auditiva (Crump & Scott Jr., 1994). Após a captura, transportamos os espécimes para o laboratório, onde medimos o comprimento rostro cloacal (CRC) e classificamos os anuros de acordo com o uso de hábitat: arbóreo, terrestre e semiaquático a partir de dados da literatura e observações de campo (Haddad et al., 2013). Eutanasiámos com Lidocaína 4%, seguindo a legislação vigente no Conselho Federal de Biologia (CFBIO - Resolução 308), e em seguida realizamos as necropsias com abertura de uma incisão longitudinal no eixo antero-posterior para a coleta dos parasitos. Examinamos todos os órgãos do trato gastrointestinal, pulmões, rins, bexiga e cavidade abdominal dos hospedeiros. A nomenclatura dos anuros está atualizada de acordo com o American Museum of Natural History (Frost, 2020), os espécimes coletados foram depositados no Museu de História Natural do Capão da Imbuia, Curitiba, Paraná, Brasil.

Todos os parasitos foram fixados em álcool etílico 70%. Para identificação, montamos lâminas temporárias de todos os espécimes. As espécies de Nematoda foram clarificados com lactofenol de Aman. Os acantocéfalos foram clarificados com ácido láctico. Para os platelmintos, utilizamos a técnica de coloração com carmin clorídrico (descrito por Amato e Amato, 2010). Os exemplares foram preservados em álcool etílico a 70% e depositados na coleção de Invertebrados da Universidade Federal do Paraná. A nomenclatura dos parasitos está de acordo com os seguintes

autores: para o filo Nematoda - Anderson et al. (2009), Amin (1985) para o filo Acanthocephala e Khalil et al. (1994) para os cestódeos.

2.2. DESCRITORES DAS COMUNIDADES PARASITÁRIAS E ANÁLISES ESTATÍSTICAS

Para descrição das populações e comunidades de parasitos utilizamos os parâmetros de infecção sugeridos por Bush et al. (1997). Calculamos a prevalência de cada espécie de parasito, que representa a proporção de hospedeiros infectados na população amostrada. Analisamos a intensidade média de infecção, que é uma média do número de espécimes de parasitos por hospedeiro infectado. Para análise da diversidade de parasitos em cada espécie hospedeira utilizamos a diversidade funcional como métrica. O índice de diversidade funcional considera a variedade de características da história de vida das espécies, e pode contribuir para melhor entendimento sobre a relação das comunidades de parasitos com as características dos hospedeiros anuros. Analisamos a FD apenas do Filo Nematoda, por ser o mais diverso e frequente em anfíbios (Campião et al., 2014). Consideramos os seguintes traços funcionais dos parasitos: comprimento corporal, comprimento do esôfago, volume dos ovos, e sítio de infecção. Estes traços são características importantes da história de vida e ecológica dos parasitos que estão associados ao *fitness* das espécies. O comprimento corporal e do esôfago que estão relacionados com o sucesso de infecção nos hospedeiros e na alimentação do parasito, o volume dos ovos está relacionado com a estratégia reprodutiva e o órgão parasitado representa o nicho que o parasito utiliza. Para a análise da diversidade funcional os dados dos traços funcionais dos parasitos foram convertidos em uma matriz de distância com o método de *Gower*, em seguida essa matriz foi agrupada em um dendrograma e por último calculamos o comprimento dos ramos do dendrograma.

Para analisar a relação entre a diversidade funcional, o hábito de vida e tamanho dos hospedeiros utilizamos uma análise de covariância (*ANCOVA*) um modelo linear que testa os efeitos de variáveis contínuas e categóricas. Usamos para a *ANCOVA* uma matriz com os dados dos indivíduos de cada espécie de anuro, e as seguintes características: tamanho corpóreo (CRC), hábito de vida de cada indivíduo hospedeiro e a FD das comunidades de parasitos. Nossa variável resposta foi a diversidade funcional espécie de cada indivíduo hospedeiro, assim foi possível

analisar a existência de correlação com as variáveis aleatórias tamanho (CRC) e hábito dos hospedeiros.

Analisamos também como o tamanho e o hábito de vida dos anuros afetam a composição das comunidades de parasitos. Comparamos a variação entre indivíduos de uma mesma espécie de anuro e entre as 11 espécies de hospedeiros coletados. Realizamos um teste de Permutação por matriz de distância (*PERMANOVA*), que faz comparação entre os agrupamentos formados a partir de variáveis categóricas e contínuas (Reffatti, 2019). Para o teste utilizamos como variáveis preditoras, o tamanho e hábito de vida, apenas nos hospedeiros nos quais foram encontrados parasitos. Para calcular a variação dentro de cada hábito extraímos as distâncias entre os pares dos indivíduos de cada hospedeiro na matriz de composição de parasitos. Em seguida utilizamos um teste de homogeneidade de dispersões multivariadas para comparar a distância média dos hábitos de vida dos anuros e a distância do centroide, que também foi utilizada para analisar a beta diversidade das comunidades de parasitos. Por último utilizamos uma análise de coordenadas principais (PCoA), para sumarizar e representar as dissimilaridades das comunidades de parasitos entre os hábitos de vida dos hospedeiros.

A especificidade das espécies de parasitos foi calculada utilizando o Índice de especificidade *Std* e sua variância (*var std*). Este índice considera não apenas o número de hospedeiros que uma espécie de parasito está associado, mas também a diferença média taxonômica entre esses hospedeiros. Calculamos o índice no software *TaxoBiodiv2* (Disponível em: <https://www.otago.ac.nz/parasitegroup/downloads.html>) (Poulin e Mouillot, 2005). Para a análise, organizamos os anuros que cada espécie de parasitos estava parasitando em cinco níveis hierárquicos (família, gênero e espécie). Assim, considerando a distância taxonômica entre os hospedeiros calculamos o índice de especificidade *Std* e sua variância. Testamos então a correlação entre os valores de *Std* e a prevalência de cada espécie de parasito com um teste de correlação de *Pearson*.

Para todas as análises utilizamos o software *R Studio* e os seguintes pacotes: *FD* possui a função *pd* para calcular a diversidade funcional (Faith, 1992); pacote *Vegan* foi utilizado para as análises do *ANCOVA*, e para os índices de similaridade, beta diversidade e a *PERMANOVA* e as funções *betadisper*, *vegdist* e uma *PCoA*.

3. RESULTADOS

3.1. DIVERSIDADE DE PARASITOS

Coletamos 213 indivíduos pertencentes a 11 espécies e 6 famílias de anuros (Brachycephalidae, Hylodidae, Hylidae, Leptodactylidae, Odontophrynidae e Bufonidae). Anuros das espécies coletadas variaram entre 1,80 cm e 10,35 cm de tamanho corpóreo, e variaram na ocupação dos habitats arbóreo, semiaquático e terrestre (Tabela 1). Identificamos nesses hospedeiros uma riqueza de 27 táxons de parasitos, pertencentes a três filos, Acanthocephala, Nematoda e Platyhelminthes. Nematoda foi o filo com maior representatividade, com 25 táxons, quatro dessas são novas espécies que estão em processo de descrição. As espécies de Nematoda mais frequentes pertencem as famílias Cosmocercidae, Rhabdiasidae e Molineidae, presentes em espécies diferentes e em todos os hospedeiros analisados. Os parasitos das famílias Cosmocercidae, Rhabdiasidae e Sckrankianidae foram os que apresentaram maior especificidade, especialmente o gênero *Rhabdias* com um total de oito espécies.

TABELA 1 - ESPÉCIES DE ANUROS COLETADOS EM MANANCIAS DA SERRA, COM SUAS RESPECTIVAS, FAMÍLIAS, HÁBITOS, MÉDIA DO COMPRIMENTO ROSTRO CLOACAL (CRC), ESFORÇO AMOSTRAL, DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) DOS NEMATÓDEOS E RIQUEZA DAS POPULAÇÕES DOS ENDOPARASITOS PARASITO SEM UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA

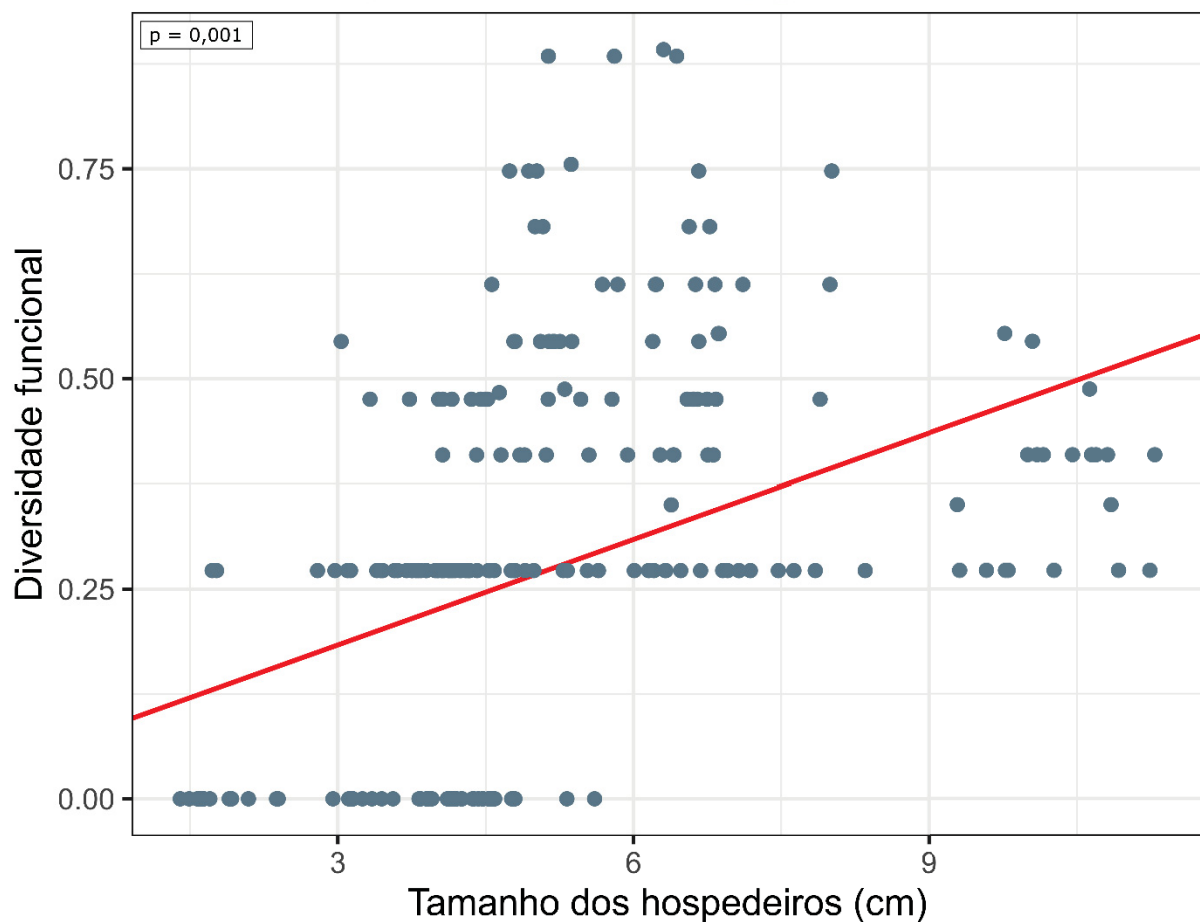
Hábitos	Família	Espécie de anuro	Número de anuros coletados	CRC (cm)	FD	Riqueza de parasitos	
Arbóreo		<i>Aplastodiscus albosignatus</i>	14	4,45	0,41	3	
		<i>Boana bischoffi</i>	20	4,29	0,62	9	
Arbóreo e terrestre	Hylidae	<i>Scinax perereca</i>	20	3,94	0,27	4	
		<i>Bokermannohyla circumdata</i>	20	6,6	0,69	5	
Arbóreo, terrestre e semiaquático		<i>Boana faber</i>	18	10,35	0,77	8	
		Brachycephalidae	<i>Ischnocnema henselii</i>	20	3,78	0,69	6
Terrestre	Odontophrynidae	<i>Proceratophrys boiei</i>	27	5,37	0,89	8	
		Bufonidae	<i>Rhinella abei</i>	23	6,75	0,98	8
Semiaquático	Leptodactylidae	<i>Scythrophrys sawayae</i>	15	1,8	0,48	4	
		<i>Leptodactylus notoaktites</i>	20	5,18	0,88	6	
		Hylodidae	<i>Hylodes heyeri</i>	20	4,57	0,48	6

FONTE: A autora (2020)

A riqueza parasitária variou entre três e nove espécies a nível populacional. A população de *Boana bischoffi* apresentou a maior riqueza de espécies (n = 9), seguido de *P. boiei*, *R. abei* e *B. faber* (n = 8). Os demais hospedeiros apresentaram uma riqueza entre três e seis parasitos (Tabela 1). A diversidade funcional das comunidades de nematódeos das populações de anuros variou entre 0,41 e 0,98, sendo diretamente correlacionada com a riqueza de espécies de parasitos ($r = 0,94$; $p < 0,05$), além disso, observamos correlação entre o tamanho e hábitos dos hospedeiros com a FD das comunidades de parasitos (Tabela 2). A diversidade funcional está relacionada com o tamanho corpóreo dos indivíduos de cada espécime de anuro que ocorrem, de forma que é possível observar que os maiores valores de

FD nos anuros com maior tamanho corpóreo (Figura 1). Também observamos um efeito entre a diversidade funcional dos parasitos e o hábito de vida dos indivíduos de cada espécie anuros. Os maiores valores da diversidade funcional estão presentes nos hospedeiros que estão predominantemente em ambientes terrestres e semiaquático (Figura 2).

FIGURA 1 - CORRELAÇÃO ENTRE A DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) DAS COMUNIDADES DE NEMATÓDEOS COM O TAMANHO CORPÓREO DE 213 INDIVÍDUOS DAS 11 ESPÉCIES DE ANUROS ANALISADOS



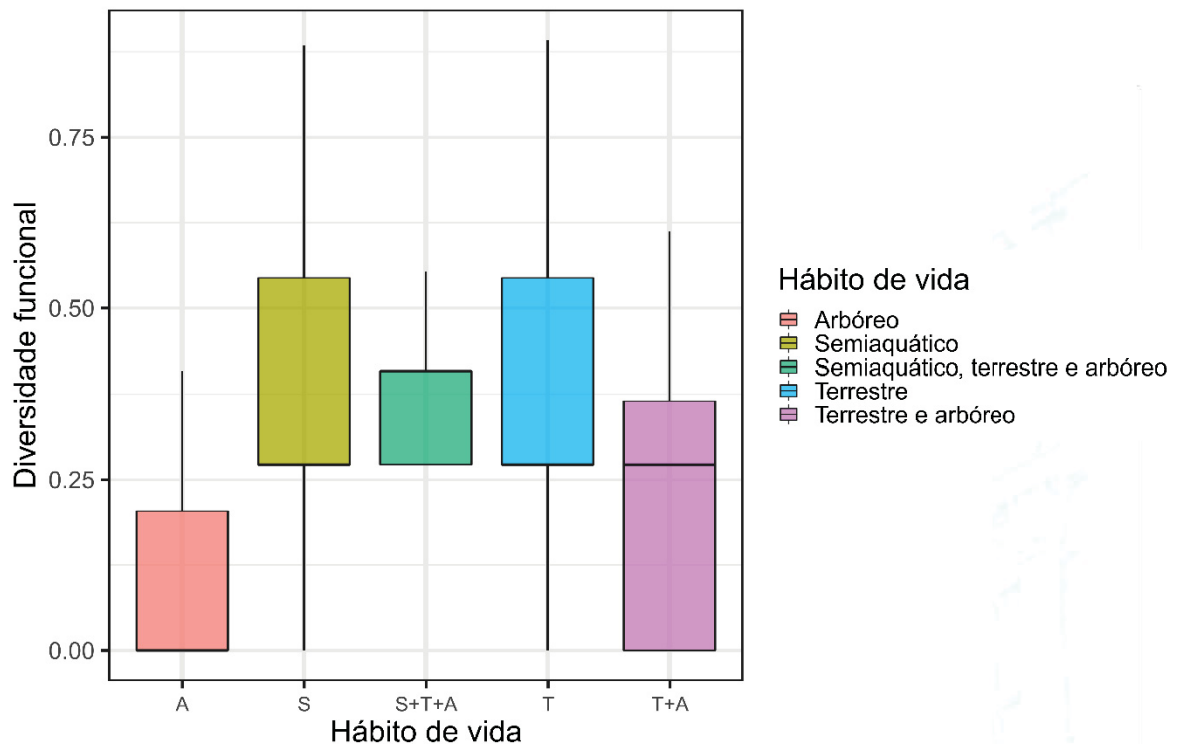
FONTE: A autora (2020)

TABELA 2 – ANÁLISE DE COVARIÂNCIA (ANCOVA) COM FATORES QUE AFETAM A DIVERSIDADE FUNCIONAL DE PARASITOS EM 213 INDIVÍDUOS DE 11 ESPÉCIES DE ANUROS ANALISADOS

Fatores	Df	F	P
Hábito	4	9,472	0,001
CRC	1	91,693	0,001
Resíduos	207		

FONTE: A autora (2020)

FIGURA 2 - RELAÇÃO ENTRE A DIVERSIDADE FUNCIONAL (FD) DOS NEMATÓDEOS E OS TRÊS HÁBITOS DE VIDAS QUE OS 213 DOS INDIVÍDUOS DAS 11 ESPÉCIES DE ANUROS ANALISADOS ANUROS FORAM CATEGORIZADOS



FONTE: A autora (2020)

3.2. COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE DE PARASITOS

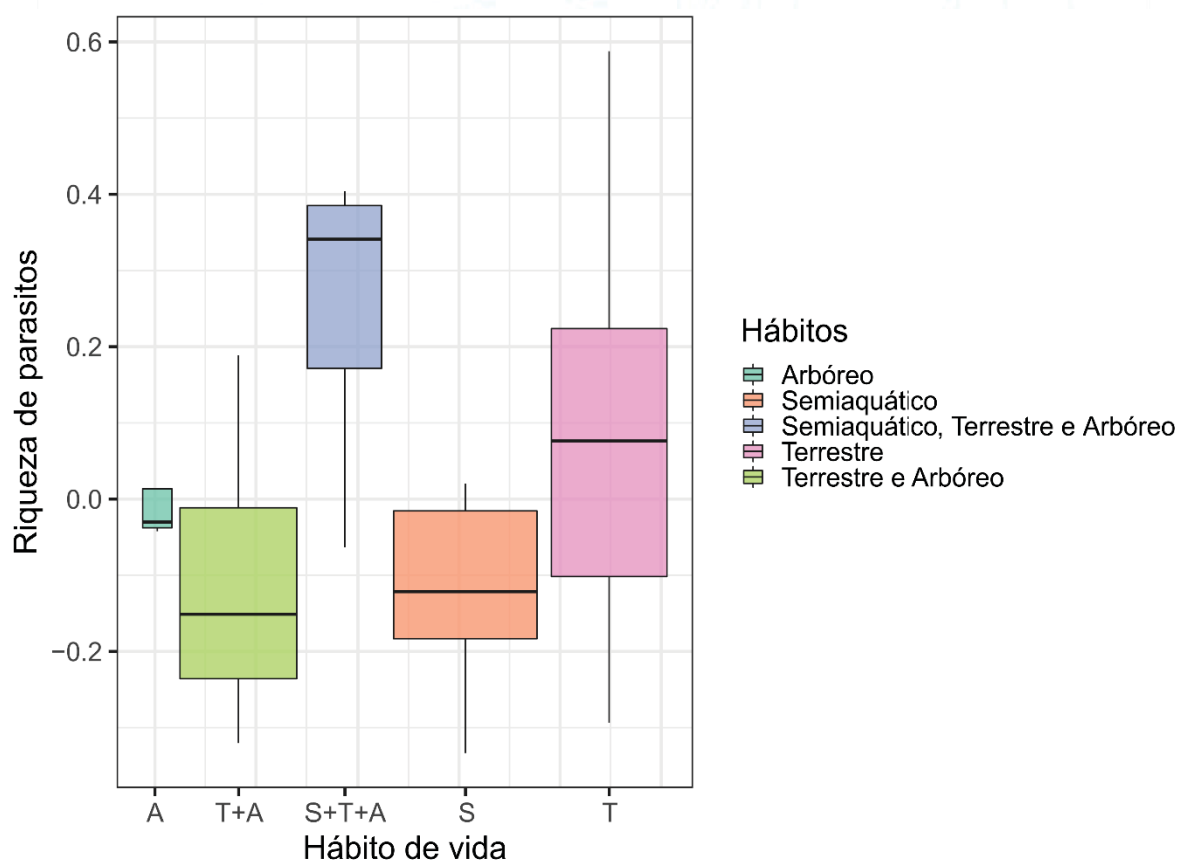
A variação na composição das comunidades de parasitos entre os espécimes de anuros foi diretamente relacionada com o tamanho e tipo de hábito dos hospedeiros (Tabela 3). Os hospedeiros de hábito arbóreo são os que apresentam a menor variação na composição de seus parasitos (Figura 3). Por sua vez, os anuros de hábito terrestre, semiaquático e os que estão nos três hábitos tem sua composição mais variável (Figura 4).

TABELA 3 - ANÁLISE DE VARIÂNCIA PERMUTACIONAL MULTIVARIADA BIDIRECIONAL (*PERMANOVA*), COM OS DADOS DO EFEITO DO HÁBITO DE VIDA E DO TAMANHO DOS HOSPEDEIROS NA COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES DE PARASITOS

Fatores	<i>Df</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Hábito	4	14,093	0,001
Tamanho	1	10,563	0,001
Resíduos	177		
Total	182		

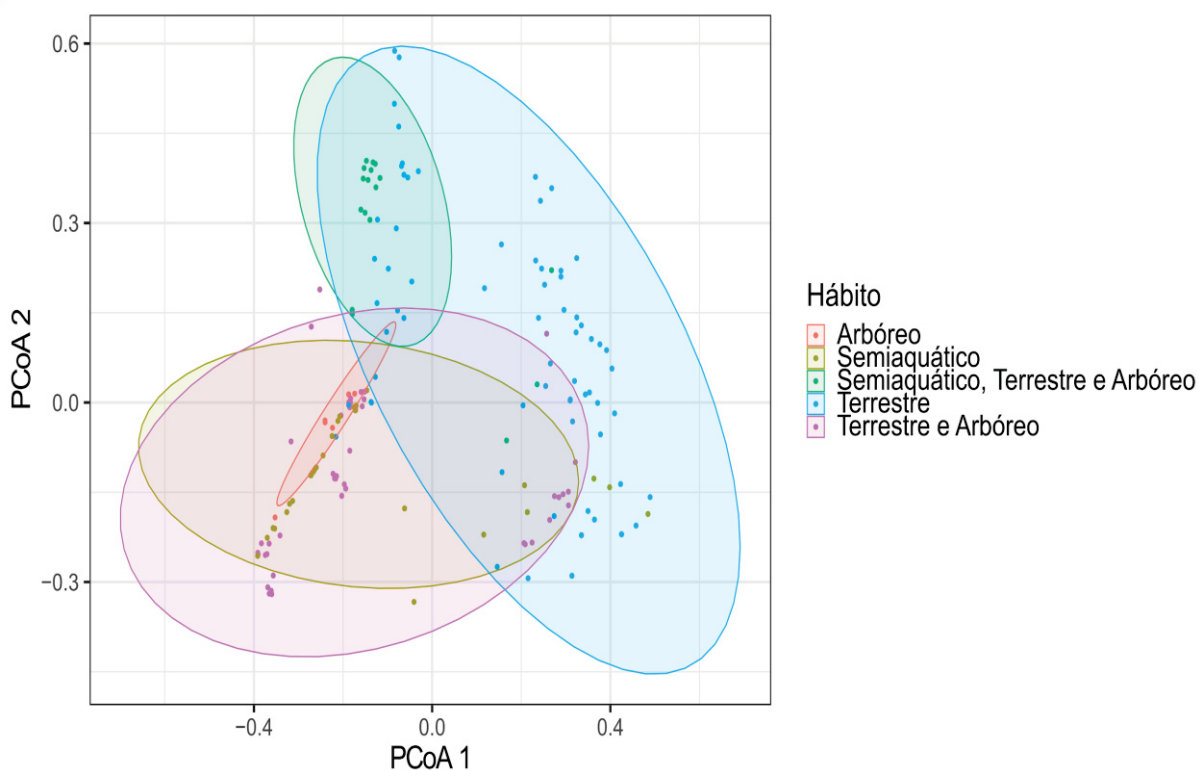
FONTE: A autora (2020)

FIGURA 3 - RELAÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DOS HÁBITOS DE VIDA DOS ANUROS COM RELAÇÃO RIQUEZA DE ESPÉCIES DE PARASITOS



FONTE: A autora (2020)

FIGURA 4 - EFEITO DO TAMANHO CORPÓREO E HÁBITO DE VIDA DOS ANUROS NA VARIAÇÃO DA COMPOSIÇÃO DAS COMUNIDADES DE PARASITOS, REPRESENTADO PELA ANÁLISE DAS COORDENADAS PRINCIPAIS (PCOA)



FONTE: A autora (2020)

Os anuros categorizados nos hábitos arbóreo, semiaquático e os que foram categorizados nos hábitos terrestre e arbóreo, têm sobreposição nas comunidades de parasitos. Os hospedeiros apenas terrestres e das espécies que foram encontradas nos três hábitos, tem suas comunidades de parasitos sobrepostas.

3.3. ESPECIFICIDADE DO PARASITO

O índice de especificidade (Std) das espécies de parasitos entre os anuros analisados variou entre 0 e 3,15. Os parasitos com menor especificidade foram *R. fuelleborni* presente em cinco espécies de anuros, e *C. parva* e *O. caudacutus* encontrados em quatro diferentes hospedeiros. Sete espécies de *Rhabdias* ocorreram em apenas um hospedeiro cada, sendo eles *B. bischoffi*, *B. faber*, *L. notoaktites*, *P. boiei*, *H. heyeri* e *S. sawayae*. Além das espécies de *Rhabdias*, também foram encontrados outros parasitos com baixo número de interações como *Aplectana travassosi*, *Oxyascaris oxyascaris* e *Raillietnema simples*. No presente estudo, *O.*

mazzai parasitos de *R. abei*, *Oswaldocruzia sp. 2* encontrado em *I. henselii* e *A. travassosi* e *Railletinema simples* presentes respectivamente em *L. notoaktites* e *B. faber* apresentaram o *Std* igual a zero.

As espécies *Rhabdias fuelleborni*, *Oxyascaris cf. caudacutus*, e indivíduos *Cosmocercidae gen. sp.* foram os parasitos que apresentaram o maior número de associações com diferentes espécies hospedeiras, e foram também os parasitos com os menores valores de prevalência, em comparação com os parasitos com valores mais altos de especificidade. Observamos assim que quanto mais específico a espécie de parasito (ou seja, quanto menor o *Std*), maior é a prevalência nos hospedeiros associados (Figura 5). Por exemplo, os parasitos com maior prevalência foram: *Aplectana travassosi*, *Rhabdias elegans*, *Rhabdias sp. 2*, *Rhabdias sp. 4* e *Oswaldocruzia mazzai*, que foram encontrados em o mais da metade dos hospedeiros nas populações em que ocorreram, com prevalências acima de 60% (Tabela 4).

TABELA 4 – PREVALÊNCIA, INTENSIDADE MÉDIA DE INFECÇÃO (IMI), ÍNDICE DE ESPECIFICIDADE (STD) E VARIÂNCIA DO ÍNDICE DE ESPECIFICIDADE (VAR STD) DAS ESPÉCIES DE PARASITOS EM UMA COMUNIDADE DE ANUROS EM UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA

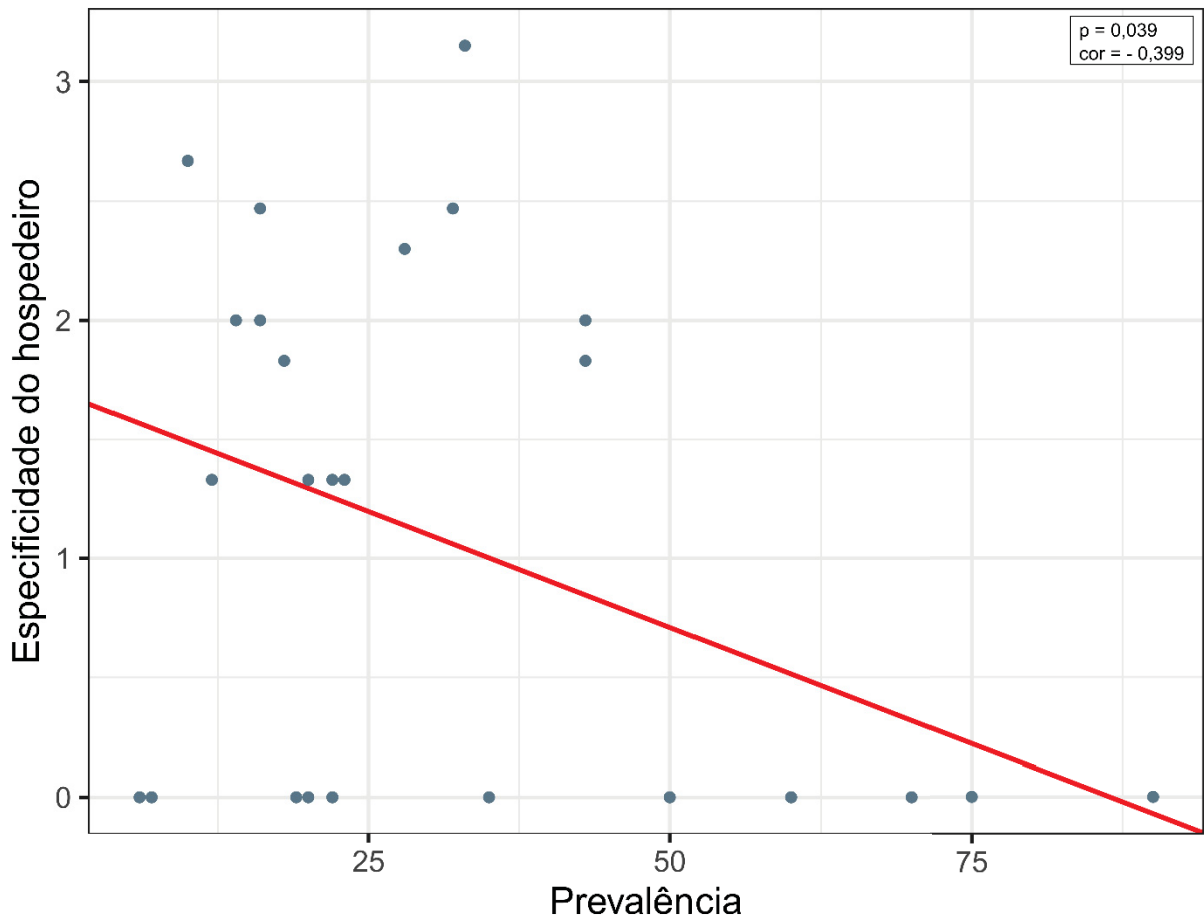
Parasitos	Prevalência %	IMI	Std	Var Std	Espécies de hospedeiros infectados
Nematoda					
<i>Cosmocerca parva</i>	28	4,4	2,3	3,61	4
<i>Cosmocerca cf. podicipinus</i>	23	2,1	1,33	3,56	2
<i>Cosmocerca brasiliensis</i>	43	6,3	2	4	3
<i>Aplectana travassosi</i>	75	91,9	0	0	1
<i>Aplectana macintoshii</i>	22	6	1,33	3,56	2
<i>Cosmocercidae gen. sp.</i>	33	106,5	3,15	2,34	10
<i>Rhabdias fuelleborni</i>	32	2,45	2,47	3,18	5
<i>Rhabdias androgyna</i>	19	2,4	0	0	1
<i>Rhabdias tobagoense</i>	6	3	0	0	1
<i>Rhabdias elegans</i>	60	2,42	0	0	1
<i>Rhabdias sp. 1*</i>	20	1,75	0	0	1
<i>Rhabdias sp. 2*</i>	70	4,73	0	0	1
<i>Rhabdias sp. 3*</i>	7	2	0	0	1

(conclusão)

<i>Rhabdias sp. 4*</i>	60	3,4	0	0	1
<i>Schrankiana formosula</i>	20	585,5	1,33	3,18	2
<i>Oxyascaris cf. caudacutus</i>	16	3,2	2,47	3,18	4
<i>Oxyascaris oxyascaris</i>	50	8,44	0	0	1
<i>Oswaldocruzia mazzai</i>	90	22,3	0	0	1
<i>Oswaldocruzia sp. 1</i>	43	17,7	1,83	3,47	3
<i>Oswaldocruzia sp. 2</i>	35	3,2	0	0	1
<i>Oswaldocruzia gen. sp.</i>	16	2,3	2	4	3
<i>Raillietnema simples</i>	50	157,3	0	0	1
<i>Phylopteridae gen. sp. 1</i>	14	2,5	2	4	3
<i>Phylopteridae gen. sp. 2</i>	12	1,4	1,33	3,56	2
<i>Phylopteridae gen. sp. 3</i>	22	10,7	0	0	1
Acanthocephala					
Centrorhynchidae gen. sp.	10	1,9	2,67	3,08	6
Platyhelminthes					
	18	6,9	1,83	3,47	3

*Espécies novas em processo de descrição
 FONTE: A autora (2020)

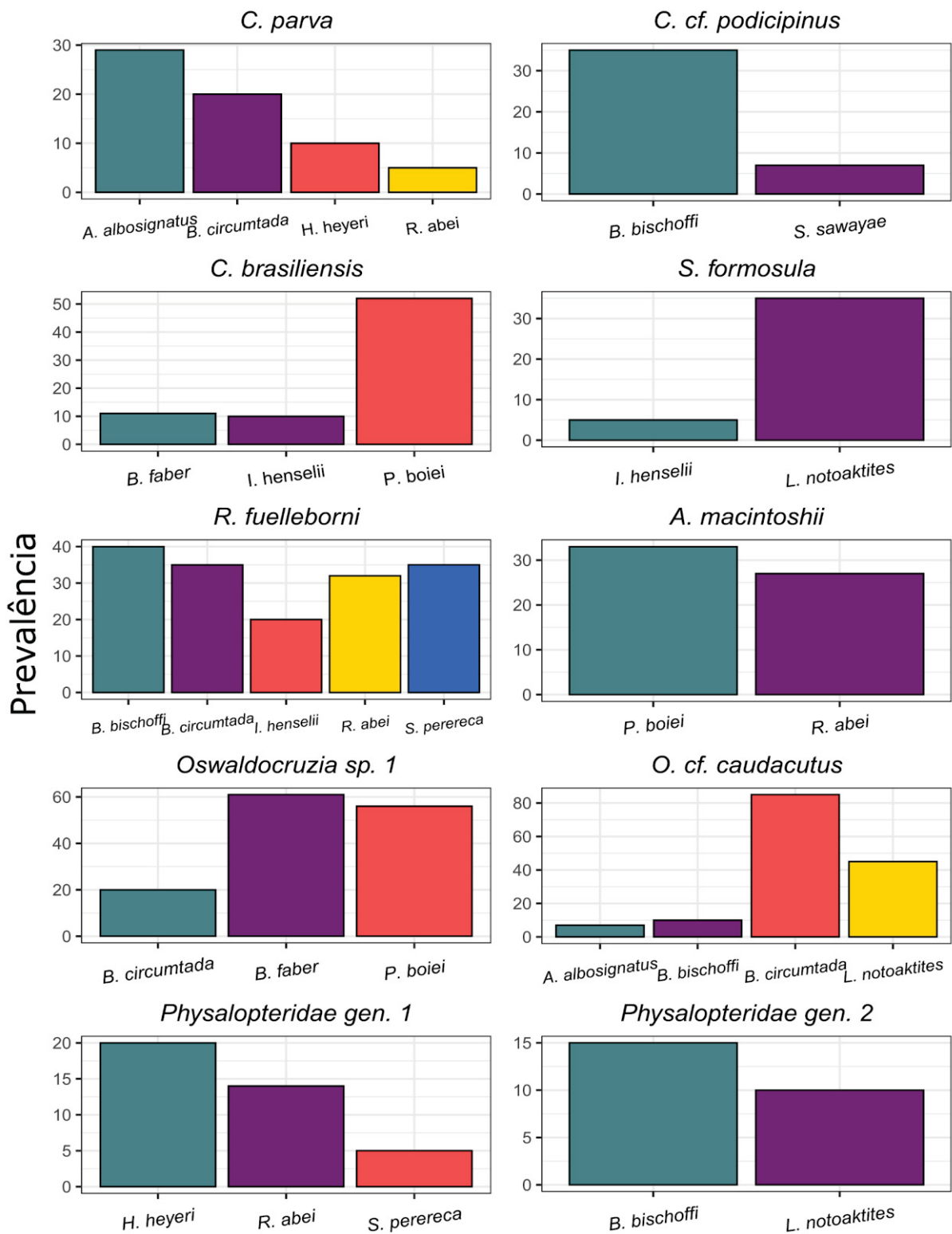
FIGURA 5 - CORRELAÇÃO ENTRE A ESPECIFICIDADE E PREVALÊNCIA DOS 27 TÁXONS DE PARASITOS COLETADOS EM UMA COMUNIDADE DE ANUROS EM UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA



FONTE: A autora (2020)

Encontramos também variações entre as prevalências dos parasitos que ocorreram em mais de um hospedeiro (Figura 6). Observamos 10 táxons parasitando pelo menos dois hospedeiros, sendo *R. fuelleborni* o parasito mais generalista, encontrado em cinco hospedeiros distintos. Alguns parasitos parecem ter preferência por algumas espécies hospedeiras, como *C. podicipinus* mais prevalente em *B. bischoffi*, *C. brasiliensis* em *P. boiei* e *S. formosula* mais prevalente em *L. notoaktites*.

FIGURA 6 - PREVALÊNCIA DAS ESPÉCIES DE PARASITOS ASSOCIADOS A MAIS DE UMA ESPÉCIE DE HOSPEDEIRO EM UMA COMUNIDADE DE ANUROS PROVENIENTES DE UMA ÁREA DA FLORESTA ATLÂNTICA



Hospedeiros

Hospedeiros: *Aplastodiscus albosignatus*, *Boana bischoffi*, *Boana circumdata*, *Boana faber*, *Hylodes heyeri*, *Ischnocnema henselii*, *Leptodactylus notoaktites*, *Proceratophrys boiei* e *Rhinella abei*.

FONTE: A autora (2020)

4. DISCUSSÃO

4.1. PADRÕES E DETERMINANTES DE DIVERSIDADE

Neste estudo descrevemos a diversidade das comunidades de parasitos associadas a 11 espécies de anuros. Exceto por *P. boiei*, e *H. faber*, as espécies de anuros não haviam sido inventariadas em estudos de interações. Encontramos quatro morfotipos de nematódeos do gênero *Rhabdias* nos hospedeiros *P. boiei*, *B. bischoffi*, *H. heyeri* e *S. sawayae*, que estão em processo de identificação. Nossos resultados indicaram que o tamanho corpóreo e o hábito de vida terrestre dos anuros tem correlação positiva com a diversidade funcional de parasitos. Também identificamos o efeito do tamanho e hábito de vida dos anuros sobre a variabilidade na composição das comunidades de parasitos. Além disso, observamos que a amplitude no uso de espécies hospedeiras pelos parasitos foi também influente para os padrões de associação, uma vez que a prevalência foi negativamente correlacionada com a especificidade das espécies parasitos.

Poucos estudos analisaram a diversidade funcional em comunidades parasitárias, e a maioria dos trabalhos realciona organismos de vida livre, assim, observamos que ainda existe pouco conhecimento relacioando a características referentes ao *fitness* dos parasitos (Llopis-Belenguer et al., 2019). A diversidade funcional das comunidades de parasitos pode variar de acordo com características da história de evolutiva e ecológica dos hospedeiros, e permite entender os mecanismos envolvidos na variabilidade intraespecífica dessas comunidades (Llopis-Belenguer et al., 2019). O tamanho dos hospedeiros é considerado um preditor universal da diversidade de parasitos, porque está ligado a diferentes aspectos da história de vida do hospedeiro sendo assim essencial à para compreensão de padrões na riqueza de espécies de parasitos (Gutiérrez et al., 2019). Nossos resultados corroboram esse padrão, uma vez que encontramos uma correlação positiva do tamanho corpóreo dos hospedeiros com diversidade funcional de parasitos. Os anuros *R. abei* (6,75 cm; $pd = 0,98$) e *P. boiei* (5,37 cm; $pd = 0,89$), são bons exemplos do padrão que observamos, uma vez que suas populações apresentando os valores mais altos de diversidade funcional. Diversos mecanismos podem explicar esse padrão, por exemplo, hospedeiros com tamanho maior tem maior superfície de contato, possibilitando contato com um número maior e mais diversos de parasitos (Poulin, 1998; Campião

et al., 2015). Além disso, vivem por mais tempo diferentemente de pequenos anuros, e a longevidade dos hospedeiros maiores possibilita contato com diversas espécies de parasitos (Gutiérrez et al., 2019). Hospedeiros maiores proporcionam mais espaço para serem parasitados, ingerem mais presas que podem estar infectados com parasitos em estágios infectantes, e também disponibilizam maior quantidade e variedade de recursos (Poulin, 2007; Kamiya et al., 2014; Gutiérrez et al., 2019), abrigando assim maior riqueza de parasitos. Nossos resultados ressaltam a relevância do papel do tamanho dos hospedeiros na diversidade de parasitos.

O hábito de vida dos anuros, reflete também o comportamento alimentar e reprodutivo (Leung e Koprivnikar, 2016, 2019; Gutiérrez et al., 2019). Dessa forma, irão proporcionar diferentes oportunidades de contato com vários grupos de parasitos (Nunn et al., 2003; Dobson et al., 2008; Hamann et al., 2013). Nossos resultados indicam que hospedeiros com hábito de vida terrestre apresentaram comunidades de nematódeos com maior diversidade funcional. Isso pode ser explicado porque grande parte da diversidade de helmintos que parasitam anfíbios é composta de espécies de Nematoda transmitidos diretamente através de penetração ativa pela pele ou por ingestão de partículas de solo e/ou alimentos infectados com as formas infectantes (Campião et al., 2014). Além disso, espécies de anuros terrestres parecem ter maior vagilidade, como quando comparada com as arborícolas por exemplo.

Nossos resultados mostram ainda que hospedeiros de diferentes hábitos de vida, podem ter diversidade funcional de parasitos distintas mas apresentarem uma riqueza de espécies semelhante, como observado nas espécies *L. notoaktites* ($pd = 0,88$; $n = 6$) e *H. heyeri* ($pd = 0,48$; $n = 6$). A diversidade funcional revela aspectos de organização das comunidades de parasitos, que embora tenham relação com o tamanho dos hospedeiros, sejam melhor explicadas pelo hábito. Por exemplo, observamos valores altos no índice de diversidade funcional das comunidades de nematódeos dos anuros de hábito terrestre, mesmo em espécies de tamanho corpóreo pequeno como *L. notoaktites*. Um outro exemplo é *S. sawayae*, hospedeiro de hábito terrestre com 1,8 cm de tamanho corpóreo e $pd = 0,48$ teve a FD maior que hospedeiros maiores e de hábito arbóreo como *A. albosignatus* (4,45 cm; $pd = 0,41$) e *S. perereca* (3,94 cm; $pd = 0,24$). Esses resultados mostram a importância do uso de diferentes métricas para revelar a contribuição dos diferentes determinantes da diversidade observada. Nesse caso, embora haja uma clara relação entre tamanho e diversidade funcional de parasitos, o hábito dos hospedeiros é um determinante da

diversidade funcional das comunidades parasitárias. A relação positiva do hábito de vida dos anuros e a diversidade funcional das comunidades dos parasitos, enfatiza a importância do uso de diferentes índices para entender os padrões de diversidade das comunidades de parasitos.

A variabilidade na dieta dos hospedeiros é também um preditor da diversidade de parasitos (Luque e Poulin, 2008; Leung e Koprivnikar, 2019). A dieta dos hospedeiros pode aumentar a riqueza de espécies principalmente dos parasitos transmitidos troficamente (Gutiérrez et al., 2019). Os parasitos podem alterar o fluxo de energia, o número e diversidade de as interações, e a produtividade das redes tróficas, e esses fatores estão relacionadas com o tamanho e hábito dos hospedeiros (Lafferty et al., 2008). Compreender a relação entre as características dos hospedeiros e as comunidades parasitárias contribui para revelar os filtros ecológicos que favorecem ou limitam a infecção por parasitos.

Além do tamanho corpóreo e hábito de vida avaliados neste estudo, outros fatores que operam em escala local podem influenciar o contato entre os hospedeiros e parasitos, limitando ou contribuindo para a transmissão dos parasitos (Nunn et al., 2003). Por exemplo, a estratégia reprodutiva do hospedeiro pode aumentar as taxas de transmissão dos parasitos, visto que de acordo com (Nunn et al., 2003; Vicente et al., 2007; McQuaid e Britton, 2013), o período reprodutivo está associado a menor imunidade dos hospedeiros, principalmente dos machos, e isso pode contribuir para a aquisição de parasitos. O período reprodutivo pode estar associado com o período em que eles se aglomeram mais por entrarem em contato com outros indivíduos da mesma espécie. Além disso, Kamyia et al. (2013) descreveram, além do tamanho do hospedeiro, mais três atributos dos hospedeiros que em escala macroecológica estão relacionados a riqueza de espécies de parasitos. A amplitude de distribuição geográfica, a densidade populacional e latitude de ocorrência dos hospedeiros são considerados preditores globais da riqueza de parasitos. Estes componentes destacam a importância de compreender diversos aspectos para melhor compreensão de como a relação entre os parasitos e hospedeiros é moldada.

Além de compreender os fatores associados a diversidade de parasitos, também é importante entender como estes preditores atuam sobre composição das comunidades (Gutiérrez et al., 2019). Análises da relação entre a estrutura e composição das comunidades de parasitos e as características ecológicas e da história de vida dos hospedeiros, que podem atuar como filtros ambientais, pode

contribuir para a compreensão de como varia a distribuição e abundância de parasitos que são considerados bioindicadores ambientais porque respondem a mudanças do meio (Bongers e Ferris, 1999; Hechinger et al., 2007). Os resultados mostram a influência do tamanho e do hábito e vida dos hospedeiros sobre a variação na composição intra e interespecífica das comunidades de parasitos. Possivelmente isto ocorreu devido a variação na similaridade entre conjuntos de anuros que, independente da espécie, apresentam características morfológicas, fisiológicas e ecológicas semelhantes. Por exemplo, anuros de hábito arbóreo tem comunidade de parasitos mais semelhantes entre si. Entretanto quando comparamos com indivíduos de hábito terrestre, observamos maior dissimilaridade na composição das comunidades. O tamanho e o hábito de vida do hospedeiro são característica que vão influenciar nas diferenças entre indivíduos na composição das comunidades de parasitos devido a diferentes estratégias de transmissão dessas espécies (Guégan et al., 2005; Hudson et al., 2006; Johnson et al., 2013; Cable et al., 2017; Mihaljevic et al., 2018).

Além de características ligadas aos hospedeiros, aspectos relacionados a história de vida e ecologia dos parasitos também podem ser determinantes nos parâmetros de interação. Assim parasitos com ciclos de vida direto, podem ter mais oportunidade de contato com diferentes hospedeiros por precisarem apenas de um hospedeiro para completar seu ciclo de vida (Locke et al., 2014; Cable et al., 2017). O modo de infecção pode ser um determinante na diversidade e composição de parasitos, por exemplo, parasitos que penetram ativamente pela pele, podem ter grande sucesso na transmissão a hospedeiros de hábito terrestre, como aconteceu com espécies que encontramos dos gêneros *Rhabdias* e *Cosmocerca*. Características morfológicas dos parasitos estão ligadas a diversidade funcional das comunidades de parasitos, que também podem estar associados a composição e diversidade dos parasitos.

4.2. ESPECIFICIDADE DOS PARASITOS

A inclusão ou mudança de hospedeiros pelos parasitos é limitada por barreiras ecológicas, filogenéticas e condições ambientais (Müller et al., 2018; Wells e Clark, 2019). Identificamos parasitos com baixo grau de especificidade como *R. fuelleborni*, *C. parva* e *O. cf caudacutus* e de acordo com Campião et al. (2015a, 2016; Goldberg e Bursey, 2010) encontrar mais espécies generalistas é um padrão geral observado

para as comunidades de parasitos, principalmente do filo Nematoda. Algumas espécies como *C. parva* e *C. podicipunus* identificados neste trabalho, também foram registradas por Campião et al. (2014) em uma ampla gama de hospedeiros, sendo registrados em mais de 70 espécies de anuros. Entretanto encontramos várias espécies que poderiam ser consideradas especialistas, porquê encontramos em apenas um hospedeiro, principalmente as espécies do gênero *Rhabdias*. No entanto, é possível que essas espécies encontradas ocorram em parasitando outros anuros, e a especificidade relatada no presente estudo seja um reflexo da carência de estudos de parasitos, ou por termos encontrado poucas espécies de anuros. Assim, Poulin (1999, 2006) ressalta a importância de identificar espécies de parasitos especialistas, uma vez que elas podem atuar no controle populacional de seus hospedeiros.

A especificidade das espécies de parasitos pode variar de acordo com a composição das comunidades de seus hospedeiros, por permitir contato com maior ou menor amplitude de recursos. Algumas espécies podem ser generalistas em uma escala geográfica maior e ser especialistas em uma escala local, e o contrário também pode ocorrer (Krasnov et al., 2011; Jorge et al., 2014). *Oswaldocruzia mazzai* é um exemplo de espécie que em uma escala geográfica maior é considerada generalista, e em escala geográfica local, pode ser considerado especialista. Neste estudo encontramos *O. mazzai* parasitando apenas *R. abei*, mas este parasito já foi registrado em aproximadamente 14 espécies com ampla distribuição geográfica (Campião et al., 2014; Hamann e González, 2015; Tavares et al., 2017; De Oliveira et al., 2019).

Quando relacionamos a especificidade e a prevalência das espécies de parasitos, observamos que quanto mais especialistas os parasitos maior os valores de prevalência. As espécies *R. androgyna*, *R. elegans*, *R. tobagoensis*, *Rhabdias* sp.1, *Rhabdias* sp.2, *Rhabdias* sp.3, *Rhabdias* sp.4 foram encontrados parasitando apenas uma espécie de hospedeiro e com alta prevalência. Possivelmente esse padrão que encontramos pode ser explicado pela hipótese do *trade off*, que prediz que parasitos generalistas apresentam menor prevalência de infecção do que parasitos especialistas (Poulin, 1998; Krasnov et al., 2004). Os parasitos especialistas podem, ao longo do tempo, desenvolver estratégias para explorar seus hospedeiros com maior eficiência, o que pode ficar evidente através de uma maior prevalência nestes hospedeiros específicos (Szöllösi et al., 2011).

Alguns parasitos que consideramos que ocorreram em mais de uma espécie, como *C. podicipinus* e *S. formosula*, tiveram prevalência mais alta em determinado hospedeiro. Por exemplo, *C. podicipinus* foi encontrado em *B. bischoffi* com prevalência maior que em *S. sawayae*, assim como *S. formosula* que foi identificado parasitando dois hospedeiros apresentou maior prevalência em *L. notoaktites* comparado com *I. henselii*. A expressão dessa diferença nos parâmetros de infecção pode estar relacionada a preferência por parte do parasito por determinado recurso que apenas aquele hospedeiro dispõe. *Cosmocerca brasiliensis* e *S. formosula* parecem 'preferir' hospedeiros que tem mais contato com o solo. Essas diferenças podem também estar relacionadas ao comportamento, dieta e modo de vida do hospedeiro que podem contribuir ou limitar o contato com as formas infectantes (Brooks et al., 2006; Mouillot et al., 2006; Øverli e Johansen, 2019; Saldaña-Vázquez et al., 2019). Neste estudo também encontramos parasitos que aparentemente usam diferentes hospedeiros com a mesma eficiência, como *R. fuelleborni* foi encontrada em cinco diferentes hospedeiros e com prevalência distribuída semelhante entre estes hospedeiros. Semelhanças ecológicas e do nicho que os hospedeiros podem oferecer, e ou a amplitude de nicho das espécies podem permitir tal generalismo, que é tradicionalmente considerado raro entre espécies de parasitos.

5. CONCLUSÃO

Concluimos que a diversidade funcional das comunidades de parasitos pode ser explicada pelo tamanho corporal e o hábito de vida dos hospedeiros. Acreditamos que, a FD por considerar traços funcionais das espécies de parasitos, pode detectar padrões de organização das comunidades e determinantes que apenas a riqueza de parasitos não detecta. Observamos também que o tamanho e hábito de vida dos hospedeiros influenciam a variação na composição intra e interespecífica das comunidades de parasitos. Concluimos também neste estudo que a especificidade das espécies tem correlação inversa com a prevalência de infecção dos parasitos.

REFERÊNCIAS

- AMATO, J. F. R.; AMATO, S. B. Técnicas gerais para coleta e preparação de helmintos endoparasitos de aves, p. 26, 2010.
- AMIN, O. M. Classification. In: Crompt gon, D.W.T. & Nickol, B.B. (Eds.), *Biology of Acanthocephala*. **Cambridge: Cambridge University Press**, p. 27–72, 1985.
- ANDERSON, R. C., CHABAUD, A. G. & WILLMOTT, S. (2009) Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates: Archival Volume. **London: CAB International**, p. 463, 2009.
- BONGERS, T.; FERRIS, H. Nematode community structure as a bioindicator in environmental monitoring. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 14, n. 6, p. 224–228, 1999.
- BRITO, S. V.; CORSO, G.; ALMEIDA, A. M.; et al. Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. **Parasitology Research**, v. 113, n. 11, p. 3963–3972, 2014.
- BROOKS, D. R.; LEÓN-RÈGAGNON, V.; MCLENNAN, D. A.; ZELMER, D. Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. **Ecology**, v. 87, n. sp7, p. S76–S85, 2006.
- BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited. **The Journal of Parasitology**, v. 83, n. 4, p. 575, 1997.
- CABLE, J.; BARBER, I.; BOAG, B.; et al. Global change, parasite transmission and disease control: lessons from ecology. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 372, n. 1719, p. 20160088, 2017.
- CAMPIÃO, K. M.; DE AQUINO RIBAS, A. C.; CORNELL, S. J.; BEGON, M.; TAVARES, L. E. R. Estimates of coextinction risk: how anuran parasites respond to the extinction of their hosts. **International Journal for Parasitology**, v. 45, n. 14, p. 885–889, 2015.
- CAMPIÃO, K. M.; MORAIS, D. H.; DIAS, O. T.; et al. Checklist of Helminth parasites of Amphibians from South America. **Zootaxa**, v. 3843, n. 1, p. 1, 2014.
- CAMPIÃO, K. M.; RIBAS, A. C. DE A.; MORAIS, D. H.; SILVA, R. J. DA; TAVARES, L. E. R. How Many Parasites Species a Frog Might Have? Determinants of Parasite Diversity in South American Anurans. (S. Lötters, Org.) **PLOS ONE**, v. 10, n. 10, p. e0140577, 2015.
- CAMPIÃO, K. M.; RIBAS, A.; TAVARES, L. E. R. Diversity and patterns of interaction of an anuran–parasite network in a neotropical wetland. **Parasitology**, v. 142, n. 14, p. 1751–1757, 2015.

CAMPIÃO, K. M.; DA SILVA, I. C. O.; DALAZEN, G. T.; PAIVA, F.; TAVARES, L. E. R. Helminth Parasites of 11 Anuran Species from the Pantanal Wetland, Brazil. **Comparative Parasitology**, v. 83, n. 1, p. 92–100, 2016.

CATENAZZI, A. State of the World's Amphibians. **Annual Review of Environment and Resources**, v. 40, n. 1, p. 91–119, 2015.

CRUMP, M. L. E. & SCOTT, N. J., JR. Visual encounter survey. In: Heyer, W. R., Donnelly, M. A., McDiarmid, R. W., Donnelly, Heyek, L. C., & Foster, M.S.(Eds). Measuring and monitoring Biological diversity, Standard Methods for Amphibians Smithsonian Institution Press, Washington D.C., p 84-91,1994.

DOBSON, A.; LAFFERTY, K. D.; KURIS, A. M.; HECHINGER, R. F.; JETZ, W. Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, n. Supplement 1, p. 11482–11489, 2008.

FAITH, D. P. Conservation evaluation and phylogenetic diversity. **Biological Conservation**, v. 61, n.1, 1-10, 1992.

FOUNTAIN-JONES, N. M.; PEARSE, W. D.; ESCOBAR, L. E.; et al. Towards an eco-phylogenetic framework for infectious disease ecology: Eco-phylogenetics and disease ecology. **Biological Reviews**, v. 93, n. 2, p. 950–970, 2018.

FROST, D. American Museum of Natural History, 2020. Disponível em: < <http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia/> >. Acesso em: 2 Jan. 2020.

GOLDBERG, S. R.; BURSEY, C. R. Helminth biodiversity of Costa Rican Anurans (Amphibia: Anura). **Journal of Natural History**, v. 44, n. 29–30, p. 1755–1787, 2010.

GOSWAMI, M., BHATTACHARYYA, P., MUKHERJEE, I., & TRIBEDI, P. (2017) Functional Diversity: An Important Measure of Ecosystem Functioning. **Advances in Microbiology**, v. 7, n. 1, p. 82–93, 2017.

GUÉGAN, J.-F.; MORAND, S.; POULIN, R. Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In: F. Thomas; F. Renaud; J.-F. Guegan (Orgs.); **Parasitism and Ecosystems**. p.22–42, 2005.

GUTIÉRREZ, J. S.; PIERSMA, T.; THIELTGES, D. W. Micro- and macroparasite species richness in birds: The role of host life history and ecology. (B. Hoyer, Org.) **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 8, p. 1226–1239, 2019.

HADDAD, C.F.B., TOLEDO, L.F., PRADO, C.P.A., LOEBMANN, D., GASPARINI, J.L. & SAZIMA, I. **Guia dos anfíbios da Mata Atlântica: Diversidade e Biologia**. 1 ed. São Paulo: Anolis, 2013.

HAMANN, M. I.; GONZÁLEZ, C. E. Helminth parasites in the toad *Rhinella major* (Bufonidae) from Chaco region, Argentina. , p. 9.

- HAMANN, M. I.; KEHR, A. I.; GONZÁLEZ, C. E. Biodiversity of trematodes associated with amphibians from a variety of habitats in Corrientes Province, Argentina. **Journal of Helminthology**, v. 87, n. 3, p. 286–300, 2013.
- HECHINGER, R. F.; LAFFERTY, K. D.; HUSPENI, T. C.; BROOKS, A. J.; KURIS, A. M. Can parasites be indicators of free-living diversity? Relationships between species richness and the abundance of larval trematodes and of local benthos and fishes. **Oecologia**, v. 151, n. 1, p. 82–92, 2007.
- HUDSON, P. J.; DOBSON, A. P.; LAFFERTY, K. D. Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? **Trends in Ecology & Evolution**, v. 21, n. 7, p. 381–385, 2006.
- IUCN. The IUCN Red List of Threatened Species, 2017-3. Disponível em: <<http://www.iucnredlist.org>>. Acesso em: 01 Jan. 2020.
- JOHNSON, P. T. J.; PRESTON, D. L.; HOVERMAN, J. T.; LAFONTE, B. E. Host and parasite diversity jointly control disease risk in complex communities. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 110, n. 42, p. 16916–16921, 2013.
- JORGE, L. R.; PRADO, P. I.; ALMEIDA-NETO, M.; LEWINSOHN, T. M. An integrated framework to improve the concept of resource specialisation. (V. Novotny, Org.) **Ecology Letters**, v. 17, n. 11, p. 1341–1350, 2014.
- KAMIYA, T.; O'DWYER, K.; NAKAGAWA, S.; POULIN, R. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts: Determinants of parasite species richness. **Biological Reviews**, v. 89, n. 1, p. 123–134, 2014.
- KHALIL, L. F., JONES, A. & BRAY, R. A. **Keys to the cestode parasites of vertebrates**. Wallingford: CAB International, 1994.
- KRASNOV, B. R.; MOUILLOT, D.; SHENBROT, G. I.; KHOKHLOVA, I. S.; POULIN, R. Beta-specificity: The turnover of host species in space and another way to measure host specificity. **International Journal for Parasitology**, v. 41, n. 1, p. 33–41, 2011.
- KRASNOV, B. R.; POULIN, R.; SHENBROT, G. I.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I. S. Ectoparasitic “Jacks-of-All-Trades”: Relationship between Abundance and Host Specificity in Fleas (Siphonaptera) Parasitic on Small Mammals. **The American Naturalist**, v. 164, n. 4, p. 506–516, 2004.
- LAFFERTY, K. D.; ALLESINA, S.; ARIM, M.; et al. Parasites in food webs: the ultimate missing links: Parasites in food webs. **Ecology Letters**, v. 11, n. 6, p. 533–546, 2008.
- LEUNG, T. L. F.; KOPRIVNIKAR, J. Nematode parasite diversity in birds: the role of host ecology, life history and migration. (C. Eizaguirre, Org.) **Journal of Animal Ecology**, v. 85, n. 6, p. 1471–1480, 2016.

- LEUNG, T. L. F.; KOPRIVNIKAR, J. Your infections are what you eat: How host ecology shapes the helminth parasite communities of lizards. (B. Hoye, Org.) **Journal of Animal Ecology**, v. 88, n. 3, p. 416–426, 2019.
- LLOPIS-BELENGUER, C.; BALBUENA, J. A.; LANGE, K.; DE BELLO, F.; BLASCO-COSTA, I. Towards a Unified Functional Trait Framework for Parasites. **Trends in Parasitology**, v. 35, n. 12, p. 972–982, 2019.
- LOCKE, S. A.; MARCOGLIESE, D. J.; TELLERVO VALTONEN, E. Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. **Oecologia**, v. 174, n. 1, p. 253–262, 2014.
- LOYOLA, R. D.; LEMES, P.; BRUM, F. T.; PROVETE, D. B.; DUARTE, L. D. S. Clade-specific consequences of climate change to amphibians in Atlantic Forest protected areas. **Ecography**, v. 37, n. 1, p. 65–72, 2014.
- LUQUE, J. L.; POULIN, R. Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. **Journal of Fish Biology**, v. 72, n. 1, p. 189–204, 2008.
- MCQUAID, C. F.; BRITTON, N. F. Coevolution of resource trade-offs driving species interactions in a host–parasite network: an exploratory model. **Theoretical Ecology**, v. 6, n. 4, p. 443–456, 2013.
- MIHALJEVIC, J. R.; HOYE, B. J.; JOHNSON, P. T. J. Parasite metacommunities: Evaluating the roles of host community composition and environmental gradients in structuring symbiont communities within amphibians. (D. Stouffer, Org.) **Journal of Animal Ecology**, v. 87, n. 2, p. 354–368, 2018.
- MOUILLOT, D.; KRASNOV, B.; SHENBROT, G.; GASTON, K.; POULIN, R. Conservatism of host specificity in parasites. **Ecography**, v. 29, n. 4, p. 596–602, 2006.
- MÜLLER, M. I.; MORAIS, D. H.; COSTA-SILVA, G. J.; et al. Diversity in the genus *Rhabdias* (Nematoda, Rhabdiasidae): Evidence for cryptic speciation. **Zoologica Scripta**, v. 47, n. 5, p. 595–607, 2018.
- NUNN, C. L.; ALTIZER, S.; JONES, K. E.; SECHREST, W. Comparative Tests of Parasite Species Richness in Primates. **The American Naturalist**, v. 162, n. 5, p. 597–614, 2003.
- DE OLIVEIRA, C. R.; ÁVILA, R. W.; MORAIS, D. H. Helminths Associated with Three *Physalaemus* Species (Anura: Leptodactylidae) from Caatinga Biome, Brazil. **Acta Parasitologica**, v. 64, n. 1, p. 205–212, 2019.
- ØVERLI, Ø.; JOHANSEN, I. B. Kindness to the Final Host and Vice Versa: A Trend for Parasites Providing Easy Prey? **Frontiers in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 50, 2019.
- PETCHEY, O. L.; GASTON, K. J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. **Ecology Letters**, v. 5, n. 3, p. 402–411, 2002.

POULIN. Large-scale patterns of host use by parasites of freshwater fishes. **Ecology Letters**, v. 1, n. 2, p. 118–128, 1998.

POULIN, R. Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. **Oecologia**, v. 105, n. 4, p. 545–551, 1996.

POULIN, R. The functional importance of parasites in animal communities: many roles at many levels? **International Journal for Parasitology**, v. 29, n. 6, p. 903–914, 1999.

POULIN, R. Variation in infection parameters among populations within parasite species: Intrinsic properties versus local factors. **International Journal for Parasitology**, v. 36, n. 8, p. 877–885, 2006.

POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, n. 6, p. 763–776, 2007.

POULIN, R.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I. S. Evolution of host specificity in fleas: Is it directional and irreversible? **International Journal for Parasitology**, v. 36, n. 2, p. 185–191, 2006.

POULIN, R.; MOUILLOT, D. Host specificity and the probability of discovering species of helminth parasites. **Parasitology**, v. 130, n. 6, p. 709–715, 2005.

REFFATTI, L. **Estatística Multivariada – PERMANOVA**, 2019. Disponível em: <<https://rpubs.com/leonardoreffatti/497041>>. Acesso em: 10 Fev. 2020.

SALDAÑA-VÁZQUEZ, R. A.; SANDOVAL-RUIZ, C. A.; VELOZ-MALDONADO, O. S.; DURÁN, A. A.; RAMÍREZ-MARTÍNEZ, M. M. Host ecology moderates the specialization of Neotropical bat-fly interaction networks. **Parasitology Research**, v. 118, n. 10, p. 2919–2924, 2019.

SILVANO, D.L. & SEGALLA, M.V. Conservação de anfíbios no Brasil. **Megadiversidade**, p. 79–86, 2005.

SZÖLLŐSI, E.; CICHÓN, M.; EENS, M.; et al. Determinants of distribution and prevalence of avian malaria in blue tit populations across Europe: separating host and parasite effects: Distribution of malaria in blue tits. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 24, n. 9, p. 2014–2024, 2011.

TAVARES, L. E. R.; CAMPIÃO, K. M.; COSTA-PEREIRA, R.; PAIVA, F. Helminthos endoparasitos de vertebrados silvestres em Mato Grosso do Sul, Brasil. **Iheringia. Série Zoológica**, v. 107, n. suppl, 2017.

TILMAN, D. Functional diversity. In: **Encyclopedia of Biodiversity** (Ed. Levin, S.A.). Academic Press, San Diego, CA, p. 109–120, 2001.

URAMOTO, K.; WALDER, J. M. M.; ZUCCHI, R. A. Análise quantitativa e distribuição de populações de espécies de *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae) no campus Luiz de Queiroz, Piracicaba, SP. **Neotropical Entomology**, v. 34, n. 1, p. 33–39, 2005.

VICENTE, J.; PÉREZ-RODRÍGUEZ, L.; GORTAZAR, C. Sex, age, spleen size, and kidney fat of red deer relative to infection intensities of the lungworm *Elaphostrongylus cervi*. **Naturwissenschaften**, v. 94, n. 7, p. 581–587, 2007.

WELLS, K. D. *The Ecology and Behavior of Amphibians*. Chicago, p. 1162, 2007.

WELLS, K.; CLARK, N. J. Host Specificity in Variable Environments. **Trends in Parasitology**, v. 35, n. 6, p. 452–465, 2019.

WOOD, C. L.; JOHNSON, P. T. A world without parasites: exploring the hidden ecology of infection. **Frontiers in Ecology and the Environment**, v. 13, n. 8, p. 425–434, 2015.