

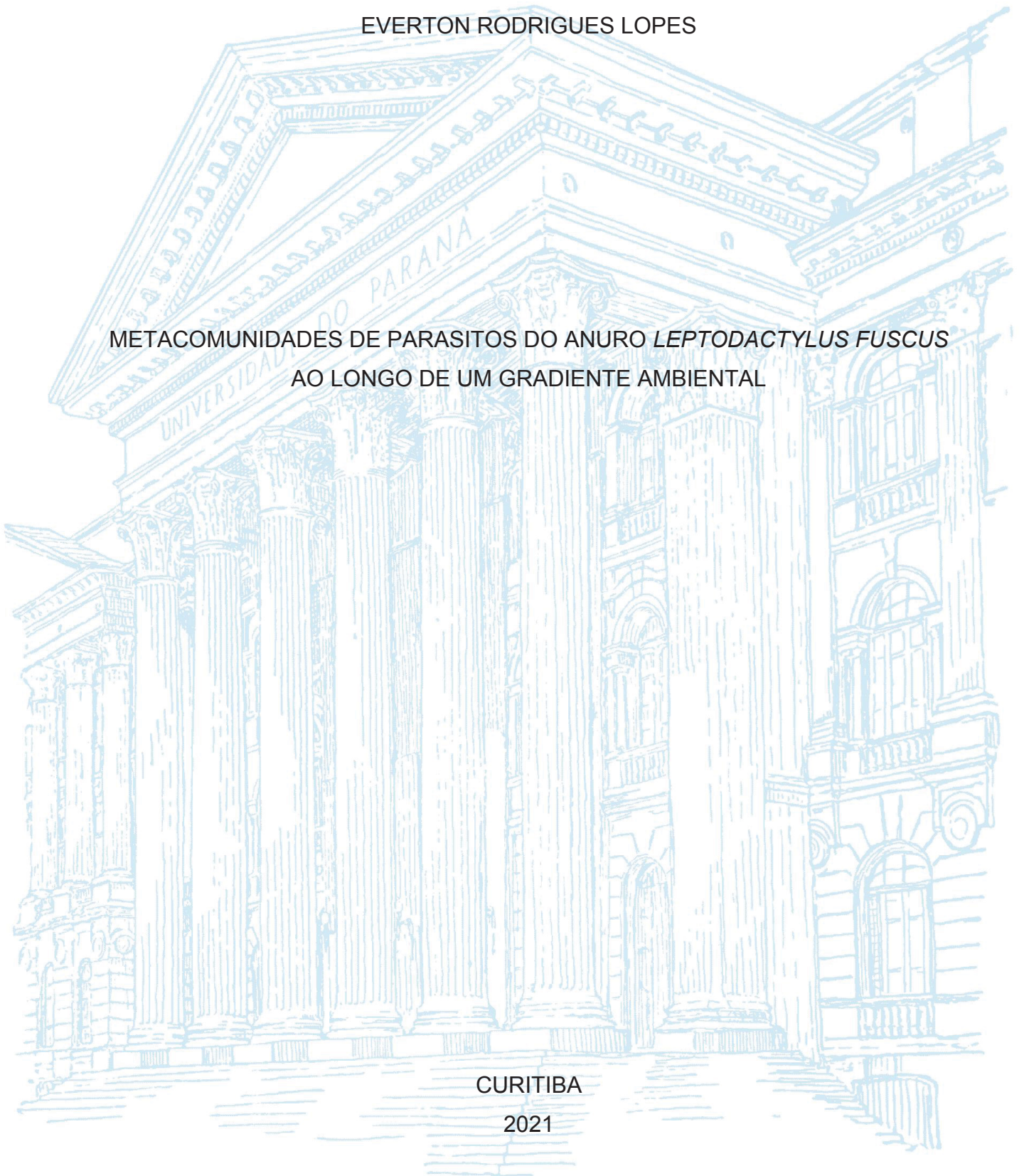
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

EVERTON RODRIGUES LOPES

METACOMUNIDADES DE PARASITOS DO ANURO *LEPTODACTYLUS FUSCUS*
AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL

CURITIBA

2021



EVERTON RODRIGUES LOPES

METACOMUNIDADES DE PARASITOS DO ANURO *LEPTODACTYLUS FUSCUS*
AO LONGO DE UM GRADIENTE AMBIENTAL

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: Profa. Dra. Karla Magalhães Campião

Coorientador: Prof. Dr. Michel Varajão Garey

CURITIBA

2021

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

Lopes, Everton Rodrigues

Metacomunidades de parasitos do anuro *Leptodactylus fuscus* ao longo de um gradiente ambiental. / Everton Rodrigues Lopes. – Curitiba, 2021. 56 p.: il.

Orientadora: Karla Magalhães Campião.
Coorientador: Michel Varajão Garey.

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

1. Anuro. 2. Parasito. 3. Biodiversidade – Fatores climáticos. 4. Ecossistemas. I. Título. II. Campião, Karla Magalhães, 1985 -. III. Garey, Michel Varajão. IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

CDD (22. ed.) 597.8

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 **EVERTON RODRIGUES LOPES** intitulada: **Metacomunidades de parasitos do anuro *Leptodactylus fuscus* ao longo de um gradiente ambiental**, sob orientação da Profa. Dra. KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO, que após terem inquirido o aluno 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, 30 de Março de 2021.

Assinatura Eletrônica

10/06/2021 11:23:30.0

KARLA MAGALHÃES CAMPIÃO

Presidente da Banca Examinadora (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

10/06/2021 14:10:21.0

FABRICIUS MAIA CHAVES BICALHO DOMINGOS

Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica

10/06/2021 18:09:39.0

CYNTHIA ELIZABETH GONZÁLEZ

Avaliador Externo (CENTRO DE ECOLOGIA APLICADA DEL LITORAL)

Dedico a todas as pessoas incríveis que fazem parte e passaram pela minha vida.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a prof Karla, minha orientadora, por toda a dedicação, paciência, apoio, incentivo, compreensão, pelas broncas e puxões de orelha, pela confiança em mim depositada... Te admiro demais, tanto no âmbito profissional quanto pessoal. Todas as vezes que falei que você é a melhor orientadora do mundo, eu realmente quis dizer isso.

Agradeço ao prof Michel, meu coorientador, você e sua esposa Lilian Sayuri moram no meu coração. Obrigado pela disponibilidade e disposição, seu apoio nunca me faltou, obrigado por todo o tempo a mim dedicado, principalmente no mestrado, mas também nas conversas pessoais e confraternizações.

Agradeço ao prof Tiago (UFPA) pela inestimável ajuda na identificação dos parasitos e na correção dessa dissertação

Agradeço ao Tárík, Denise Matheus, Vanessa, e Géssyca por terem me hospedado nos períodos de coleta, por todas as conversas e brincadeiras, pela hospitalidade e generosidade. Espero um dia poder retribuir.

Agradeço a todos os colegas do Laboratório de Ecologia de metacomunidades (LEMet), do Laboratório de Ecologia de Interações Antagonistas (Leia) e do Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva (Lempe), tenho orgulho de ter trabalhado com vocês, cada um tem um espaço especial no meu coração, desejo a todos muito sucesso e felicidade.

Agradeço a minha família por sempre terem confiado nas minhas decisões, por terem me ensinado no caminho certo, o que sou hoje, devo a vocês.

Agradeço ao pessoal do Clube do Vôlei – UFPR, por todos os momentos de esporte, diversão, parceria e amizade verdadeira.

Agradeço a todos os funcionários e servidores da UFPR, UNILA e UEPG, em especial aos funcionários do Restaurante Universitário.

É humanamente impossível citar o nome de todas as pessoas importantes que tive o privilégio de conhecer e chamar de amigos, mas saibam que vocês estão todos os dias em minhas orações.

Não há limites para fazer livros, e o muito estudar é enfado da carne
(Eclesiastes 12:12 ARA)

RESUMO

Alterações nas paisagens naturais são um dos principais fatores da homogeneização biótica e da redução da biodiversidade. Em paisagens antropizadas, reconhecer os fatores determinantes da variação espacial na composição e riqueza de espécies da metacomunidade de regiões megadiversas ainda é um desafio. O sistema parasito/hospedeiro é um modelo ainda pouco analisado dentro do contexto de metacomunidades, principalmente em ambientes antropizados. Deste modo, no presente estudo, buscamos avaliar a influência dos fatores ambientais bióticos e abióticos e espaciais na estrutura da metacomunidade de parasitos de *Leptodactylus fuscus*. Para isso, coletamos 185 espécimes de *L. fuscus* em 25 áreas de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, sul do Brasil. No total, encontramos 7.643 parasitos pertencentes a 15 taxa: *Aplectana membranosa*, *Aplectana meridionalis*, *Aplectana elenae*, *Cosmocerca parva*, *Cosmocerca podicipinus*, *Cosmocercidae* gen. sp., *Cosmocerca uruguayensis*, *Oxyascaris caudacutus*, *Physaloptera* sp**, *Rhabdias breviensis*, *Schrankiana formosula*, *Schrankiana fuscus*, e mais três taxa identificados apenas por morfotipo: Nematoda morfotipo 1, Nematoda morfotipo 2, Nematoda morfotipo 3. Para avaliarmos a influência do gradiente ambiental e variação espacial na composição de espécies aplicamos a análise de redundância baseada na distância (dbRDA). Para calcular a influência das variáveis preditoras ambientais, espaciais e bióticas no padrão de variação da riqueza de espécies de parasitos na comunidade componente de parasitos utilizamos modelos lineares generalizados (GLM). Verificamos que as variáveis ambientais, espaciais e bióticas não foram significativas na determinação da composição e riqueza das metacomunidades. A variação na riqueza de parasitos da comunidade componente foi associada ao esforço amostral, que explicou 45% da variação, reforçando a importância deste como determinante da riqueza.

Palavras-chave: Riqueza; Composição; Comunidade componente, Infracomunidade, anuro

ABSTRACT

Changes in natural landscapes are one of the main factors in biotic homogenization and biodiversity loss. In anthropized landscapes, recognizing the determinants of spatial variation in the composition and species richness of the metacommunity of megadiverse regions is still a challenge. The host- parasite system is a model that has not been well analyzed within the metacommunities framework, especially in anthropized environments. Thus, in the present study we sought to evaluate the influence of biotic, abiotic and spatial environmental factors on the metacommunity structure of *Leptodactylus fuscus* parasites. For this, we collected 185 specimens of *L. fuscus* in 25 localities of Foz do Iguaçu, western Paraná, southern Brazil. In total, we found 7,643 parasites belonging to 15 *taxa*: *Aplectana membranosa*, *Aplectana meridionalis*, *Aplectana elenae*, *Cosmocerca parva*, *Cosmocerca podicipinus*, *Cosmocercidae* gen. sp., *Cosmocerca uruguayensis*, *Oxyascaris caudacutus*, *Physaloptera* sp **, *Rhabdias breviensis*, *Schrankiana formosula*, *Schrankiana fuscus*, and three more *taxa* identified only by morphotype: Nematoda morphotype 1, Nematoda morphotype 2, Nematoda morphotype 3. To assess the influence of the environmental gradient and spatial variation on species composition, we applied the distance-based redundancy analysis (dbRDA). To calculate the influence of environmental, spatial and biotic predictor variables on the pattern of variation in parasite species richness in the parasite component community, we use generalized linear models (GLM). We found that the environmental, spatial and biotic variables were not significant in determining the composition and richness of the metacommunities. The variation in parasite richness of the component community was associated with the sampling effort, which explained 45% of the variation, reinforcing its importance as a determinant of richness.

Keywords: Wealth; Composition; Component community, Infracommunity

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	11
2 MATERIAIS E MÉTODOS.....	16
2.1 ÁREA DE ESTUDO	16
2.2 COLETA DOS ANUROS E PARASITOS	24
2.3 ANÁLISES DE METACOMUNIDADES	25
3 RESULTADOS	29
3.1 FAUNA REGIONAL DE PARASITOS.....	29
3.2 METACOMUNIDADES	30
4 DISCUSSÃO.....	38
4.1 FAUNA REGIONAL DE PARASITOS.....	38
4.2 METACOMUNIDADES	42
5 REFERÊNCIAS	48

1 INTRODUÇÃO

Por que uma espécie ocorre em um determinado local e não em outro e que fatores determinam a riqueza e a abundância de cada espécie nas comunidades locais de uma metacomunidade? Uma metacomunidade pode ser definida como um grupo local de comunidades, ou conjunto de sub-comunidades, potencialmente ligadas por dispersão, que potencialmente interagem, ou como uma comunidade de comunidades (Leibold *et al.*, 2004; Pinto-Coelho, 2009; Dallas e Presley, 2014; Braga *et al.*, 2017). Entender os padrões espaciais, e a importância dos fatores bióticos e abióticos responsáveis pela estruturação das metacomunidades pode nos ajudar a prever como as espécies irão responder às mudanças ambientais.

Comunidades parasitárias fornecem dados importantes para o estudo de metacomunidades, neste sistema parasito/hospedeiro, o hospedeiro abriga uma comunidade local de parasitos. Cada hospedeiro individual representa uma mancha de habitat natural a ser colonizada por parasitos, em que a ocupação pode ser facilmente determinada (Poulin, 2004; King *et al.*, 2010; Morand e Krasnov, 2010; Richgels *et al.*, 2013; Morand *et al.*, 2015; Braga *et al.*, 2017). Um hospedeiro não é somente o habitat do parasito, e ao fornecer ao parasito um lugar para viver, forragear e se reproduzir, é geralmente também o seu recurso alimentar (Morand *et al.*, 2015). Considerando o hospedeiro como hábitat, suas características podem representar características ambientais, a transmissão entre indivíduos ao processo de dispersão (Dallas & Presley, 2014; Strauss *et al.*, 2019), e o sistema imunológico dos hospedeiros pode atuar de forma análoga a de um predador nas comunidades (Alizon e van Baalen, 2008). Os parasitos são consumidores finais e frequentemente estão no topo da cadeia alimentar, isso nos possibilita o estudo em ambos os sentidos, o efeito dos parasitos sobre seus hospedeiros e o efeito dos hospedeiros em seus parasitos (Morand *et al.*, 2015). Em resumo, nesse sistema a estrutura de uma metacomunidade parasitária pode depender de características da espécie hospedeira, da história de vida e capacidade de dispersão dos parasitos, e adicionalmente dos recursos disponíveis no ambiente (Ebert *et al.*, 2001).

O tamanho do corpo é uma das características do hospedeiro que é determinante na estrutura das metacomunidades (Poulin, 2007), uma vez que a riqueza e abundância de parasitos estão positivamente relacionadas ao tamanho corporal dos hospedeiros (Morand e Krasnov, 2010). Maior tamanho corporal representa maiores oportunidades de colonização, e como vivem mais e são forrageadores mais ativos, hospedeiros maiores tem

maior tempo e maior taxa de exposição a parasitos (Morand e Krasnov, 2010; Hamann *et al.*, 2013; Campião *et al.*, 2015; Bolnick *et al.*, 2020). A heterogeneidade do hábitat é também relacionada ao tamanho, de forma que hospedeiros com maior tamanho corporal supostamente representam uma maior variedade de recursos (Morand e Krasnov, 2010). Bolnick *et al.* (2020), estudando metacomunidades de parasitos de peixes, relata que o tamanho corporal foi a única característica a exibir efeitos consistentes em ambas as escalas, tanto individual quanto na população de hospedeiros. Todas essas evidências apontam a importância de se considerar o tamanho do hospedeiro na análise de metacomunidades parasitárias.

A dispersão das espécies de parasitos pode variar de acordo com características intrínsecas e ambientais. Dentre as características intrínsecas de cada espécie, podemos citar o modo e a dinâmica de infecção, o uso de vetores, e a especificidade quanto aos hospedeiros infectados (estar associado a um maior número de hospedeiros pode oferecer oportunidades adicionais para dispersão entre localidades) (Poulin, 2011; Morand *et al.*, 2015). O estágio infectante da maioria dos parasitos tem capacidade de dispersão muito limitada, e os movimentos do hospedeiro são as principais rotas de dispersão dos parasitos. Assim, a natureza do ciclo de vida e a vagilidade do hospedeiro podem interagir para superar a distância geográfica ou outras barreiras físicas (Poulin, 2011). Em um contexto de metacomunidade a ocorrência de diferentes espécies de parasitos nas comunidades locais é também influenciada pela configuração espacial e da paisagem. O número de espécies de parasitos na população de hospedeiros pode ser influenciada também pela distância e conectividade entre as manchas de habitat. Manchas de habitat mais distantes e menos conectadas tendem a ter hospedeiros com menor riqueza parasitária em comparação a populações de hospedeiros com maior proximidade ou conectividade entre si (Borthagaray *et al.*, 2015).

Variáveis ambientais, tais como temperatura, umidade, salinidade, pH e oxigênio são cruciais na distribuição espacial, infectividade e sobrevivência dos estágios infecciosos dos parasitos, os estágios de vida livre têm uma tolerância fisiológica limitada às condições físicas e químicas do meio ambiente, e sua sobrevivência e distribuição podem ser influenciadas por estes fatores (Thieltges *et al.* 2008, Campião *et al.*, 2012). Além das variáveis abióticas, o número de espécies hospedeiras vivendo em simpatria pode estar relacionado a uma maior riqueza local de parasitos (Thieltges *et al.* 2008). Uma maior diversidade local de espécies de parasitos pode resultar em uma maior riqueza de espécies em cada indivíduo da comunidade, especialmente se as espécies de parasitos apresentam baixa especificidade. Além disso, a riqueza de espécies hospedeiras pode diminuir também

a competição interespecífica entre as espécies de parasitos, uma vez que podem atuar como hospedeiros alternativos, aumentando assim o tamanho da população de parasitos (Ebert *et al.*, 2001; Thieltges *et al.* 2008; Lessard *et al.*, 2012). Por outro lado, a diversidade local de hospedeiros pode ser inversamente proporcional à probabilidade de infecção. Isso ocorreria devido a um possível efeito de diluição, onde a probabilidade individual de encontro entre os estágios infectantes e hospedeiros competentes é inversamente proporcional à diversidade de hospedeiros (Becker *et al.*, 2014). De uma forma ou de outra, a riqueza de espécies hospedeiras é um dos principais responsáveis pela variação na riqueza de parasitos (Morand *et al.*, 2015). Assim, variáveis ambientais abióticas e bióticas são, sinergicamente, determinantes na distribuição espacial e temporal dos parasitos.

Considerando a resposta a variações relacionadas aos hospedeiros e ao ambiente, os parasitos são susceptíveis a perturbações antropogênicas, e esta susceptibilidade faz deles ótimos indicadores de degradação ambiental. Nesse sentido, podem servir como indicadores precoces de alerta da deterioração do habitat, antes mesmo que efeitos ecológicos e fisiológicos se manifestem em seus hospedeiros (King *et al.*, 2010). A perda de habitat e, conseqüentemente, a modificação das paisagens naturais devido às ações antrópicas são apontados como os principais causadores da perda de biodiversidade e da homogeneização biótica (McKinney 2006, 2008; McGill *et al.* 2015) o que afeta diretamente a estrutura e dinâmica das metacomunidade, tanto de parasitos como de hospedeiros. A conversão de habitats naturais em áreas agrícolas ou cidades acaba por modificar a estrutura e funcionamento do ecossistema. As espécies têm sofrido conseqüências da poluição do ar, da água e do solo (Garey e Silva, 2010; Ellis, 2011). A conversão dos habitats naturais em áreas agrícolas, por exemplo, altera a estrutura dos habitats e da paisagem circundante, seu efeito pode ser amplificado nos ecossistemas aquáticos devido ao risco de eutrofização e aumento do pH, que pode para maior abundância de organismos que atuam como de hospedeiros intermediários para várias espécies de parasitos (Mckenzie, 2007). Além disso, em áreas agrícolas nas quais há o uso de pesticidas, também observam-se alterações nas comunidades de parasitos como conseqüência de imunossupressão dos hospedeiros induzida pelos pesticidas (King *et al.*, 2008). Parasitos com ciclo de vida direto tendem a aumentar sua abundância devido a essa imunossupressão (King *et al.*, 2010).

Anuros constituem um bom modelo para o estudo das interações com parasitos e com ambiente, uma vez que são componentes importantes do ecossistema terrestre e aquático, ocupam posição trófica central e adquirem parasitos de várias fontes devido a essas características de seu ciclo de vida. Anfíbios também são um grupo de interesse para

o estudo efeitos das atividades antrópicas, como uso de áreas agrícolas e urbanas, que são também apontadas como fatores importantes para a dinâmica de infecção por parasitos surgimento de doenças, uma combinação que tem reduzido as populações naturais de anfíbios por todo o mundo (Daszak *et al.* 2003; King *et al.*, 2010). Embora algumas estejam ameaçadas, existem muitas espécies abundantes, e que são hospedeiros de diversos parasitos.

Dentre as espécies de anuros abundantes e não ameaçadas, *Leptodactylus fuscus* é um anuro com ampla distribuição geográfica, ocorre em todo o Brasil, e sua distribuição abrange do Panamá até a Argentina. É uma rãzinha de pequeno tamanho corpóreo, com comprimento variando entre 4 cm e 5 cm, que se alimenta principalmente de insetos, mas também de anelídeos e aracnídeos, sendo assim predadores generalistas e oportunistas. Ocorrem em abundância em áreas abertas e geralmente próximo a lagoas, onde os machos vocalizam e constroem tocas. O comportamento reprodutivo é bem característico, os machos fazem uma toca no solo e vocalizam para atrair as fêmeas, a fêmea é atraída para a toca onde ocorre o acasalamento e então é formado um ninho de espuma, o desenvolvimento larval se inicia na toca, quando ocorre uma chuva forte a toca pode ser alagada e os girinos liberados em alguma lagoa vizinha (Heyer, 1969; Martins, 1988; Sugai, *et al.*, 2012.). A ampla distribuição, hábito de vida, comportamento generalista e a interação com parasitos relativamente bem estudada (tabela 1), fazem desse hospedeiro um bom modelo para estudo de metacomunidades de parasitos.

Tabela 1: Fauna de parasitos de *Leptodactylus fuscus* no Brasil (Vicente *et al.*, 1990; Morais e Silva, 2013; Campião *et al.*, 2014; Lins, 2016).

Filo, família e espécies de parasitos
Acanthocephala (Cistacanto)
Larva (cistacanto) de Achantocephala não identificada
Nematoda
Atractidae
<i>Schrankiana sp.</i>
<i>Schrankiana formosula</i>
<i>Schrankiana fuscus</i>
<i>Schrankiana freitasi</i>
<i>Schrankiana larvata</i>
<i>Schankiana schranki</i>
Cosmocercidae

Aplectana sp.

Aplectana crossodactyli

Aplectana hylambatis

Aplectana membranosa

Aplectana pintoii

Aplectana travassosi

Cosmocerca brasiliensis

Cosmocerca parva

Cosmocerca podicipinus

Raillietnema sp.

Raillietnema minor

Filariidae

Foleyella convoluta

Onchocercidae

Ochoterenella convoluta

Ochoterenella digiticauda

Heterocheilidae

Brevimulticaecum sp.

Kathlaniidae

Falcaustra mascula

Oxyascaris caudacutus

Oxyascaris necopinus

Oxyascaris oxyascaris

Pteroxyascaris caudacutus

Pteroxyascaris similis

Molineidae

Oswaldocruzia sp.

Oswaldocruzia lopesi

Oswaldocruzia mazzai

Oswaldocruzia proencai

Oswaldocruzia vaucheri

Physalopteridae

Physaloptera sp.

Physalopteroides sp.

Physalopteroides venancioi

Rhabdiasidae

Rhabdias sp.

Platyhelminthes

Diplostomidae

Diplostomidae gen sp. (larva)

Diplodiscidae

Catadiscus cf. *marinholutzi*

Mesocoeliidae

Mesocoelium monas

Plagiorchiida

Glyphtelmins sp.

Glypthelmins linguatula

Cestoda

Larva (hexacanto) de cestoda não identificada

O conceito de metacomunidade, apesar de possuir uma fundamentação bastante consistente, ainda tem recebido relativamente pouca atenção empírica no estudo de parasitos (Leibold & Chase, 2017). Nosso primeiro objetivo é descrever a fauna de parasitos de *Leptodactylus fuscus* na região de Foz do Iguaçu. Esses dados serão analisados em uma perspectiva de metacomunidades para avaliar se existe relação entre as características da paisagem e uso do solo onde os hospedeiros foram coletados e a metacomunidade de seus parasitos. Iremos avaliar o papel dos fatores espaciais, como a distância entre as manchas, ambientais abióticos como o uso do solo, e bióticos, tais como as características dos hospedeiros, na estruturação das comunidades de parasitos.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi realizado na região de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, sul do Brasil. Na região, as áreas de agricultura são destinadas principalmente à cultura de soja e milho, em menor quantidade temos áreas destinadas a pastagens e poucas áreas de cultivo de hortaliças. Em Foz do Iguaçu o verão é longo, quente e abafado; o inverno é curto e ameno, chove ao longo do ano inteiro, com acumulação total média de 189 milímetros. A temperatura varia de 12 °C a 32 °C ao longo do ano e raramente é inferior a 4 °C ou superior a 36 °C (Weather Spark, 2021). Foram selecionados corpos d'água lênticos na área rural e urbana dos municípios de Foz do Iguaçu e Santa Terezinha de Itaipu. Para inventariar a fauna de parasitos, nós utilizamos 25 localidades, e para as análises de metacomunidades utilizamos 15 localidades que tiveram o esforço amostral maior que 8

hospedeiros coletados. A heterogeneidade das localidades pode ser observada na descrição da Tabela 2, dessas 15 localidades, 7 estão em áreas rurais e 8 em área urbana. As localidades (figura 1) foram identificadas como rural (R) e urbano, de acordo com a paisagem circundante ao local amostrado, onde há um gradiente de aumento de influência rural de R1 à R7, seguido por um gradiente de urbanização que vai de U1 até o local U8, que possui maior influência urbana. R2 e R5 (figura 1B) são áreas rurais sem uso de solo urbano nas proximidades, com 74% e 89% de uso de solo rural no entorno. O gradiente de uso urbano do solo varia entre 0 e 93 %, os locais U7 e U8 (figura 1 C) possuem mais de 50% do solo da matriz impermeabilizado (figura 1), as localidades V (variável) tiveram influências diversas, rurais ou urbanas, foram menos detalhados porque tiveram um menor esforço amostral (menos de 8 hospedeiros coletados), por isso foram desconsiderados nas análises de metacomunidades. As localidades mais próximas entre si estão a uma distância de 736 m, as mais distantes distam 23 km uma da outra.

Tabela 2: Estudo da fauna regional de parasitos de *Leptodactylus fuscus* em Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. A tabela mostra as coordenadas geográficas e descrição de 25 localidades amostradas em um gradiente de diferentes usos de solo.

Local	Latitude	Longitude	Descrição
R1	-25.437449°	-54.475405°	Zona rural, 72% da área do entorno é coberta de monocultura e pastagens, os detalhes da obtenção desses dados serão apresentados na sequência. Localizado a 1 km de um braço da represa de Itaipu, dentro dos limites de sua mata ciliar. O local em que os anuros foram encontrados compreende uma área de 1 Km ² de solo encharcado.
R2	-25.391842°	-54.474048°	Zona rural, 74% da área ao redor é composta de monocultura e pastagens. O local de coleta está a 500 m de um braço da represa de Itaipu, dentro de sua mata ciliar, mas, separado da represa por
















uma rodovia.

R3	-25.508401°	-54.479432°	Zona rural cercada de pequena mancha de mata secundária em meio a um mosaico de pequenas plantações com poucas casas, distante 3 Km de área residencial. 75% da área ao redor é composta de plantações e pastagens.
R4	-25.392149°	-54.450720°	Zona rural a 600 m de um braço da represa de Itaipu, dentro de sua mata ciliar, mas cercada de plantações, 81% da área ao redor é coberta de monocultura e pastagens. Só uma casa pode ser vista em um raio de 1 Km.
R5	-25.501883°	-54.439233°	Zona rural, mancha de mata secundária esparsa e fragmentada, cercada de monocultura, 89% da área ao redor é composta de monocultura e pastagens, sem residências nas proximidades.
R6	-25.417118°	-54.461792°	Zona rural com atividade agropecuária, 91,7% da área ao redor é usada para monocultura e pastagens. O local de coleta tem área de 8 Km ² e fica a 1 Km de distância de um braço da Represa de Itaipu e a 300 m de distância de sua mata ciliar. sem casas nas proximidades.
R7	-25.473248°	-54.388093°	Zona rural, sem residências nas proximidades, cercada de monocultura, 92,6% do entorno é composto de monocultura. O local onde foi feita a coleta é uma rua de terra que forma poças quando chove, uma grande população de <i>L. fuscus</i> foi observada neste local.

U1	-25.461194°	-54.594259°	Região periurbana, os anuros foram coletados na área mais baixa de uma plantação de 90 Km ² que fica a 300 m de grandes áreas residenciais e a 600 m de um refúgio biológico. 2% de solo urbano no entorno.
U2	-25.576528°	-54.545889°	Zona periurbana, 21% da ocupação do entorno é de solo urbano. Os hospedeiros foram encontrados em uma faixa de gramado com 180 m de comprimento por 20 m de largura (3.600 m ²) na margem da Av das Cataratas com hotéis e resorts a 200 metros de distância.
U3	-25.463625°	-54.571843°	Zona periurbana, 29% do solo no entorno é de uso urbano, O local onde os anuros foram encontrados é uma horta comercial com área de 9.000 m ² , com irrigação artificial que forma poças entre os canteiros de verduras, a 150 m de área residencial com poucas casas.
U4	-25.489981°	-54.540044°	Zona periurbana, 35% de solo urbano no entorno, o local de coleta faz divisa com área residencial, com uma área de monocultura e pequenas áreas de mata secundária.
U5	-25.467428°	-54.591794°	Zona urbana (56,6% do entorno urbano com área residencial). O local de coleta é uma chácara com agricultura de subsistência, rodeada de manchas de pequenas plantações com esparsa mata secundária, a 1,3 Km de área de conservação.

U6	-25.443431°	-54.410401°	Grande área de vegetação rasteira na região urbana, 70% da ocupação do entorno é de solo urbano. A área de coleta está rodeada de área residencial, a 1 Km de extensas áreas de monocultura.
U7	-25.536600°	-54.544089°	Terreno baldio de 18.000m ² de área na região urbana da cidade, cercado por casas e comércios. forma pequenas poças em época de chuva. 87% de solo urbano.
U8	-25.519361°	-54.582156°	Região urbana, área de 3 Km ² dentro de um parque cercado de casas, escolas e comércios. 93% de solo urbano no entorno.
V1	-25.492957°	-54.401390°	Zona rural cercada de plantações com pouquíssimas casa na região. 68% do solo do entorno coberto de monocultura
V2	-25.586563°	-54.510645°	Zona periurbana a 3 Km do Parque Nacional do Iguaçu, área de 1 Km ² cercada de mata secundária com resorts e hotéis. 48 % de monocultura no entorno, 35% de mata.
V3	-25.510716°	-54.437564°	Zona rural cercada de pequena mancha de mata secundária rodeada de monocultura. 65% de monocultura
V4	-25.504530°	-54.548860°	Terreno Baldio de 1.200 m ² em área residencial. uso de solo no entorno é urbano

V5	-25.448224°	-54.445598°	Zona rural, dentro da mata ciliar de um dos braços da represa de Itaipu, rodeado de monocultura sem casas nas redondezas.
V6	-25.520969°	-54.517831°	Zona periurbana com 3 Km ² de área cercada de pequenas plantações a 1 Km de área residencial. 56% de monocultura no entorno.
V7	-25.460284°	-54.421018°	Zona periurbana com áreas agrícolas de um lado, pequena mata secundária de outro e área residencial a 300 m. 42% de monocultura no entorno.
V8	-25.533089°	-54.522825°	Zona periurbana cercada de mata secundária esparsa com algumas residências, a 500 m de área residencial.
V9	-25.475217°	-54.464336°	Zona rural, o lago fica em mata ciliar cercado de monocultura, recebendo todo o escoamento da lavoura. a mata ciliar na área do lago tem 60 m de largura. os anuros foram coletados em uma faixa de 10 m da borda do lago que tem aproximadamente 200 m de área. 87% de monocultura no entorno.
V10	-25.608922°	-54.519439°	Pequena mancha de gramíneas rodeada de mata secundária, e algumas lavouras a 800 m do Parque Nacional do Iguaçu, 37% de monocultura e 30% de pastagem no entorno.

-  R1
-  R2
-  R3
-  R4
-  R5
-  R6
-  R7
-  U1
-  U2
-  U3
-  U4
-  U5
-  U6
-  U7
-  U8

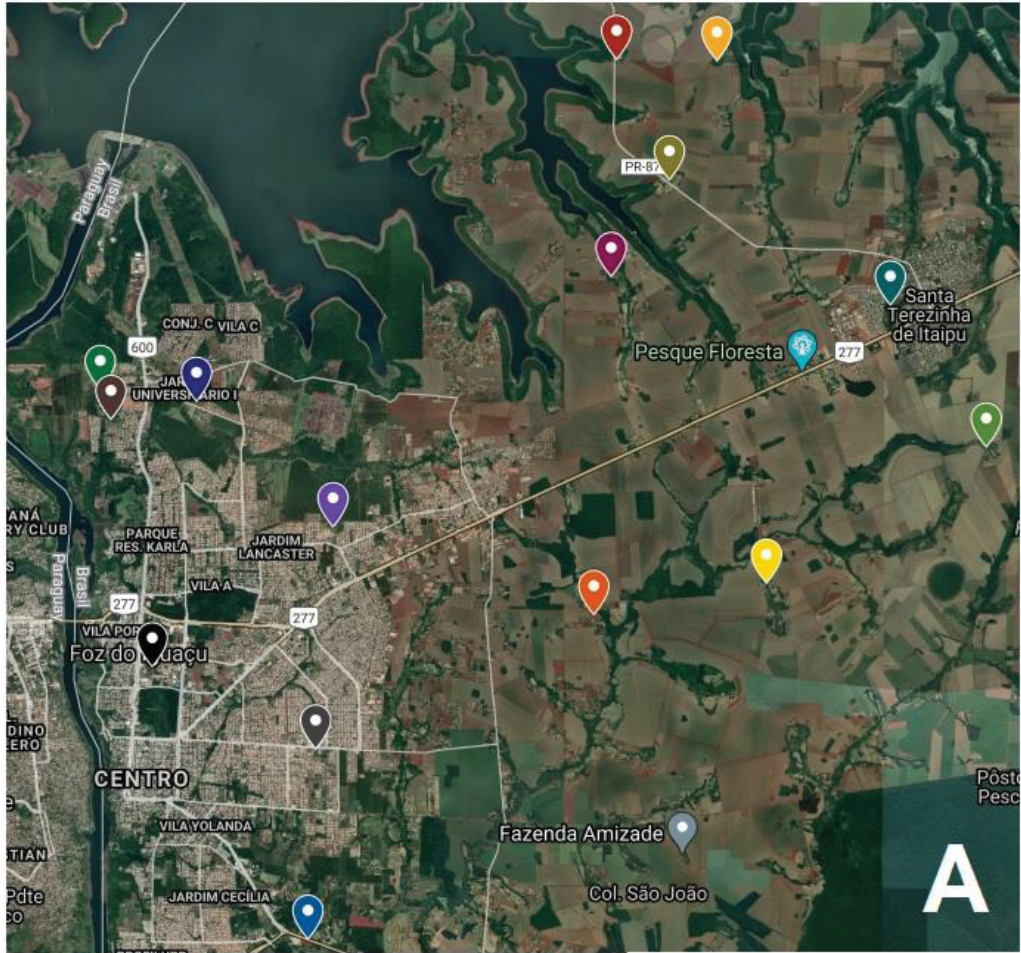


Figura 1 - As 15 localidades onde foram amostradas populações de *Leptodactylus fuscus* para o estudo de metacomunidades de parasitos em um gradiente de diferentes usos de solo em Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. A - Todas as localidades utilizadas nas análises de metacomunidades; B - As duas localidades que representam o uso de solo rural; C - Duas localidades com maior influência urbana. Imagens retiradas do Google Maps.

Em cada local de coleta foi traçado um buffer com raio de 500 metros, onde o uso do solo foi qualificado e quantificado. O buffer e as análises de uso de solo foram realizados no programa QGis 2.18 (Quantum G.I.S. 2017) através de imagens dos satélites RapidEye (2013). Com base nas imagens de satélite, a cobertura do solo foi classificada em sete categorias: monocultura, água, mata, pastagem, regeneração, silvicultura e urbano (Tabela 3), e a área ocupada por cada uso do solo dentro do buffer foi quantificada em hectares. Somente R7 apresentou silvicultura em uma área de 0,61 hectares, então excluímos esse tipo de uso e essa área foi desconsiderada por representar menos de 1% dessa localidade. Os ambientes amostrados foram classificados em urbanos ou rurais de acordo com a porcentagem de destinação para esses usos do solo (modificado de McKinney 2002). As áreas urbanas e periurbanas foram agrupadas em uma categoria definida pela presença de mais de um hectare de construções com solo impermeabilizado ao redor do ponto amostral. As áreas rurais foram aquelas onde menos de 1% da paisagem circundante foi destinada a construções.

Tabela 3: Caracterização do uso de solo (hectares), das 15 áreas amostradas em Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil

Local	monocultura	água	mata	pastagem	regeneração	urbano
R1	42,93	1,22	18,35	13,33	2,33	0
R2	47,74	0	15,88	10,4	4,2	0
R3	45,7	0,34	17,1	12,99	2,09	0
R4	55,19	0,26	11,11	8,34	3,26	0
R5	54,34	0,08	0	15,56	8,24	0
R6	58,31	2,5	1,66	13,44	2,3	0
R7	70,08	0	2,35	2,88	2,89	0
U1	69,27	1,15	1,81	4,32	0	1,78
U2	2,94	0,65	21,75	33,99	2,9	16,27
U3	18,21	0	7,47	0	29,5	22,68
U4	40,75	0	11,47	0	0	28,7
U5	25,56	0	7,78	0	0,77	44,52
U6	6,73	0,08	0	5,85	11,03	55,14
U7	8,47	0	1,82	0	0	67,56
U8	0	1,05	4,7	0	0	77,86

2.2 COLETA DOS ANUROS E PARASITOS

Os espécimes de *L. fuscus* foram coletados através de busca ativa noturna realizada das 19:00 até às 03:00h entre os dias 05/12/2018 e 20/12/2019. Os espécimes coletados foram anestesiados com solução de lidocaína, tiveram o comprimento rostro-cloacal e a massa corpórea registrados, depois foram necropsiados e posteriormente foram fixados em formalina 10%, conservados em álcool 70% e depositados na Coleção de Anfíbios da Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, Paraná, Brasil.

Durante a necropsia para a coleta de helmintos foram examinados pulmões, estômago, intestino delgado, intestino grosso, rins, bexiga, musculatura, gônadas, pele e fígado com auxílio de microscópio estereoscópico. Para cada indivíduo necropsiado, foram obtidos os dados de riqueza, composição e abundância de cada espécie de parasito. Os

helmintos foram preservados em álcool 70%. Para a identificação dos *taxa*, os helmintos foram diafanizados com lactofenol em lâmina temporária para microscopia, e identificados através de morfometria. Depois de identificados, as lâminas foram desmontadas e os helmintos foram depositados no Laboratório de Ecologia Molecular e Parasitologia Evolutiva (LEMPE – UFPR).

2.3 ANÁLISES DE METACOMUNIDADES

Nossas variáveis resposta foram a composição e a riqueza da comunidade componente de parasitos e da infracomunidade. A riqueza da comunidade componente é o número de espécies presente em cada localidade; e a composição é a identidade das espécies de parasito em cada localidade, considerando os dados de abundância, infracomunidade são todos os parasitos dentro de um único indivíduo hospedeiro (Bush *et al.*, 1997). A representação gráfica da composição e abundância de parasitos em cada ponto foram feitas com a função *visweb* do pacote ‘bipartite’ do R (R Core Team, 2020). As abundâncias de parasitos foram padronizadas usando a transformação de Hellinger utilizando a função “*decostand*” do pacote “*vegan*” do programa R (R Core Team, 2020). A padronização de “Hellinger” diminui o efeito de espécies muito abundantes. Avaliamos a similaridade entre as localidades com relação às comunidades componentes de helmintos através do índice de similaridade de Jaccard, que considera a presença de cada taxa de parasito e pelo índice de Bray-Curtis usando como parâmetro a abundância de cada táxon, essas análises foram feitas no pacote com a função *vegdist* no pacote ‘vegan’ (R Core Team, 2020).

As variáveis ambientais locais analisadas foram obtidas através de imagens dos satélites RapidEye (2013) no programa QGIS 2.18 (Quantum G.I.S. 2017). Classificamos e quantificamos as porcentagens de cobertura da paisagem circundante de cada ponto nas categorias “água”, “urbano”, “mata”, “regeneração” e “pastagem”. Também consideremos a localização geográfica de cada ponto, essas variáveis espaciais (Moran’s eigenvector maps= MEM 1 e MEM 2) foram obtidas através dos pacotes *adespatial*, *ade4* e *spdep* do R (R Core Team, 2020). Como variáveis bióticas de cada ponto, analisamos o número de *L. fuscus* coletados, e a riqueza e composição das comunidades locais de anuros. Dados sobre composição e a riqueza das comunidades de anuros em cada local foram cedidas pelo Laboratório de Ecologia de Metacomunidades (LEMet) da Universidade Federal da Integração Latino-Americana (UNILA). Para considerar a matriz de composição das

espécies de anuros em cada local como uma das variáveis preditoras, realizamos uma análise de ordenação multidimensional não métrica (nMDS) e consideramos como valor final o primeiro eixo dessa variável. Consideremos como preditora também o comprimento rostro-cloacal médio dos hospedeiros de cada localidade.

Como as variáveis preditoras estavam em unidades de medida e escalas diferentes (ex: riqueza de anuros foi dada em número de espécies, enquanto o comprimento rostro-cloacal está em centímetros e as variáveis da paisagem estão em hectares), para que essas variáveis pudessem ser comparáveis, foi aplicada a padronização Z (Legendre & Legendre, 2012). Esta padronização faz com que todas as variáveis fiquem dimensionalmente homogêneas, de modo que todas apresentem média igual a zero e desvio padrão igual a um. Após a padronização, eliminamos as variáveis multicolineares (autocorrelações) usando o Fator de inflação da variância ($VIF < 3$) para indicar ausência de colinearidades. Depois dos tratamentos dos dados restaram oito variáveis preditoras, sendo elas: comprimento rostro-cloacal médio, número de hospedeiros coletados, riqueza de hospedeiros, água, mata, regeneração, pastagem e urbano, não restando variáveis multicolineares.

Para descrever as relações espaciais entre as localidades, e obter um conjunto de variáveis espaciais utilizamos a análise de Moran Eigenvector Maps (MEM) (Dray *et al.* 2006). Os preditores espaciais foram obtidos a partir do produto de duas matrizes, uma matriz de ponderação espacial centrada (matriz A) e uma matriz de conectividade entre as localidades (matriz B). Nós utilizamos o método proposto por Bauman *et al.* (2018), o qual testa a importância relativa de diferentes matrizes de conectância e das matrizes de ponderação espacial centrada (matriz A) na geração da matriz da relação espacial entre as localidades. No presente estudo utilizamos dois métodos de pesagem da matriz A (binário sem pesos e a função de ponderação linear) e avaliamos três métodos de obtenção da matriz de conectividade (gráfico de Gabriel, *Minimum spanning tree* e o método baseado na distância). Em seguida, as matrizes resultantes da relação entre as matrizes A e B foram testadas contra as variáveis resposta (riqueza e composição de parasitos) para determinar o melhor método de representação espacial dos dados. Este processo de seleção das variáveis espaciais foi feito com base nos valores de R² ajustado de cada modelo utilizando o método de *forward selection* (Blachet *et al.* 2008; Bauman *et al.* 2018).

Devido às múltiplas comparações realizadas dentro do processo de seleção dos preditores espaciais, os valores de P de cada análise foram corrigidos utilizando a correção de Sidak (Bauman *et al.* 2018). Neste processo selecionamos apenas os MEM positivos.

Como o processo de obtenção das variáveis espaciais consiste em um método de ordenação, os primeiros autovetores espaciais são aqueles que captam as variações que ocorrem em amplas escalas, enquanto os últimos captam as variações que ocorrem em uma escala mais fina. Após a aplicação do método proposto por Bauman *et al.* (2018), verificamos que nenhuma variável espacial foi significativa tanto para a composição de espécies, quanto para a riqueza. Contudo, como o foco deste trabalho é testar predições associadas a teoria de metacomunidades, nós optamos por reter os dois primeiros eixos da ordenação, mesmo que não significativo, para incluirmos nas análises subsequentes algum *proxy* que remeta a dispersão das espécies na metacomunidade. Sendo assim, nas análises subsequentes foram incluídos como vetores espaciais os autovetores MEM 1 e 2.

Para avaliarmos a influência do gradiente ambiental e variação espacial na composição de espécies aplicamos a análise de redundância baseada na distância (dbRDA). Inicialmente, calculamos a dissimilaridade na composição da comunidade componente entre as localidades utilizando o método da diversidade beta padronizada por Raup-Crick (Chase *et al.*, 2011). Este método retira o efeito da amostragem ao criar 999 aleatorizações e comparar o valor da diversidade beta observada com a obtida ao acaso, gerando um valor que varia de -1 à 1, sendo que 0 indica que não houve diferença entre o valor de similaridade e o modelo nulo; 1 indica que a similaridade observada foi menor que a obtida em todas as simulações; -1 indica comunidade completamente mais similar que o acaso. Posteriormente, a matriz com a diversidade beta foi relacionada com as matrizes de variáveis ambientais bióticas e abióticas condicionadas pela matriz espacial através da dbRDA utilizando a função `Capscale` do pacote `Vegan` do R (anova(dbRDA) R Core Team, 2020) com 999 aleatorizações de Monte Carlo para determinar a significância do teste, das variáveis e dos eixos da ordenação.

Para calcular a influência das variáveis preditoras ambientais, espaciais e bióticas no padrão de variação da riqueza de espécies de parasitos na comunidade componente de parasitos utilizamos modelos lineares generalizados (GLM). Criamos dezesseis modelos com todas as combinações possíveis de conjuntos de variáveis: variáveis ambientais locais, espaciais, bióticas e da paisagem, incluindo um modelo global com todas as variáveis, isso nos pacote `vegan`, `dplyr`, `tidyr` e `ggplot2` do R (R Core Team, 2020). Esta análise nos mostra o melhor ou os melhores modelos que explicam a variação espacial na riqueza de parasitos com base nos valores do Critério de Informação de Akaike (AIC) e com base no peso dos modelos (Akaike weights) analisado através do pacote `bbmle` do R (R Core Team, 2020). Quanto menor o valor de AIC melhor é o ajuste do modelo para explicar a variação na variável resposta. Quando a diferença do melhor modelo para os demais modelos é

superior a dois, isso indica que apenas o melhor modelo é adequado para explicar a variação, quando a diferença entre dois ou mais modelos é inferior a dois, esses modelos são igualmente preditivos da variação na riqueza.

Considerando o melhor modelo, que reuniu o melhor conjunto de variáveis selecionado com base nos valores de Akaike, nós aplicamos as variáveis deste modelo à análise de Partição Hierárquica (PH) (Chevan & Sutherland, 1991). A PH avalia o efeito de cada variável isoladamente (i) e da interação entre as variáveis (j) na variação da riqueza. A PH, com base em 999 aleatorizações, gera um valor de Z-score, o qual é significativo quando o valor é superior a 1,65. De maneira geral, usamos a GLM para selecionar o melhor modelo e a PH para avaliar o efeito das variáveis do melhor modelo na riqueza de parasitos. Fizemos o teste de normalidade para a riqueza de infracomunidades e para a riqueza da comunidade componente (Shapiro-Wilk), a riqueza da comunidade componente foi normal ($p=0.3335$) (figura 2). A análise da PH foi feita no pacote *hier.part* (Walsh & Mac Nally, 2004) do R (R Core Team, 2020).

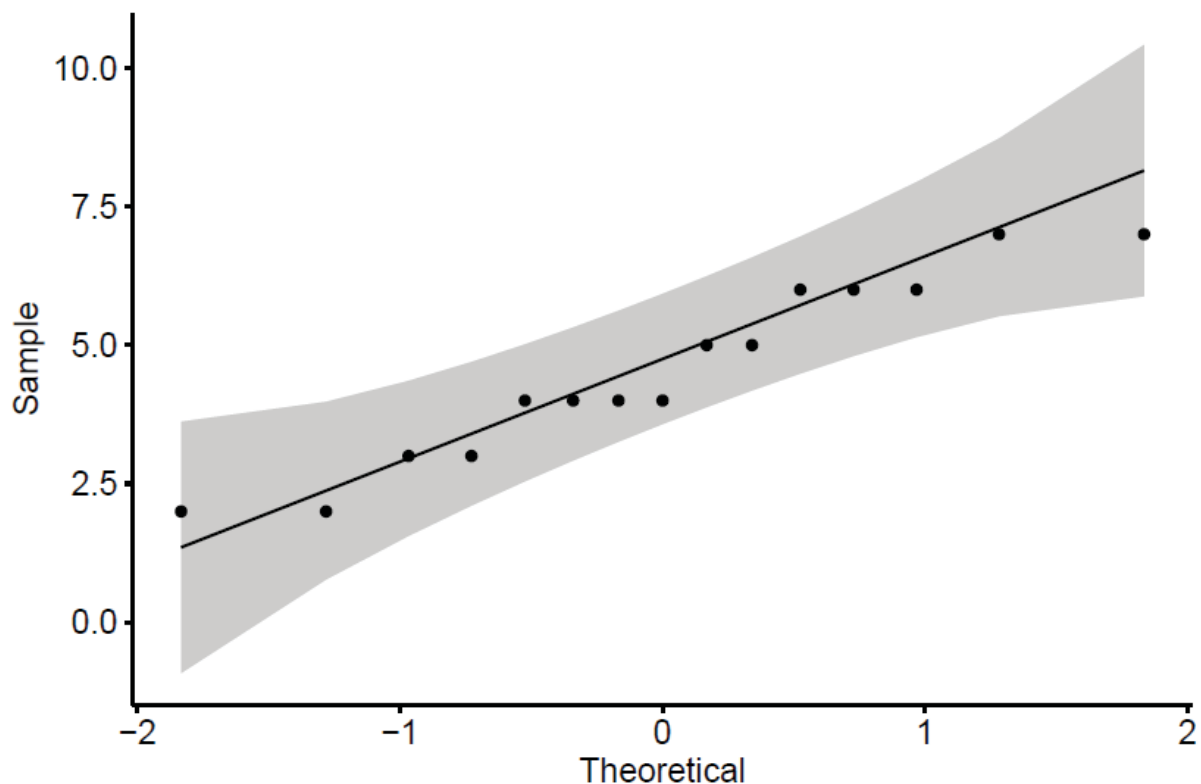


Figura 2: Teste de normalidade *Shapiro-Wilk* para a riqueza da comunidade componente de helmintos de *L. fuscus* provenientes de 15 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo em Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil

3 RESULTADOS

3.1 FAUNA REGIONAL DE PARASITOS

Coletamos um total de 185 espécimes de *L. fuscus* nas 25 localidades, 93,5% deles estavam parasitados por ao menos um dos 15 taxa de parasitos encontrados (Tabela 4). A riqueza média das infracomunidades foi de $1,53 \pm 0,58$ (1 - 3,25), e a riqueza média da comunidade componente foi de $3,48 \pm 1,94$ (1 - 7). Foram 7.643 parasitos coletados, em média 41 parasitos por hospedeiro.

Todos os parasitos encontrados pertencem ao filo Nematoda, e a família mais representativa foi Cosmocercidae com seis espécies de parasitos (*Aplectana elenae*, *Aplectana membranosa*, *Aplectana meridionalis*, *Cosmocerca parva*, *Cosmocerca podicipinus*, *Cosmocerca uruguayensis*, *Cosmocerca* sp., Cosmocercidae gen. sp.), encontradas no trato intestinal dos anuros. Também encontramos representantes das famílias Atractidae (*Schrankiana formosula*, *Schrankiana fuscus*), Kathlaniidae (*Oxyascaris caudacutus*), Physalopteridae (*Physaloptera* sp.) e Rhabdiasidae (*Rhabdias breviensis*). Alguns espécimes cuja identificação não foi possível devido ao estágio larval com poucas características morfológicas de valor taxonômico, foram identificados a nível de gênero (ex. *Physaloptera* sp.) ou separados por morfotipo.

O parasito com maior prevalência foi *Cosmocerca parva* (56,22%) (Tabela 4). Os taxa com menor prevalência foram: *Aplectana elenae*. (2 indivíduos no intestino grosso); larva morfo 1 (10 cistos no estômago); larva morfo 3 (30 indivíduos no pulmão); *Rhabdias breviensis* (1 indivíduo no pulmão); *Schrankiana fuscus* (54 indivíduos no intestino grosso), essas espécies ocorreram em um único indivíduo hospedeiro. *Aplectana membranosa* e *Schrankiana formosula* foram os mais abundantes com 3539 indivíduos e 2975 indivíduos respectivamente e também ocorreram com maior intensidade média de infecção nos anuros estudados (117,97 e 64,67 respectivamente).

Tabela 4. Parasitos associados ao anuro *Leptodactylus fuscus* (n=185) provenientes de 25 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo em Foz do Iguaçu, Brasil

Espécie	Número de hospedeiros infectados	prevalência	Intensidade média (amplitude)	local de infecção	n de parasitos
<i>Aplectana membranosa</i>	30	16,22%	117,97 (1-267)	IG e ID	3539
<i>Aplectana meridionalis</i>	45	24,32%	6,09 (1-30)	IG e ID	274
<i>Aplectana elenae</i>	1	0,54%	2,00 (0)	IG	2
<i>Cosmocerca parva</i>	104	56,22%	3,59 (1-14)	IG e ID	373
<i>Cosmocerca podicipinus</i>	3	1,62%	4,00 (3-5)	IG	12
Cosmocercidae gen. sp.	4	2,16%	1,75 (1-3)	IG, ID e E	7
<i>Cosmocerca uruguayensis</i>	6	3,24%	2,67 (1-5)	IG e ID	16
<i>Oxyascaris caudacutus</i>	19	10,27%	1,89 (1-4)	IG e ID	36
<i>Physaloptera sp**</i>	16	8,65%	3,56 (1-29)	E	57
<i>Rhabdias breviensis</i>	1	0,54%	1,00 (0)	P	1
<i>Schrankiana formosula</i>	46	24,86%	64,67 (1-302)	IG e ID	2975
<i>Schrankiana fuscus</i>	1	0,54%	54,00 (0)	IG	54
Nematoda morfotipo 1*	1	0,54%	10,00 (0)	E	10
Nematoda morfotipo 2*	5	2,70%	2,40 (1-7)	IG e E	19
Nematoda morfotipo 3*	1	0,54%	30,00 (0)	P	30

Intestino Grosso (IG); Intestino Delgado (ID); Estômago (E) e Pulmão (P); *parasitos encontrados em estágio larval

3.2 METACOMUNIDADES

Identificamos uma riqueza total de 15 taxa de parasitos considerando toda a metacomunidade. As comunidades componentes com maior riqueza foram R7 e U7, cada um com 7 taxa de parasitos, em seguida R4, U1 e U8, com 6 taxa cada (Tabela 5). As localidades com maior abundância média de parasitos foram U7 e U8 (Tabela 5), estão imersas em matriz urbana, ao redor de U7 encontramos 87% do solo impermeabilizado (Figura 1C), em U8 o solo urbano passa de 93% e, diferente das demais localidades não possuem influência rural. As localidades que apresentaram menor abundância média de

parasitos foram R2 e R5 (figura 1B), ambos distantes das áreas urbanas mais próximas, com 74% e 89% de uso de solo rural no entorno, respectivamente. A riqueza média das áreas rurais foi $4,57 \pm 1,50$ (2 - 7), a riqueza média das áreas urbanas foi $4,5 \pm 1,66$ (2 - 7).

A abundância média foi $9,1 \pm 63,9$ (3,1 - 225,8) considerando todas as localidades, a abundância média das localidades rurais foi $8 \pm 21,2$ (3,1 - 61,5), a abundância média das localidades urbanas foi $16,7 \pm 79,68$ (5,4 - 225,8). O número médio de parasitos por localidade foi $101 \pm 768,66$ (28 - 2788), sendo que nas localidades rurais foi $101 \pm 304,4$ (28 - 923), e nas localidades urbanas foi $154,5 \pm 964,8$ (43 - 2788). Não houveram taxa de parasitos exclusivos de ambiente urbano ou rural, com exceção dos taxa: *Aplectana elenae* (R), Nematoda larva morfo 1 (U), Nematoda larva morfo 3 (U), *Rhabdias breviensis* (U) e *Schrankiana fuscus* (R) que ocorreram em um único hospedeiro, e, portanto, em uma única localidade cada um, todos com 0,54% de prevalência. *Aplectana membranosa* e *Schrankiana formosula* apresentaram os maiores valores médios de intensidade de infecção em U8 (Tabela 6), embora observamos indivíduos com intensidade parasitária maior de *A. membranosa* em U7. *Cosmocerca parva* que foi o parasito com maior prevalência na média de todas as localidades alcançou uma prevalência máxima de 88,89% em R7, a prevalência mínima de *C. parva* aconteceu em U7 (5,88%) e U8 foi a única localidade onde essa espécie não ocorreu. A espécie mais amplamente distribuída foi *Cosmocerca parva* ocorrendo em 14 das 15 localidades, seguido por *Aplectana meridionalis* ocorrendo em 13 localidades (Figura 3).

Tabela 5: Parâmetros das comunidades componentes de *L. fuscus* provenientes de 15 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo em Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil

Localidade	n de hospedeiros	riqueza	n de parasitos	abundância média total	riqueza média das infracomunidades
R1	10	4	136	13,6	1,4 (1-2)
R2	9	4	28	3,1	1,11 (1-2)
R3	9	2	72	8	1,22 (1-2)
R4	15	6	923	61,5	1,33 (1-3)
R5	15	4	79	5,3	1,14 (1-2)
R6	11	5	476	43,3	1,36 (1-2)
R7	18	7	101	5,6	1,33 (1-2)
U1	9	6	639	71	2,44 (1-3)
U2	9	4	218	24,2	1,38 (1-3)
U3	8	3	43	5,4	1,75 (1-2)
U4	8	2	63	7,9	1,25 (1-3)
U5	10	3	91	9,1	1,5 (1-4)
U6	9	4	51	5,7	2 (1-2)
U7	17	7	2788	164	2,24 (1-5)
U8	8	6	1806	225,8	3,25 (2-5)

Entre parênteses a amplitude (quantidade de *taxa* encontrados no indivíduo menos parasitado e no mais parasitado).

Tabela 6: Prevalência (P) e Intensidade média de infecção (Im e respectivos valores de amplitude entre parênteses) de *Leptodactylus fuscus* provenientes de 15 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo em Foz do Iguaçu, Brasil.

Espécie	Local	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	U1	U6	U2	U3	U4	U5	U7	U8
<i>Aplectana membranosa</i>	P		11,1								12,5				88,2	87,5
	Im		2								2				150 (1-267)	182,14 (1-250)
<i>Aplectana meridionalis</i>	P	10	11,1	44,4	6,7	60	9,1	16,7	22,2	44,4	62,5	20	33,3	11,8		
	Im	2	6	13 (5-30)	3	4,55 (1-6)	30	(2-11) 5,6	(2-14)	4,5 (4-5)	5,4 (1-10)	3,5	3	(2-4)		
<i>Aplectana elenae</i>	P							2								
<i>Nematoda larva morfo1</i>	Im															12,5 10
<i>Cosmocerca parva</i>	P	80	33,3	55,6	26,7	33,3	27,3	88,9	55,6	66,7	75	75	80	77,8	5,9	
	Im	5,87 (1-14)	1,66 (1-3)	4 (1-7)	2,75 (2-5)	4 (1-8)	3,66 (2-7)	3,77 (1-9)	2,8 (1-6)	2,8 (1-6)	3,5 (2-5)	3,5 (1-3)	5,37 (1-12)	2,85 (1-5)	5	
<i>Cosmocerca podicipinus</i>	P						9,1	5,6						11,1		
	Im						5	4						3		
Cosmocercoidea	P					6,7			11,1						5,9	12,5
	Im					2			1						1	3
<i>Cosmocerca uruguayensis</i>	P	10								11,1						
	Im	2						5,6	1	11,1						
<i>Nematoda larva morfo2</i>	P				6,7		1,8									12,5
	Im				6		2,5 (1-3)									7
<i>Nematoda larva morfo3</i>	P								11,1							
	Im								30							

Espécie	Local	R1	R2	R3	R4	R5	R6	R7	U1	U2	U3	U4	U5	U7	U8
<i>Oxyascaris</i>	P													58,8	87,5
<i>caudacutus</i>	Im													2,1 (1-4)	2,14 (1-3)
<i>Physaloptera</i>	P				26,7			5,6	33,3			40	22,2		
sp.	Im				1,25 (1-2)			1	2,66 (1-4)			10,25 (1-29)	1,5 (1-2)		
<i>Rhabdias</i>	P													5,9	
<i>breviensis</i>	Im													1	
<i>Schrankiana</i>	P	20	22,2		60	6,7	45,5	5,6	55,6	11,1	25		11,1	29,4	37,5
<i>formosula</i>	Im	42,5 (10-63)	7,5 (7-8)		98,55 (2-188)	16	85 (10-190)	1	113,2 (1-177)	177	1,5 (1-2)		16	100,8 (2-221)	165,33 (3-302)
<i>Schrankiana</i>	P				6,7										
<i>fuscus</i>	Im				54										

A espécie presente em mais comunidades foi *Cosmocerca parva*, presente em 14 das 15 comunidades componentes de *L. fuscus*, seguida por *Aplectana meridionalis* que ocorreu em 13 comunidades, essas foram também as espécies mais abundantes (Figura 3). Os taxa menos compartilhados foram *Oxyascaris caudacutus*, presente nas comunidades U7 e U8, seguidos por *Aplectana elenae* (R7), larva morfo 1 (U8), larva morfo 3 (U1), *Rhabdias breviensis* (U7) e *Schrankiana fuscus* (R4) que ocorreram em uma única comunidade. Baseado na presença dos taxa na comunidade de helmintos, as comunidades mais similares foram R4 e U1; U7 e U8; R1, R7 e U6; R5 e U1, que compartilharam entre si 4 espécies, U1 e U5, que ficam somente a 700 metros de distância um do outro compartilharam quatro espécies também. O índice de similaridade de Jaccard agrupou as comunidades R2, R6 e R4 (figura 4), que são locais próximos geograficamente, os quais estão a menos de 3 Km de distância um do outro, já o índice de dissimilaridade de Bray-Curtis (figura 5), que considera a abundância das espécies, apresentou um agrupamento das localidades rurais ao centro. Apesar da aparente variação espacial na composição de espécies nas comunidades componentes locais, a análise de dbRDA mostrou que nem os fatores espaciais, ambientais locais e da paisagem circundante influenciaram na composição de espécies de parasitos das comunidades componentes (modelo df = 8; F= 0,9272; P = 0, 641).

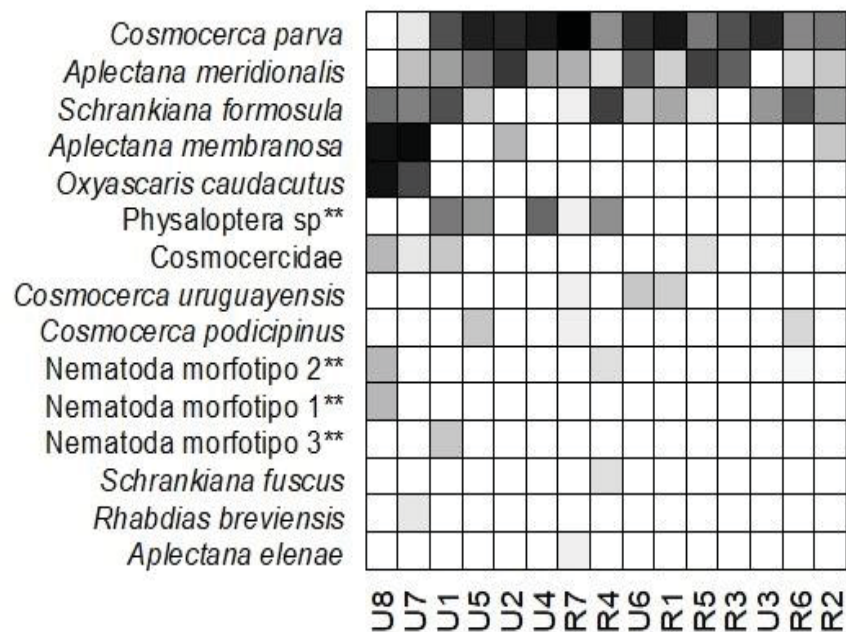


Figura 3- Distribuição espacial da abundância dos 15 taxa de parasitos de *Leptodactylus fuscus* nas 15 comunidades componentes amostradas na região de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. Os quadrados preenchidos indicam a presença do parasito na localidade, a cor mais escura indica maior abundância

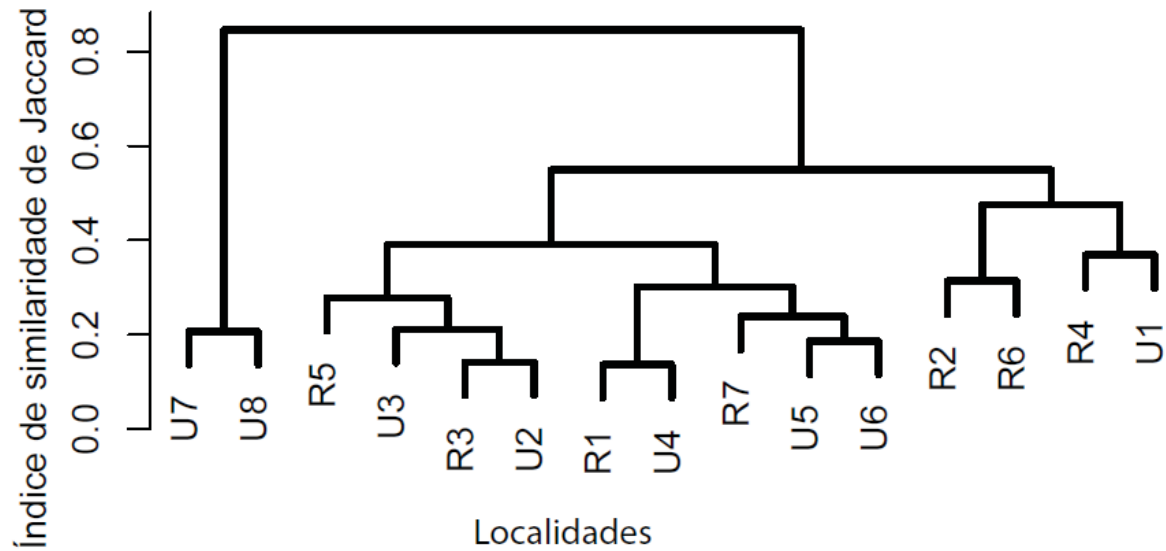


Figura 4 - Similaridade na composição das comunidades componentes baseado na presença das espécies de helmintos de *L. fuscus* provenientes de 15 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo na região de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. índice de Jaccard com 999 aleatorizações, significância: 0,036; Mantel r: 0,2762

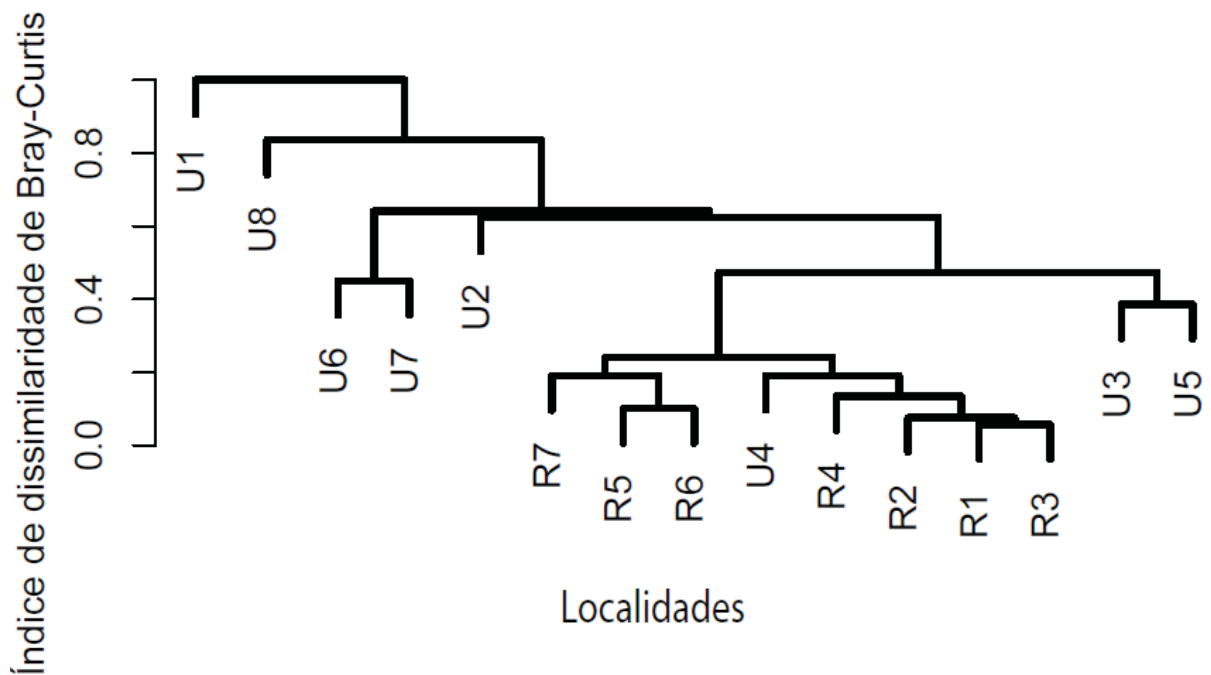


Figura 5 - Similaridade na composição das comunidades componentes baseada na abundância de helmintos de *L. fuscus* provenientes de 15 localidades em um gradiente de diferentes usos de solo na região de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. índice de Bray-Curtis com 999 aleatorizações, significância: 0.02; Mantel r: 0.3362

Quando consideramos a variação espacial na riqueza de espécies de parasitos da metacomunidade, verificamos que a riqueza de parasitos pode ser explicada pelo modelo que incluiu somente as variáveis locais (número de anfíbios coletados e riqueza de hospedeiros no local como variáveis preditoras (figura 6). Esse modelo teve peso de 0.664 (próximo de 70%) (Tabela 7). A Partição Hierárquica mostrou o efeito combinado das duas variáveis (-0.041), o efeito independente da riqueza de anuros no local (0.041) e o efeito independente do número de hospedeiros coletado (0.45), atribuindo à variável número de hospedeiros coletados um valor significativo (z.score = 4.18), ou seja, quanto maior o número de hospedeiros coletados na comunidade componente, maior a riqueza de parasitos encontrados. O número de hospedeiros coletados explicou 45% da variação da riqueza da comunidade componente de parasitos.

Tabela 7: Modelos Lineares Generalizados (GLM) para riqueza da comunidade componente com todas as combinações de conjuntos de variáveis: ambientais locais (paisagem circundante = Água, urbano, mata, regeneração e pastagem), espaciais (Moran's eigenvector maps= MEM 1 e MEM 2), bióticas (Comprimento rostro-cloacal médio = crc_med) e Variáveis locais (Número de hospedeiros coletados = n_hosp; Riqueza de anuros = riq_anf) das 15 localidades amostrada na região de de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil. ; Critério de informação de Akaike (dAICc); p é a significância do modelo; 1 é o modelo global; 16 é o modelo nulo.

Modelo	Variáveis	dAICc	p%
1	crc_med + n_hosp + riq_anf + % água + % urbano + % mata + % regeneração + % pastagem + MEM	6.9	21
2	crc_med + n_hosp + riq_anf + água + urbano + mata + regeneração + pastagem	7.0	20
3	crc_med + n_hosp + riq_anf + MEM	8.1	12
4	crc_med + água + urbano + mata + regeneração + pastagem + MEM	7.7	14
5	riq_anf + água + urbano + mata + regeneração + pastagem	6.7	23
6	crc_med + n_hosp + riq_anf	5.2	50
7	crc_med + água + urbano + mata + regeneração + pastagem + MEM	7.1	19
8	crc_med + MEM	7.8	14
9	n_hosp + riq_anf + água + urbano + mata + regeneração + pastagem	7.0	20
10	n_hosp + MEM	7.9	13
11	água + urbano + mata + regeneração + pastagem + MEM	7.8	13
12	crc_med	inf	<0.001
13	n_hosp + riq_anf	0.0	665
14	água + urbano + mata + regeneração + pastagem	7.3	17
15	MEM	3.8	99
16	Intercepto	28.0	<0.001

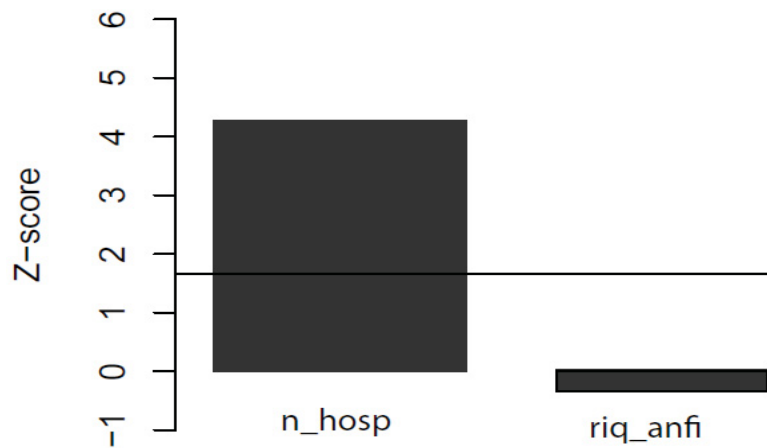


Figura 6: Efeito padronizado (Z-score) das variáveis número de hospedeiros coletados (n_hosp) e riqueza de anuros hospedeiros na localidade amostrada (riq_anfi) na riqueza de espécies da comunidade componente de parasitos de *L. fuscus* de 15 localidades na região de Foz do Iguaçu, oeste do Paraná, Brasil.

4 DISCUSSÃO

Neste estudo inventariamos a fauna de parasitos de *Leptodactylus fuscus* provenientes de diferentes localidades de Foz do Iguaçu, e identificamos 15 taxa de parasitos. Sete dos 15 taxa de parasitos encontrados são novos registros para *L. fuscus*. Esse também foi o primeiro trabalho a examinar os parasitos de *L. fuscus* em um contexto de metacomunidades. Observamos que a composição das metacomunidades de parasitos não foi influenciada pelas variáveis ambientais, espaciais e bióticas. Abordagens baseadas em metacomunidade, como a realizada neste estudo, oferecem o potencial para explorar os papéis interativos da história natural e limitação de dispersão das espécies, composição da comunidade hospedeira e o ambiente abiótico na determinação das distribuições de parasitos (Johnson *et al.*, 2015).

4.1 FAUNA REGIONAL DE PARASITOS

Todos os parasitos encontrados neste trabalho pertencem ao filo Nematoda. No mundo existem pelo menos 40.000 espécies de nematoda, dessas, cerca de 17.000 já foram descritas e classificadas em cerca de 2.271 gêneros e 256 famílias, cerca de 33% dos

gêneros de Nematoda são parasitos de vertebrados (Anderson, 2000). As espécies com ciclo de vida monoxênico (que usam apenas uma espécie de hospedeiro) e transmissão direta são de fato os parasitos mais comuns em anuros, especialmente nos de hábito terrestre como *L. fuscus* (Morais e Silva, 2013; Santos, 2014; Campião *et al.*, 2015). O contato direto com o solo favorece a transmissão desses parasitos que liberam os estágios infectantes (ovos ou larvas) no solo (Camião *et al.*, 2012) e esse foi um dos motivos para termos encontrado uma alta prevalência de Nematoda nas nossas metacomunidades.

Encontramos 15 taxa de parasitos no total, e destes, sete foram reportados pela primeira vez parasitando *L. fuscus*, quatro desses novos registros foram identificados a nível de espécie, são eles: *Aplectana elenae*, *Aplectana meridionalis*, *Cosmocerca uruguayensis* e *Rhabdias breviensis*, que foram incluídos à fauna de *L. fuscus*. A fauna de parasitos desta espécie (Tabela 1) já era relativamente bem estudada, visto que existem 44 registros de parasitos para este hospedeiro.

Dentre os parasitos que encontramos, a maioria pertence a superfamília Cosmocercidae, que é bastante heterogênea e compreende espécies das famílias Atractidae, Kathlaniidae e Cosmocercidae, todas observadas neste estudo. Cosmocercidae são parasitos intestinais de anfíbios e répteis, aqui representada pelos gêneros *Cosmocerca* e *Aplectana*. Cosmocercidae foi a mais representativa, sendo que três dos quatro taxa identificados a nível de espécie como novos registros para *L. fuscus* pertencem a essa família: *Aplectana elenae*, *Aplectana meridionalis*, *Cosmocerca uruguayensis*. A espécie *Aplectana elenae* já havia sido reportada parasitando *Leptodactylus elenae*, *Leptodactylus latrans*, *Rhinella icterica*, *Physalaemus cuvieri* e *Ameerega hahneli* (Camião *et al.*, 2014; Santos, 2014; González e Hamann, 2014; Rebêlo *et al.*, 2020). Esta espécie teve prevalência de 0,54% em *L. fuscus* neste trabalho, o que pode ser uma característica da espécie, já que os outros trabalhos encontraram uma prevalência de 3,33% em *L. latrans*; 1,66% em *R. icterica*; 2,90% em *Ph. cuvieri* e 16,6% em *A. hahneli* (Santos, 2014; Rebêlo *et al.*, 2020). A prevalência em *A. hahneli* parece mais alta, mas foram 2 parasitos em um único hospedeiro, o mesmo que nós encontramos. Prevalência e intensidade de infecção podem variar de acordo com o hospedeiro ou características ambientais, mas ainda assim são consideradas características intrínsecas das espécies de parasitos, de forma que é esperado que uma espécie apresente um padrão previsível nesses parâmetros (Poulin, 2006).

Os hospedeiros conhecidos para *Aplectana meridionalis* são *Ceratophrys americana* (*Odontophrynus americanus*), *Pleurodema borellii*, *Rhinella fernandezae* (Lent e Freitas,

1948; Campião *et al.*, 2014). Santos e Amato (2010) encontraram uma prevalência de 73,33% de *A. meridionalis* em *R. fernandezae*, enquanto nós encontramos uma prevalência de 24,32%. Os resultados reportados por estes trabalhos (Lent e Freitas, 1948; Santos e Amato, 2010; Campião *et al.*, 2014) também parecem indicar que *A. meridionalis* ocorre com maior frequência em hospedeiros com maior tamanho corporal, visto que foi observado uma relação entre a prevalência deste parasito e o comprimento do hospedeiro. *A. meridionalis* esteve presente em 13 das 15 localidades sendo o segundo *taxa* mais compartilhado entre as comunidades no nosso trabalho.

Cosmocerca uruguayensis, outro parasito da família Cosmocercidae, já foi reportado parasitando *Ceratophrys americana* (*Odontophrynus americanus*) na Venezuela e Uruguay (Lent e Freitas, 1948; Campião *et al.*, 2014). Nós o encontramos em 3 localidades próximas, R1, R7 e U6, que ficam a uma distância máxima de 6,5 Km uma da outra. Outras três localidades onde *C.uruguayensis* foi encontrado não entraram nas análises de metacomunidades, por não terem atingido o esforço amostral determinado, são eles V2, V5 e V7, com exceção de V2, todos estão muito próximos. A prevalência total de *C. uruguayensis* nesse estudo foi de 3,24%, nada foi encontrado nos trabalhos anteriores sobre prevalência ou abundância de *C. uruguayensis*, de modo que não podemos inferir se essa baixa prevalência é uma característica da espécie ou resultado de outros fatores ecológicos.

Cosmocerca parva foi o parasito com maior prevalência (infectou 56,22% dos hospedeiros e esteve presente em 14 das 15 localidades), que pode estar relacionado a capacidade de dispersão e baixa especificidade deste parasito. Esta espécie é considerada generalista, e já foi reportada anteriormente em mais de 50 espécies de hospedeiros de diferentes famílias (Campião *et al.* 2014). Observamos que este parasito não ocorreu na localidade U8 e ocorreu em apenas um indivíduo em U7, que foram as duas localidades de maior abundância de parasitos, isso pode ser consequência de algum processo de *trade-off* entre capacidade de competição e de dispersão (Tilman *et al.*, 1994; Strauss *et al.* 2019).

Ainda na superfamília Cosmocercoidea, as espécies de *Schrankiana* (Atractidae) são comumente encontradas em anfíbios, répteis, mamíferos e peixes. Uma peculiaridade da família é que os ovos eclodem no útero e as larvas se desenvolvem para o terceiro estágio ainda no útero da mãe. Larvas de terceiro estágio autoinfectam o hospedeiro, a qual é, geralmente, acompanhada por altas intensidades, baixa patogenicidade e grande abundância de formas larvais. Além disso, os nematóides auto-infecciosos geralmente ocupam órgãos amplos no hospedeiro. A transmissão deles de hospedeiro para hospedeiro ainda não é completamente compreendida (Anderson, 2000). *Schrankiana formosula* já foi

reportado parasitando os anuros *Leptodactylus chaquensis*, *Leptodactylus fragilis*, *Leptodactylus fuscus*, e *Phyllomedusa azurea* (Goldberg *et al.*, 2013; Campião *et al.*, 2014; Lins, 2016). Neste estudo, *Schrankiana formosula* esteve presente em 12 das 15 localidades, com intensidade média de 65 helmintos por hospedeiro infectado, totalizando 2975 indivíduos. Esses resultados são semelhantes aos de Lins (2016), que encontrou uma intensidade média de 59 para *Schrankiana formosulana* Caatinga, 67 no Cerrado e 58 no Pantanal.

Aplectana membranosa já foi reportado em *Leptodactylus latrans*, *Leptodactylus ocellatus*, *Ceratophrys americana* (*Odontophrynus americanus*) e *Proceratophrys aridus* (Miranda, 1916; Lent e Freitas, 1948; Campião *et al.*, 2016a; de Souza Silva *et al.*, 2020), são parasitos intestinais de répteis e anfíbios, as fêmeas desta família produzem ovos que podem eclodir ainda no útero, ou, em algumas espécies, eles eclodem fora do hospedeiro e a larva pode infectar o hospedeiro por via oral ou penetração da pele, essa última favorecida pelo hábito de vida terrestre do hospedeiro (Anderson, 2000; de Souza Silva *et al.*, 2020). Em conjunto, esses resultados semelhantes em diferentes localidades sugerem que intensidade de infecção é um parâmetro intrínseco de *A. membranosa* e *S. formosula* em *L. fuscus*, e não uma resposta ambiental. Lins (2016) reporta uma intensidade média de infecção de 126,2 para *Aplectana membranosa* (*Cosmocercidae*) em *Leptodactylus fuscus* da Caatinga, semelhante ao que observamos (118). Poulin (2006) sugere que intensidade e abundância de infecção são características da espécie de parasito. A alta taxa de reprodução com grande quantidade de ovos de *Aplectana membranosa* e a autoinfecção realizada por *Schrankiana formosula* podem explicar a alta intensidade de infecção desses dois taxa.

Oxyascaris caudacutus foi único parasito da família Kathlaniidae, ainda dentro da superfamília Cosmocercoidea. Esta espécie já foi reportada parasitando *Leptodactylus fuscus* (= *Leptodactylus sibilatrix*), além de *Leptodactylus mystaceus*, *Scinax acuminatus*, *Pithecopus nordestinus*, *Scinax fuscovarius* e *Scinax nasicus* (Gonzalez e Hamann, 2008; Gonzalez e Hamann, 2015; Campião *et al.*, 2014; de Sena *et al.*, 2018). Pouco se sabe sobre a transmissão de parasitos pertencentes a Kathlaniidae, possivelmente estes se desenvolvem para o terceiro estágio larval fora do hospedeiro, e então invadem invertebrados que servem como hospedeiros paratênicos. Supomos que a baixa prevalência pode ser característica intrínseca dessa espécie, de Sena *et al.* (2018) encontrou prevalência de 9,1% para *O. caudacutus*, Gonzalez e Hamann (2008) encontraram prevalência de 12% e nosso trabalho registrou prevalência de 10,27%, ocorrendo unicamente nas duas localidades de maior abundância, U7 e U8.

Dentre as poucas espécies de parasitos encontrados no estômago estão os espécimes de *Physaloptera* que foram encontrados firmemente ligados a mucosa gástrica. Esses parasitos ocorrem principalmente no estômago de répteis, pássaros, mamíferos e, raramente, anfíbios e peixes. A larva de terceiro estágio depende da presença de comida abundante no estômago do hospedeiro para se desenvolver, mas é possível que o parasito permaneça por longos períodos em terceiro estágio fixado na mucosa gástrica, a infecção ocorre pela ingestão do inseto contendo a larva infectante que vai se fixar na mucosa gástrica (Anderson, 2000). Todos os espécimes de *Physaloptera* que encontramos estavam em estágio larval, o que impediu a identificação da espécie. *L. fuscus* é um hospedeiro paratênico para este parasito. A ocorrência de *Physaloptera* em locais afastados pode ser reflexo da dispersão facilitada por insetos, enquanto a baixa prevalência (8,65%) pode resultar de vários fatores como preferência por outros hospedeiros ou fatores ecológicos, *Physaloptera* foi o único *táxon* que possui ciclo de vida heteroxeno encontrado neste trabalho.

A família Rhabdiasidae é composta de parasitos pulmonares de répteis e anfíbios. A infecção pode ocorrer pela ingestão de larvas que se fixam em invertebrados, normalmente insetos, ou a larva pode realizar penetração ativa da pele em contato com o solo (Anderson, 2000; Langford e Janovy, 2009; da Silva *et al.* 2019; Oliveira-Souza *et al.* 2020). do Nascimento *et al.* (2013) sugeriram que *Rhabdias breviensis*, encontradas neste estudo, geralmente estão associadas a hospedeiros próximos filogeneticamente. No entanto, Müller *et al.* (2018) e de Souza Silva *et al.* (2020) à consideram generalista, presente em outras 3 famílias de anuros (Bufonidae, Odontophrynidae, e Hylidae, além de Leptodactylidae), Müller *et al.* (2018) sugerem ainda que *Rhabdias breviensis* é um complexo de espécies dividido em duas linhagens. Este trabalho representa o primeiro registro de *R. breviensis* em *L. fuscus*, também expandimos sua distribuição espacial para o estado do Paraná.

4.2 METACOMUNIDADES

Os padrões e processos que atuam nas comunidades dependem da escala espacial abordada, e uma vez que não existe escala natural para o estudo de metacomunidades, a escolha da escala depende da pergunta a ser respondida. Nesse sentido, analisar os padrões de metacomunidades em um contexto parasito-hospedeiro acrescenta outros níveis de complexidade. Em escala individual, o hospedeiro é o habitat imediato das comunidades de parasitos, mas ao analisar a comunidade componente, ou seja, a população hospedeira,

é importante considerar também as variáveis bióticas e abióticas que estão mediando as interações (Esch *et al.*, 1990; Kennedy e Bush, 1994; Morand *et al.*, 2015; Poulin, 2011).

Nós separamos as variáveis que poderiam influenciar a composição das metacomunidades em variáveis espaciais, ambientais locais e da paisagem circundante. Do ponto de vista do parasito, hospedeiros individuais representam uma mancha de habitat transitória, a população hospedeira, portanto, representa uma metacomunidade de parasitos (uma comunidade componente). Essa comunidade componente persiste porque os parasitos são transmitidos de indivíduos infectados para não infectados. Esta metacomunidade em pequena escala é muitas vezes aninhada dentro de uma metacomunidade maior que é uma assembleia de muitas populações distintas de hospedeiros. Em qualquer escala espacial, para colonizar um dado local os parasitos devem se dispersar entre as manchas (indivíduos hospedeiros ou populações) e persistir dentro dessas manchas por tempo suficiente para se reproduzir, gerando descendentes capazes de dispersar novamente. Esses processos de dispersão e persistência devem depender das características do habitat, e de características fisiológicas, comportamentais e morfológicas intrínsecas do parasito. No sistema parasito-hospedeiro, essa combinação de dispersão e persistência equivalem a filtros de encontro e compatibilidade que vão permear a composição das metacomunidades (Barbosa e Silva, 2009; Almeida *et al.*, 2013; Corrêa Filho *et al.*, 2013; Johnson *et al.*, 2015; Heard *et al.*, 2015; Bolnick *et al.*, 2020).

A dispersão das espécies está, geralmente, relacionada a variáveis espaciais, mas neste trabalho essas variáveis não foram significativas para a composição das comunidades. Metacomunidades não são sistemas fechados, a capacidade de dispersão varia entre as espécies, de modo que, uma paisagem que funciona como metacomunidade para um grupo de espécies com baixa capacidade de dispersão pode ser uma comunidade local para outro grupo com alta capacidade de dispersão (Braga *et al.*, 2017). As paisagens suportam uma série de comunidades ecológicas conectadas por dispersão, a teoria da metacomunidade liga as interações nas escalas locais e regionais, esta estrutura é relevante para comunidades de parasitos que se dispersam entre os indivíduos hospedeiros ou entre localidades. Abordagens baseadas em metacomunidade oferecem o potencial para explorar os papéis interativos da história evolutiva, limitação de dispersão, composição da comunidade hospedeira e o ambiente abiótico na determinação das distribuições de parasitos (Johnson *et al.*, 2015).

Variáveis espaciais, tais como a distância geográfica entre as manchas de habitat, conectividade e permeabilidade da matriz, influenciam distintamente a dispersão dos

indivíduos das espécies que compõem a metacomunidade. De maneira geral, espera-se que manchas de habitat mais próximas tenham comunidades mais similares, o que não aconteceu, a conectividade e permeabilidade da matriz atuam de forma semelhante, manchas menos isoladas e com matriz mais permeável tendem a ser mais similares (Poulin e Morand, 1999; Poulin, 2003; Borthagaray *et al.*, 2015). Se a distância geográfica limita a dispersão entre os fragmentos de habitat, mudanças ambientais, como a fragmentação de habitat, podem interferir nas dinâmicas das metacomunidades, alterando sua composição e estruturação. (Esch *et al.*, 1990; Ferreira & Angelini, 2011; Chase *et al.*, 2020). Variáveis espaciais e ambientais são amplamente reconhecidas por afetarem significativamente a composição de metacomunidades (Provete *et al.* 2014; Cottenie, 2005; Bolnick *et al.*, 2020; Chase *et al.*, 2020). Entretanto, trabalhos como o de Campião *et al.* (2010), e Corrêa Filho (2013) relatam casos em que as paisagens locais foram mais relevantes que a proximidade e conectividade entre as localidades. A ausência de correlação espacial nos sugere que outros fatores foram mais importantes na determinação da composição das metacomunidades. Uma vez que o hospedeiro foi encontrado em todas as localidades, ele pode ter servido também como agente de dispersão dos parasitos, amenizando assim as barreiras espaciais.

A composição das metacomunidades não foi explicada por nenhuma das variáveis analisadas, nem ambientais, nem espaciais e nem bióticas, uma das possíveis explicações é o fato de termos analisado as metacomunidades de parasitos somente no hospedeiro *L. fuscus*. Sobrinho (2017) encontrou na estrutura da comunidade de parasitos uma relação com a identidade da espécie hospedeira e não com outras características testadas como comprimento do corpo d'água e sua distância da borda da floresta, já que estudamos uma única espécie hospedeira, os parasitos podem não perceber as diferenças ambientais que analisamos, devido a homeostase no interior do hospedeiro que minimiza as diferenças que poderiam causar impacto nas comunidades parasitas. Assim, a tolerância dos parasitos poderia também ser explicada pela tolerância do hospedeiro ao ambiente.

A tolerância ambiental dos parasitos é um fator a ser considerado ao estudar a composição das metacomunidades, se as tolerâncias ambientais específicas da espécie determinam os limites de alcance das espécies, a metacomunidade provavelmente irá evidenciar a perda de espécies estocásticas (Presley *et al.*, 2010). É comumente reportado que as espécies de uma mesma comunidade respondem de forma diferente as variáveis ambientais, esse padrão pode ser explicado pelos distintos limites de tolerância das espécies (Esch *et al.*, 1990; Ceron *et al.*, 2020), limites que não foram abordados neste trabalho. A hipótese de que os parasitos respondem de maneira independente ao gradiente

ambiental é apoiada por Leibold & Mikkelsen (2002), Presley *et al.* (2010), Dallas & Presley (2014) e Braga *et al.* (2017). Os parasitos podem responder a outras variáveis que não foram amostradas neste trabalho, como tamanho populacional (Bolnick *et al.*, 2020; Chase *et al.*, 2020), tamanho da área de vida (Dallas e Presley, 2014; Moll *et al.*, 2020; Cardoso *et al.* 2020), isso geraria um padrão aleatório na composição das comunidades, como o que foi encontrado neste trabalho.

As fases de desenvolvimento que ocorrem fora do hospedeiro têm uma tolerância fisiológica limitada às condições físicas e químicas do meio ambiente (Campião *et al.*, 2012). Suzán *et al.* (2015) colocam a tolerância a condições ecológicas junto com mecanismos estocásticos moldando a diversidade de hospedeiros e a prevalência de doenças infecciosas em uma metacomunidade. A tolerância do parasito pode estar relacionada também ao hábito de vida do hospedeiro, McKenzie (2007) afirma que quanto mais estágios aquáticos o anfíbio hospedeiro tenha em seu desenvolvimento, mais eles são propensos a experimentar mudanças na abundância de parasitos em comparação com anfíbios terrestres. *L. fuscus* tem hábito terrestre, o estágio larval só entra em contato com a água quando ocorrem chuvas fortes que alagam o ninho de espuma ou fazem transbordar alguma lagoa próxima (Heyer, 1969; Martins, 1988; Sugai, *et al.*, 2012.). O hábito terrestre pode ter sido uma das causas da falta de correlação entre as variáveis preditoras e as abundâncias das metacomunidades.

Ainda sobre a tolerância dos parasitos, Pietrock e Marcogliese (2003) falam que no período de máxima infectividade das larvas (fora do hospedeiro) uma concentração normal de tóxicos não é capaz de diminuir sua sobrevivência, freqüentemente, presume-se que os estágios de vida livre dos helmintos parasitas são altamente sensíveis a poluentes, o que nem sempre é o caso, e às vezes altas concentrações de tóxicos são necessárias para causar efeitos na sobrevivência; alternativamente, a sobrevivência pode até ser prolongada na presença de poluentes.

Com relação ao uso do solo, Campião *et al.* (2016b) encontraram comunidades de parasitos similares em diferentes localidades com diferentes usos do solo em termos de prevalência e abundância. A relação entre o uso do solo e a abundância dos parasitos de transmissão direta depende entre outras coisas da densidade de hospedeiros e/ou o desenvolvimento/sobrevivência dos estágios do parasito que acontecem fora do hospedeiro. As associações entre os padrões de uso do solo e a abundância de parasitos podem ser uma resposta dos hospedeiros intermediários, não necessariamente dos anfíbios, às mudanças ambientais associadas ao uso do solo (King *et al.*, 2008; McKenzie, 2007), isso

pode também explicar a falta de correlação entre o uso do solo e as nossas metacomunidades. Nossas metacomunidades, em sua maioria, não dependem de hospedeiros intermediários, mas outros fatores, assim como a tolerância fisiológica, não foram avaliados, como: preferência por hospedeiros, presença de fungos nematófagos, fatores ecológicos ou evolutivos, entre outros que não temos conhecimento (Thieltges *et al.* 2008).

A riqueza da comunidade componente teve 45% da sua variação explicada pelo número de hospedeiros coletados, nenhuma das demais variáveis teve efeito significativo na riqueza, isso ressalta a importância do esforço amostral como um dos determinantes da riqueza de espécies de parasitos (Campião *et al.*, 2015). A riqueza da comunidade componente depende da riqueza das infracomunidades. As infracomunidades são compostas por todos os parasitos dentro de um indivíduo hospedeiro, infracomunidades podem variar de altamente estruturadas à assembleias estocásticas. Infracomunidades são efêmeras, o tempo máximo de vida de uma infracomunidades é o tempo de vida do hospedeiro, a infracomunidade está em constante rotação, novos parasitos são recrutados e antigos morrem o tempo todo, a probabilidade e o jeito que eles são recrutados vai afetar a composição e tamanho das infracomunidades e determinar se elas vão ter uma estrutura previsível ou não. A distribuição dos valores de riqueza infracomunitária só será diferente do esperado pelo acaso se forças como exclusão competitiva e recrutamento não independente de espécies estiverem sendo significativas (Esch *et al.*, 1990; Poulin, 2011, Cardoso *et al.*, 2018; Castro, 2018), de outra forma, ela será aleatória, como nossos resultados parecem indicar.

Como a infracomunidade de parasitos é um subconjunto da comunidade componente, a riqueza máxima da infracomunidade é igual a riqueza da comunidade componente. Comunidade componente é o conjunto de populações de todas as espécies de parasitas que exploram a população hospedeira. As comunidades componentes são assembleias de vida mais longa do que qualquer uma de suas infracomunidades. Na teoria, o número máximo de espécies na comunidade componente é igual ao número de espécies na fauna parasitária (Tabela 1), na prática, o nível de saturação fica bem abaixo disso, mas, normalmente, a riqueza máxima ou média das comunidades componentes aumenta com a riqueza da fauna parasitária e é limitada à quantas espécies da fauna parasitária a espécie hospedeira consegue recrutar. Embora a disponibilidade regional de espécies coloque um limite superior na riqueza da comunidade de componente, os processos locais são influências importantes sobre o estabelecimento ou não de uma espécie de parasito. Em geral, as características físicas ou biológicas do habitat, combinadas com vários eventos

históricos que levam a ganhos ou perdas de espécies de parasitas, irão determinar a riqueza local de espécies de parasitos e moldar a evolução das comunidades componentes (Esch *et al.*, 1990; Poulin, 2011; Cisneros *et al.*, 2015). A riqueza média das infracomunidades foi de $1,38 \pm 0,57$ (1,11 - 3,25) e não teve distribuição normal, portanto, não pudemos inferir a significância das variáveis preditoras na distribuição das riquezas das infracomunidades.

A riqueza de espécies em escala local pode ser influenciada por filtro ambiental e interações entre espécies. As características biológicas dos habitats também podem ser importantes. Por exemplo, a presença de outras espécies hospedeiras pode resultar em uma grande riqueza de espécies de parasitas disponíveis que podem levar a uma comunidade componente mais rica. Frequentemente, há uma relação entre o número de espécies hospedeiras em um habitat e o número de espécies de parasitas (Poulin, 2011). Ebert *et al.* (2001) encontraram relação positiva entre o tamanho da população de hospedeiros e a riqueza de endoparasitos. Populações maiores de hospedeiros abrigam e podem suportar mais espécies e comunidades mais diversas de parasitos do que populações menores (Ebert *et al.*, 2001; Bolnick *et al.*, 2020). A riqueza local de anuros foi uma variável preditora considerada na GLM, que não teve influência significativa na riqueza da comunidade componente.

A duração da comunidade parece ser outro fator importante a ser avaliado, comunidades recentemente fundadas de hospedeiros têm menos espécies de parasitos do que populações mais antigas. Mesmo em um habitat favorável à alta riqueza de espécies, as comunidades componentes exigirão tempo para se desenvolver. Quando as populações hospedeiras são fragmentadas, deslocadas ou introduzidas em novos habitats pelos humanos, as comunidades componentes de parasitas, a princípio, provavelmente são pobres em espécies por muitas razões. Por exemplo, hospedeiros intermediários podem estar ausentes do novo habitat, ou não há número suficiente de indivíduos parasitos acompanhando a população de hospedeiro fundador para permitir que a espécie se mantenha no novo habitat. A comunidade componente pode readquirir essas espécies de parasitas perdidas ao longo do tempo, quando novos indivíduos hospedeiros migram para a população, e também pode ganhar novas espécies de parasitos por meio da troca de hospedeiros com espécies simpátricas. A taxa na qual as espécies de parasitas se juntam à comunidade componente pode ser em parte determinada pelas características do habitat ou da espécie hospedeira, mas o tempo absoluto desde o deslocamento pode ser o fator chave (Esch *et al.*, 1990; Poulin, 2011). Considerar a idade da comunidade deve ser o próximo passo a ser dado no estudo de metacomunidades de parasitos.

5 REFERÊNCIAS

Alizon, S., and van Baalen, M. 2008. Multiple Infections, Immune Dynamics, and the Evolution of Virulence. *The American Naturalist* **172**: E150–E168.

Almeida, R. D. S. 2013. ESTRUTURA DE METACOMUNIDADES DE PEIXES EM UMA MICROBACIA DA MATA ATLÂNTICA. : 49.

Anderson, R. C. 2000. Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission 2nd ed. CABI Pub, Wallingford, Oxon, UK ; New York, NY, 650 p.

Barbosa, J. M., and Silva, S. C. 2009. FILTROS ECOLÓGICOS E COMPETIÇÃO: INFLUÊNCIA NO PADRÃO MORFOLÓGICO FOLIAR. : 3.

Bauman, D. *et al.* 2018. Optimizing the choice of a spatial weighting matrix in eigenvector-based methods. *Ecology* **99**: 2159–2166.

Becker, C. G. *et al.* 2014. Partitioning the net effect of host diversity on an emerging amphibian pathogen. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **281**: 20141796.

Blanchet, F. G. *et al.* 2008. Forward selection of explanatory variables. *Wiley Online Library. Ecology* **89**: 2623–2632.

Bolnick, D. I. *et al.* 2020. Scale-dependent effects of host patch traits on species composition in a stickleback parasite metacommunity. *Ecology*.

Borthagaray, A. I. *et al.* 2015. Disentangling the effects of local and regional processes on biodiversity patterns through taxon-contingent metacommunity network analysis. *Oikos* **124**: 1383–1390.

Braga, C. *et al.* 2017. METACOMUNIDADES: UMA INTRODUÇÃO AOS TERMOS E CONCEITOS. *Oecologia Australis* **21**: 108–118.

Bush, A. O. *et al.* 1997. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis *et al.* Revisited. *The Journal of Parasitology* **83**: 575.

Campião, K. M. 2010. INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS AMBIENTAIS NA COMUNIDADE DE HELMINTOS PARASITAS DE LEPTODACTYLUS PODICIPINUS (ANURA, LEPTODACTYLIDAE) DE LAGOAS DO PANTANAL DA NHECOLÂNDIA, CORUMBÁ, MATO GROSSO DO SUL, BRASIL. : 31.

Campião, K. M. *et al.* 2012. The Effect of Local Environmental Variables on the Helminth Parasite Communities of the Pointedbelly Frog *Leptodactylus podicipinus* from Ponds in the Pantanal Wetlands. *Journal of Parasitology* **98**: 229–235.

Campião, K. M. *et al.* 2014. Checklist of Helminth parasites of Amphibians from South America. *Zootaxa* **3843**: 1.

Campião, K. M. *et al.* 2015. How Many Parasites Species a Frog Might Have? Determinants of Parasite Diversity in South American Anurans. *PLOS ONE* **10**: e0140577.

Campião, K. M. *et al.* 2016a. Helminth Parasites of 11 Anuran Species from the Pantanal Wetland, Brazil. *Comparative Parasitology* **83**: 92–100.

Campião, K. M. *et al.* 2016b. Anuran helminth communities from contrasting nature reserve and pasture sites in the Pantanal wetland, Brazil. *Journal of Helminthology* **91**: 91–96.

Cardoso, T. dos S. *et al.* 2018. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* **27**: 495–504.

Cardoso, T. S. *et al.* 2020. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. *Community Ecology* **21**: 159–170.

Castro, E. E. P. D. 2018. Caracterização morfológica de espécies do gênero *Oswaldocruzia* Travassos, 1917 (Nematoda: Molineidae) em anfíbios (Anura) em diferentes regiões do Brasil.

Chase, J. M. *et al.* 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere* **2**: art24.

Ceron, K. *et al.* 2020. Climatic variables influence the temporal dynamics of an anuran

metacommunity in a nonstationary way. Wiley Online Library. *Ecology and evolution* **10**: 4630–4639.

Chase, J. M. *et al.* 2020. Biodiversity conservation through the lens of metacommunity ecology. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*: 19.

Chevan, A., and Sutherland, M. 1991. Hierarchical partitioning. Taylor & Francis. *The American*

Cisneros, L. M. *et al.* 2015. Season-specific and guild-specific effects of anthropogenic landscape modification on metacommunity structure of tropical bats. Wiley Online Library. *Journal of Animal Ecology* **84**: 373–385.

Corrêa Filho, D. T. 2013. Estruturação de uma metacomunidade de girinos e adultos de anuros no Cerrado : influências ambientais e filogenéticas.

Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics: Meta-analysis of metacommunities. *Ecology Letters* **8**: 1175–1182.

Daszak, P. *et al.* 2003. Infectious disease and amphibian population declines. *Diversity and Distributions* **9**: 141–150.

Dallas, T., and Presley, S. J. 2014. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* **123**: 866–874.

Dray, S. *et al.* 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). Elsevier. *Ecological modelling* **196**: 483–493.

Ebert, D. *et al.* 2001. TEMPORAL AND SPATIAL DYNAMICS OF PARASITE RICHNESS IN A DAPHNIA METAPOPOPULATION. **82**: 18.

Ellis, E. C. 2011. Anthropogenic transformation of the terrestrial biosphere. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical, Physical and Engineering Sciences* **369**: 1010–1035.

Esch, G. W. *et al.* (Eds.). 1990. *Parasite Communities: Patterns and Processes*. Springer

Netherlands, Dordrecht.

Garey, M. V., and Silva, V. X. D. 2010. Spatial and Temporal Distribution of Anurans in an Agricultural Landscape in the Atlantic Semi-Deciduous Forest of Southeastern Brazil. *South American Journal of Herpetology* **5**: 64–72.

Goldberg, S. R. *et al.* 2013. *Leptodactylus fragilis* (Mexican White-lipped Frog). Endoparasites. *Leptodactylus fragilis* (Rana Mexicana de Labio Blanco). Endoparásitos. *Herpetological Review*. **44**: 656.

Gonzalez, C. E. and Hamann, M. I. 2008. Nematode parasites of two anuran species *Rhinella schneideri* (Bufonidae) and *Scinax acuminatus* (Hylidae) from Corrientes, Argentina. Universidad de Costa Rica.

González, C. E., and Hamann, M. I. 2015. Checklist of nematode parasites of amphibians from Argentina. *Zootaxa* **3980**: 451.

González, C.E. & Hamann, M. I. 2014. *Schrankiana chacoensis* sp. nov. (Nematoda: Atractidae) from *Leptodactylus bufonius* Boulenger, 1894 (Anura: Leptodactylidae) from Argentina, *Journal of Natural History*, **48**:1-2, 35-49

González, C. E., and Hamann, M. I. 2016. Nematode Parasites of *Leptodactylus elenae* and *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. *Comparative Parasitology* **83**: 117–121.

Hamann, M. *et al.* 2013. Helminth communities in the burrowing toad, *Rhinella fernandezae*, from Northeastern Argentina. *Biologia* **68**

Heard, G. W. *et al.* 2015. Refugia and connectivity sustain amphibian metapopulations afflicted by disease. *Ecology Letters* **18**: 853–863.

Heyer, W. R. 1969. The Adaptive Ecology of the Species Groups of the Genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution* **23**: 421.

Johnson, P. T. J. *et al.* 2015. Why infectious disease research needs community ecology. *Science* **349**: 1259504–1259504.

- Kennedy, C. R., and Bush, A. O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* **109**: 187–196.
- King, K. C. *et al.* 2008. Short-Term Seasonal Changes in Parasite Community Structure in Northern Leopard Froglets (*Rana pipiens*) Inhabiting Agricultural Wetlands. *Journal of Parasitology* **94**: 13–22.
- King, K. C. *et al.* 2010. Effects of agricultural landscape and pesticides on parasitism in native bullfrogs. *Biological Conservation* **143**: 302–310.
- Langford, G. J., and Janovy, J. 2009. Comparative Life Cycles and Life Histories of North American Rhabdias Spp. (Nematoda: Rhabdiasidae): Lungworms from Snakes and Anurans. *Journal of Parasitology* **95**: 1145–1155.
- Legendre, P., and Legendre, L. 2012. *Numerical ecology*. Elsevier.
- Leibold, M. A., and Mikkelsen, G. M. 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos* **97**: 237–250.
- Leibold, M. A. *et al.* 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology: The metacommunity concept. *Ecology Letters* **7**: 601–613.
- Leibold, M. A., and Chase, J. M. 2017. *Metacommunity Ecology*, Volume 59. Princeton University Press.
- Lent, H., and Freitas, J. de. 1948. Uma coleção de nematódeos, parasitos de vertebrados, do Museu de História Natural de Montevideo. *SciELO Brasil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **46**: 1–71.
- Lessard, J.-P. *et al.* 2012. Inferring local ecological processes amid species pool influences. *Trends in Ecology & Evolution* **27**: 600–607.
- Lins, A. G. de. 2016. Helmintofauna associada a *Leptodactylus fuscus* (Anura: Leptodactylidae) em regiões de Cerrado, Pantanal e Caatinga no Brasil.
- Martins, M. 1988. Biologia reprodutiva de *Leptodactylus fuscus* em Boa Vista, Roraima (Amphibia: Anura). *Revista Brasileira de Biologia* **48**: 969–977.

- Mathew A. Leibold, J. M. C. 2017. *Metacommunity Ecology*, Volume 59 -. Princeton University Press.
- McGill, B. J. *et al.* 2015. Fifteen forms of biodiversity trend in the Anthropocene. Elsevier. *Trends in ecology & evolution* **30**: 104–113.
- McKenzie, V. J. 2007. Human land use and patterns of parasitism in tropical amphibian hosts. *Biological Conservation* **137**: 102–116.
- McKinney, M. L. 2002. Urbanization, Biodiversity, and Conservation. *BioScience* **52**: 883.
- McKinney, M. L. 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Elsevier. *Biological conservation* **127**: 247–260.
- McKinney, M. L. 2008. Effects of urbanization on species richness: a review of plants and animals. Springer. *Urban ecosystems* **11**: 161–176.
- Miranda, C. 1916. Alguns nematodeos do gênero *Aplectana* Railliet & Henry. *SciELO Brasil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* **17**: 45–54.
- Moll, R. J. *et al.* 2020. At what spatial scale(s) do mammals respond to urbanization? *Ecography* **43**: 171–183.
- Morais, D. H., and Silva, R. J. da. 2013. Aspectos ecológicos da helmintofauna de anfíbios Leptodactylidae (ANURA) no Estado do Mato Grosso, Brasil.
- Morand, S., and Krasnov, B. R. 2010. *The biogeography of host-parasite interactions*. Oxford University Press.
- Morand, S. *et al.* 2015. *Parasite diversity and diversification*. Cambridge University Press.
- Müller, M. I. *et al.* 2018. Diversity in the genus *Rhabdias* (Nematoda, Rhabdiasidae): Evidence for cryptic speciation. *Zoologica Scripta* **47**: 595–607.
- do Nascimento, L. D. C. S. *et al.* 2013. Description of *Rhabdias breviensis* n. sp. (Rhabditoidea: Rhabdiasidae) in two Neotropical frog species. *Systematic Parasitology* **86**: 69–75.

Oliveira-Souza, A. E. *et al.* 2020. Helminth parasites and diet of *Leptodactylus petersii* (Steindachner, 1864) (Anura: Leptodactylidae) from Amapá state, Eastern Amazon, Brazil. *Helminthologia* **57**: 388–393.

Pietroock, M., and Marcogliese, D. J. 2003. Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in Parasitology* **19**: 293–299.

Pinto-Coelho, R. M. 2009. *Fundamentos em Ecologia*. Artmed Editora.

Poulin, R., and Morand, S. 1999. Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. Cambridge University Press. *Parasitology* **119**: 369–374.

Poulin, R. 2004. Parasites and the neutral theory of biodiversity. *Ecography* **27**: 119–123

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

Poulin, R. 2011. *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton university press.

Presley, S. J. *et al.* 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* **119**: 908–917.

Provete, D. B. *et al.* 2014. Broad-scale spatial patterns of canopy cover and pond morphology affect the structure of a Neotropical amphibian metacommunity. *Hydrobiologia* **734**: 69–79.

Quantum, G. I. S. 2017. Development Team (2014) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Online at: <http://www.qgis.org>.

RapidEye - Earth Online. (2013) <https://earth.esa.int/eogateway/missions/rapideye> acesso em 10/07/2019

R Core Team. 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rebêlo, G. L. *et al.* 2020. Nematode parasites of *Ameerega hahneli* (Boulenger, 1884) from

the Eastern Brazilian Amazon. *Herpetology Notes* **13**: 165–168.

Richgels, K. L. D. *et al.* 2013. Evaluating the role of regional and local processes in structuring a larval trematode metacommunity of *Helisoma trivolvis*. *Ecography* **36**: 854–863.

Santos, V. G. T., and Amato, S. B. 2010. Helminth Fauna of *Rhinella fernandezae* (Anura: Bufonidae) From the Rio Grande do Sul Coastland, Brazil: Analysis of the Parasite Community. *Journal of Parasitology* **96**: 823–826.

Santos, V. G. T. dos. 2014. Composição e estrutura da comunidade de helmintos de seis espécies de anuros do Planalto das Araucárias, Campo Belo do Sul, Santa Catarina, Brasil. Planalto das Araucárias, Campo Belo do Sul, Santa Catarina, Brasil.

de Sena, P. A. *et al.* 2018. Helminth communities of *Pithecopus nordestinus* (Anura: Phyllomedusidae) in forest remnants, Brazil. *Herpetology Notes* **11**: 565–572.

da Silva, I. C. O. *et al.* 2019. First record of *Rhabdias* cf. *breviensis* (Rhabditoidea: Rhabdiasidae) parasitizing *Scinax acuminatus* (Anura: Hylidae) in the Southern Pantanal wetland, Brazil. *Herpetology Notes*, **12**, 975–980.

Simião-Ferreira, J. *et al.* 2018. Multi-scale homogenization of caddisfly metacommunities in human-modified landscapes. Springer. *Environmental management* **61**: 687–699.

Sobrinho, P. M. M. 2017. COMPOSIÇÃO E ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE ANUROS DAS FAMÍLIAS HYLIDAE E PHYLLOMEDUSIDAE EM REMANESCENTE DE MATA ATLÂNTICA.

de Sousa Silva, C. *et al.* 2020. HELMINTOS PARASITAS DE *PROCERATOPHRYS ARIDUS* CRUZ, NUNES, AND JUNCÁ, 2012 (ANURA: ODONTOPHRYNIDAE) EM UMA REGIÃO DO SEMIÁRIDO, BRASIL. *Neotropical Helminthology* **13**.

Strauss, A. T. *et al.* 2019. Cross-scale dynamics in community and disease ecology: relative timescales shape the community ecology of pathogens. *Ecology* **100**.

Sugai, J. L. M. M. *et al.* 2012. Diet of *Leptodactylus fuscus* (Amphibia: Anura: Leptodactylidae) in the Pantanal of Miranda river, Brazil. *Biota Neotropica* **12**: 99–104.

Suzán, G. *et al.* 2015. Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecology and Evolution* **5**: 865–873.

Thieltges, D. *et al.* 2008. The role of biotic factors in the transmission of free-living endohelminth stages. *Parasitology* **135**: 407–26.

Tilman, D. *et al.* 1994. Habitat destruction and the extinction debt. **371**: 65–66.

Vicente, J. J. *et al.* 1990. Nematóides do Brasil 2ª parte: nematóides de anfíbios. **7**: 549–626.

Walsh, C. and Mac Nally, R., 2004. The hier. part package, version 0.5–2. *Supplementary package for the R statistical program. Available from URL: <http://cran.r-project.org>.*

Weather Spark - Clima característico em Foz do Iguaçu, Brasil durante o ano <https://pt.weatherspark.com/y/29508/Clima-caracter%C3%ADstico-em-Foz-do-Igua%C3%A7u-Brasil-durante-o-ano> acesso em 06/03/2021

(A formatação das referências segue o padrão da revista “The Journal of Parasitology”)