



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Fernanda Rodrigues Fernandes**

**Artrópodes ectoparasitos de roedores do sudeste do Brasil:  
uma abordagem ecológica dos fatores que influenciam as  
abundâncias e as similaridades das faunas de ectoparasitos**

Este exemplar corresponde à redação final  
da tese defendida pelo(a) candidato (a)  
Fernanda Rodrigues Fernandes  
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Tese apresentada ao Instituto de  
Biologia para a obtenção do título  
de Doutor em Ecologia.

**Orientador:** Prof. Dr. Arício Xavier Linhares

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA POR  
ROBERTA CRISTINA DAL' EVEDOVE TARTAROTTI – CRB8/7430  
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA - UNICAMP

F391a Fernandes, Fernanda Rodrigues, 1983-  
Artrópodes ectoparasitos de roedores do sudeste do Brasil: uma abordagem ecológica dos fatores que influenciam as abundâncias e as similaridades das faunas de ectoparasitos / Fernanda Rodrigues Fernandes. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.

Orientador: Arício Xavier Linhares.  
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Artrópodes ectoparasitos. 2. Filogenia. 3. Distribuição binomial negativa. 4. Roedor. 5. Similaridade de fauna. I. Linhares, Arício Xavier, 1950-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Informações para Biblioteca Digital

**Título em Inglês:** Arthropod ectoparasites of rodents in Southeastern Brazil: an ecological approach of the factors influencing the abundances and similarities of ectoparasite fauna

**Palavras-chave em Inglês:**

Arthropod ectoparasites  
Phylogeny  
Negative binomial distribution  
Rodents  
Fauna similarity

**Área de concentração:** Ecologia

**Titulação:** Doutor em Ecologia

**Banca examinadora:**

Arício Xavier Linhares [Orientador]  
Sérgio Furtado dos Reis  
Pedro Marcos Linardi  
Claudio José Von Zuben

Eleonore Zulnara Freire Setz

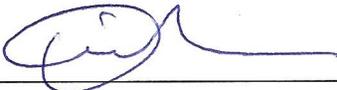
**Data da defesa:** 24-08-2011

**Programa de Pós Graduação:** Ecologia

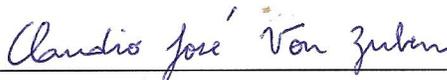
Campinas, 24 de agosto de 2011

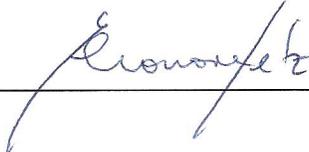
**BANCA EXAMINADORA:**

Profº Drº Arício Xavier Linhares (Orientador) 

Profº Drº Pedro Marcos Linardi 

Profº Drº Sérgio Furtado dos Reis 

Profº Drº Claudio José Von Zuben 

Profª. Drª Eleonore Zulnara Freire Setz 

Profº Drº Paulo Sérgio Moreira Carvalho Oliveira \_\_\_\_\_

Profº Drº Wesley Augusto Conde Godoy \_\_\_\_\_

Profº Drº André Victor Lucci Freitas \_\_\_\_\_

Dedicada ao meu marido, meus  
pais, minha irmã e amigos.

## **Agradecimentos**

Agradeço, primeiramente, ao Prof. Dr. Arício Xavier Linhares pela orientação e apoio.

Agradeço em especial, à Leonardo Dominici Cruz, meu marido, meu amigo, meu companheiro, por todo o amor, carinho, respeito e apoio. Afinal temos passado por todos os desafios, dificuldades, alegrias e conquistas juntos.

Ao meus pais, Ridvan Fernandes e Ivanilde Rodrigues, pelo amor, carinho, apoio, ensinamentos e orientações.

À todos da Estação Experimental de Mogi-Guaçu e da Estação Experimental de Itirapina, pelo apoio logístico e aos respectivos responsáveis pela permissão de execução das coletas de campo dentro das reservas.

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

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

Ao prof. Dr. Sérgio Furtado dos Reis pelos importantes ensinamentos e pelo apoio concedido durante todos os anos que fui estudante na UNICAMP.

## Índice

Introdução geral	01
Literatura citada	06
<b>Capítulo 1: Efeito do sexo e local de ocorrência de <i>Oligoryzomys nigripes</i> na abundância de piolhos sugadores.</b> <i>Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares</i>	11
<b>Capítulo 2: Efeito do tamanho corporal de <i>Oligoryzomys nigripes</i> na abundância de ácaros ectoparasitos.</b> <i>Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares</i>	37
<b>Capítulo 3: Similaridades das faunas de ectoparasitos de roedores sigmodontíneos: fatores filogenético e geográfico.</b> <i>Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares</i>	54

## *Resumo*

Parasitismo é considerado uma interação interespecífica antagonística, em que uma espécie (parasito) vive dentro ou sobre outra espécie (hospedeiro), obtendo dela parte de, ou todos seus nutrientes e em geral, causa algum grau de injúria à espécie hospedeira. Por um processo coevolutivo, os artrópodes parasitos desenvolveram mecanismos para aumentar sua aptidão explorando seus hospedeiros mamíferos, por outro lado, estes se esforçam para maximizar sua própria aptidão, minimizando o efeito negativo da infestação por parasitos. Devido muitos padrões da ecologia dos parasitos estarem intimamente ligados à ecologia do hospedeiro, o presente trabalho teve como objetivo investigar a influência do sexo, tamanho corporal e local de ocorrência dos hospedeiros na abundância de ectoparasitos, bem como, a influência da filogenia e sobreposição geográfica dos hospedeiros na similaridade de fauna de ectoparasitos.

Os principais resultados obtidos foram: 1. A abundância de ectoparasitos Anoplura em *Oligoryzomys nigripes* é influenciada pelo sexo e local de ocorrência do hospedeiro; 2. A abundância de ectoparasitos Acari (Mesostigmata) em *Oligoryzomys nigripes* é influenciada pela massa corporal do hospedeiro; 3. As similaridades das faunas de ectoparasitos estão correlacionadas com a filogenia dos hospedeiros.

## *Abstract*

Parasitism is considered an antagonistic interspecific interaction where one species (the parasite) lives in or on another species (the host) obtaining part of or all of its nutrients and normally causing some degree of injury to the host. Through the coevolutionary process, arthropod parasites have developed mechanisms to increase their fitness by exploiting their mammalian hosts, on the other hand, the hosts strive to maximize its own fitness by minimizing negative effects of infestation by parasites. Because many patterns of parasite ecology is intimately related to the ecology of the host, this study aimed to investigate the influence of host sex, body size and locality in ectoparasite abundance, as well as, the influence of phylogeny and geographical overlap of the hosts in ectoparasite fauna similarity.

The main results are: 1. The abundance of Anoplura ectoparasites on *Oligoryzomys nigripes* is influenced by host sex and locality; 2. The abundance of Acari (Mesostigmata) ectoparasites on *Oligoryzomys nigripes* is influenced by host body mass; 3. The similarities of ectoparasite fauna is correlated with host phylogeny.

## INTRODUÇÃO GERAL

Parasitismo é considerado uma interação interespecífica antagonística, em que uma espécie (parasito) vive dentro ou sobre outra espécie (hospedeiro), obtendo dela parte de, ou todos seus nutrientes e em geral, causa algum grau de injúria à espécie hospedeira (Pianka 1999, Begon *et al.* 2006). É uma das interações ecológicas mais difundidas no mundo vivo e estima-se que cerca de 50% das espécies animais no globo apresentam este modo de vida (Price 1980, Poulin & Morand 2004). Os parasitos podem ser classificados em ectoparasitos (aqueles que exploram a superfície externa de seus hospedeiros) e endoparasitos (aqueles que exploram cavidades internas de seus hospedeiros) (Balashov 2006). Entre os Arthropoda, as classes Insecta e Acari apresentam as maiores riquezas de espécies de parasitos (Poulin & Morand 2004).

A associação de insetos parasitos com mamíferos constitui uma pequena fração da diversidade total de insetos, correspondendo a seis ordens, Dermaptera, Hemiptera, Phthiraptera, Coleoptera, Diptera e Siphonaptera, e apenas uma ordem de insetos, Diptera, inclui endoparasitos de mamíferos que causam miíases (Marshall 1981, Kim & Adler 1985). Em relação à subclasse Acari, suas duas superordens, Acariformes e Parasitiformes, possuem espécies de parasitos, tendo comumente animais vertebrados (exceto peixes) como hospedeiros (Houck 1994, Radovsky 1994, Krantz &

Walter 2009). Todavia, a superordem Parasitiformes apresenta a grande maioria das espécies de parasitos de mamíferos (Radovisk 1985, 1994).

Estas associações podem ocorrer de muitas formas, desde o contato casual, à residência permanente em busca de comida ou abrigo. Todavia, um grande número destas associações apresenta organizações definidas e padrões específicos, que são moldados por longos processos evolutivos (Kim 1985). As associações de artrópodes parasitos com seus hospedeiros mamíferos podem ser monoxênica, quando infesta apenas uma espécie de hospedeiro; oligoxênica, quando envolve duas ou mais espécies congênicas de hospedeiros; ou pleioxênica, quando envolve duas ou mais espécies heterogênicas de hospedeiros (Kim 1985, Radovisk 1985, 1994). Em geral, espécies pleioxênicas parasitam espécies hospedeiras filogeneticamente próximas ou com características ecológicas, morfológicas ou comportamentais semelhantes (Gettinger 1992).

Artrópodes parasitos desenvolveram mecanismos sutis e sensitivos para localizar e facilitar sua transmissão para os hospedeiros, que, em resposta, adotaram várias estratégias defensivas para reduzir o impacto dos parasitos (Murray 1990). Ou seja, por um processo coevolutivo, os artrópodes parasitos desenvolveram mecanismos para aumentar sua aptidão explorando seus hospedeiros mamíferos, por outro lado, estes se esforçam para maximizar sua própria aptidão, minimizando o efeito negativo da infestação por parasitos (Reckardt & Kerth 2006). As injúrias causadas pelo parasito induzem reações específicas, as quais variam de acordo com fatores

endógenos do hospedeiro tais como tamanho corporal (Morand & Poulin 1998, Soliman *et al.* 2001), sexo (Soliman *et al.* 2001, Morand *et al.* 2004, Krasnov *et al.*, 2005) e densidade populacional do hospedeiro (Anderson & May 1978, Arneberg *et al.* 1998, Morand & Poulin 1998, Stanko 2002), e que alteram o comportamento, a fisiologia e a imunidade do hospedeiro, geralmente resultando em efeitos tais como a redução da sua fecundidade, da sua capacidade competitiva e da sua própria sobrevivência (Tompkins & Begon 1999).

Um hospedeiro fornece a um parasito um local para viver, forragear e acasalar, portanto pode ser considerado como uma mancha de hábitat do parasito. Dessa forma, efeitos deletérios sobre o hospedeiro, influenciam a dispersão, sobrevivência e sucesso reprodutivo dos parasitos, visto que estes são dependentes da biologia do mamífero hospedeiro. Muitos padrões da ecologia dos parasitos estão intimamente ligados à ecologia do hospedeiro (Murray 1990). Conseqüentemente, indivíduos hospedeiros diferem qualitativamente e a distribuição agregada de parasitos em comunidades naturais sugere que alguns indivíduos hospedeiros de fato representam melhores habitats que outros (Hawlana *et al.* 2005). Todavia, a riqueza de espécies, prevalência e abundância de parasitos também podem ser influenciadas por fatores exógenos ao hospedeiro tais como sazonalidade (Soliman *et al.* 2001, Lord 2004, Krasnov *et al.* 2005) e variação de hábitat (Wolf & Batzli 2001, Krasnov *et al.* 2004, Krasnov *et al.* 2006).

Diferenças sexuais nos níveis de infestação de parasitos são uma observação comum em uma grande variedade de espécies de mamíferos, com machos sendo geralmente mais suscetíveis que fêmeas (Christe *et al.* 2007). Isto pode ocorrer devido às diferenças comportamentais entre os sexos (agressões entre machos durante oportunidades de acasalamento, agregação espacial de indivíduos do mesmo sexo) ou devido diferenças sexuais na função imune causadas por substâncias imunossupressivas, como a testosterona ou por diferenças fundamentais na história de vida de machos e fêmeas (Christe *et al.* 2007, Nunn *et al.* 2009).

A infestação de parasitos também pode estar relacionada ao tamanho corporal do hospedeiro. Um dos principais conflitos confrontados por parasitos está entre aquisição de alimento e segurança, maximizar um ou outro fator resulta em hipóteses opostas para escolha do hospedeiro. Assim, a hipótese do “hospedeiro bem alimentado” estabelece que parasitos escolhem hospedeiros maiores por serem melhor alimentados, aumentando a sua aquisição de alimento (Hawlana *et al.* 2005). Entretanto, hospedeiros maiores podem ser mais difíceis de colonizar e apresentar mais riscos na exploração, devido sua elevada capacidade de resistência (Møller, 2000). E a hipótese do “hospedeiro mal alimentado” estabelece que parasitos escolhem hospedeiros pobremente alimentados por serem mais fracos e menos resistentes, aumentando a sua segurança, mesmo que estes hospedeiros sejam menores. (Christe *et al.* 1998, Hawlana *et al.* 2005).

Devido essas várias questões, estudos sobre interações hospedeiro-parasito são de alto interesse para biólogos evolutivos, uma vez que as análises de associações e especificidade dos parasitos com seus hospedeiros podem fornecer indícios importantes para relações filogenéticas, distribuição histórica e coevolução entre as espécies envolvidas nesta interação (Poulin 2007). A relação ecológica de parasitismo foi ignorada por ecólogos por um longo período, sendo um foco de estudo somente da Parasitologia, entretanto, esta relação é um importante determinante da estrutura de comunidade animal, bem como as relações de predação e competição.

O objetivo geral desse estudo foi investigar a associação de artrópodes ectoparasitos (classe Insecta e subclasse Acari) com hospedeiros da ordem Rodentia (classe Mammalia). Em particular, as seguintes questões foram investigadas:

- i) O parasitismo por artrópodes ectoparasitos do grupo Anoplura (Insecta) é influenciado pelo sexo, tamanho corporal e local de ocorrência do hospedeiro?
- ii) O parasitismo por artrópodes ectoparasitos do grupo Mesostigmata (Acari) também é influenciado pelo sexo, tamanho corporal e local de ocorrência do hospedeiro?
- iii) A similaridade da fauna de ectoparasitos (Acari: Mesostigmata e Insecta: Siphonaptera) está correlacionada com a filogenia e/ou sobreposição geográfica das espécies de hospedeiros?

## LITERATURA CITADA

- ANDERSON, R. M. & MAY, R. M. 1978. Regulation e stability of host-parasite population interactions: I. Regulatory process. *Journal of Animal Ecology* 47: 219-247.
- BALASHOV, Y. S. 2006. Types of parasitism of acarines and insects on terrestrial vertebrates. *Entomological Review* 86: 957-971.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4<sup>th</sup> edition. Blackwell Publishing, Malden, MA.
- CHRISTE, P., MØLLER, A. P. & DE LOPE, F. 1998. Immunocompetence and nestling survival in the house martin: the tasty chick hypothesis. *Oikos* 83: 175-179.
- CHRISTE, P., GLAIZOT, O., EVANNO, G., BRUYNDONCKX, N., DEVEVEY, G., YANNIC, G., PATTHEY, P., MAEDER, A., VOGEL, P. & ARLETTAZ, R. 2007. Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. *Journal of Animal Ecology* 76: 703-710.
- GETTINGER, D. 1992. Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in central Brazil. *Journal of Medical Entomology* 29: 71-77.
- HAWLENA, H., ABRAMSKY, Z. & KRASNOV, B. R. 2005. Age-biased parasitism and density-dependent distribution of fleas (Siphonaptera) on a desert rodent. *Oecologia* 146: 200-208.

- HOUCK, M. A. 1994. Adaptation and Transition into Parasitism from Commensalism: A Phoretic Model. Pp. 253-281. *In: Houck, M. A. (ed.). Mites: Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns.* Chapman & Hall. New York.
- KIM, K. C. & ADLER, P. H. 1985. Patterns of Insect Parasitism in Mammals. Pp. 157-196. *In: K. C. Kim (ed.). Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals.* Wiley-Interscience. New York.
- KIM, K. C. 1985. Evolutionary Relationship of Parasitic Arthropods and Mammals. Pp. 3-82. *In: K. C. Kim (ed.). Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals.* Wiley-Interscience. New York.
- KRANTZ, G. W. & WALTER, D. E. 2009. *A Manual of Acarology.* 3<sup>rd</sup> edition. Texas Tech University Press. Lubbock.
- KRASNOV, B. R., MOUILLOT, D., SHENBROT, G. I., KHOKHLOVA, I. S. & POULIN, R. 2004. Geographical variation in host specificity of fleas (Siphonaptera): the influence of phylogeny and local environmental conditions. *Ecography* 27: 787-797.
- KRASNOV, B. R., STANKO, M., MIKLISOVA, D. & MORAND, S. 2006. Habitat variation in species composition of flea assemblages on small mammals in central Europe. *Ecology Research* 21: 460-469.
- KRASNOV, B. R., MORAND, S., HAWLENA, H., KHOKHLOVA, I. S. & SHENBROT, G. I. 2005. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* 146: 209-217.

- LORD, C. C. 2004. Seasonal population dynamics and behaviour of insects in models of vector-borne pathogens. *Physiological Entomology* 29: 214-222.
- MØLLER, A. P. 2000. Survival and reproductive rate of mites in relation to resistance of their barn swallow hosts. *Oecologia* 124: 351-357.
- MARSHALL, A. G. 1981. *The Ecology of Ectoparasites Insects*. Academic Press, London.
- MORAND, S. & POULIN, R. 1998. Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology* 12: 717-727.
- MORAND, S., BELLOCQ, J. G., STANKO, M. & MIKLISOVÁ, D. 2004. Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology* 129: 505-510.
- MURRAY, M. D. 1990. Influence of host behaviour on some ectoparasites of birds and mammals. Pp. 290-315. In: C. J. Barnard and J. M. Behnke (eds.). *Parasitism and host behaviour*. Taylor & Francis Ltd. London.
- NUNN, C. L., LINDENFORS, P., PURSALL, E. R. & ROLFF, J. 2009. On sexual dimorphism in immune function. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 364: 61-69.
- PIANKA, E. R. 1999. *Evolutionary Ecology*. 6<sup>th</sup> edition. Benjamin/Cummings, San Francisco, CA.
- POULIN, R. & MORAND, S. 2004. *Parasite Biodiversity*. Rowman & Littlefield. Lanham.

- POULIN, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*. 2<sup>nd</sup> edition. Princeton University Press. New Jersey.
- PRICE, P. W. 1980. *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton University Press. New Jersey.
- RADOVSKY, F. J. 1985. Evolution of Mammalian Mesostigmate Mites. Pp. 441-504. In: K. C. Kim (ed.). *Coevolution of Parasitic Arthropods and Mammals*. Wiley-Interscience. New York.
- RADOVSKY, F. J. 1994. Evolution of Parasitism and the Distribution of some Demanyssoid Mites (Mesostigmata) on Vertebrate Hosts. Pp. 186-217. In: Houck, M. A. (ed.). *Mites: Ecological and Evolutionary Analyses of Life-History Patterns*. Chapman & Hall. New York.
- RECKARDT, K. & KERTH, G. 2006. The reproductive success of the parasitic bat fly *Basilina nana* (Diptera: Nycteribiidae) is affected by low roost fidelity of its host, the Bechstein's bat (*Myotis bechsteinii*). *Parasitology Research* 98: 237-243.
- SOLIMAN, S., MARZOUK, A. S., MAIN, A. J. & MONTASSER, A. A. 2001. Effect of sex, size and age of commensal rat hosts on the infestation parameters of their ectoparasites in a rural area of Egypt. *Journal of Parasitology* 87: 1308-1316.
- STANKO, M., MIKLISOVÁ, D., BELLOCQ, J. G. & MORAND, S. 2002. Mammal density and patterns of ectoparasite species richness and abundance. *Oecologia* 131: 289-295.

- THOMPSON, S. N. 1990. Physiological alterations during parasitism and their effects on host behaviour. Pp. 64-94. *In*: C. J. Barnard and J. M. Behnke (eds.). *Parasitism and host behaviour*. Taylor & Francis Ltd. London.
- TOMPKINS, D. M. & BEGON, M. 1999. Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitology Today* 15: 311-313.
- WOLF, M. & BATZLI, G. O. 2001. Increased prevalence of bot flies (*Cuterebra fontinella*) on white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) near forest edges. *Canadian Journal of Zoology* 79: 106-109.

## CAPÍTULO 1

### **Efeito do sexo e local de ocorrência de *Oligoryzomys nigripes* na abundância de piolhos sugadores.**

*Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares*

**Resumo:** Parasitos utilizam seus hospedeiros como abrigo, para nutrição e dispersão. Uma tendência de parasitismo para hospedeiros machos é descrita para vários macroparasitos relacionados com hospedeiros vertebrados. Nós investigamos a influência do sexo, tamanho corporal e local de ocorrência do hospedeiro *Oligoryzomys nigripes* na abundância de piolhos do gênero *Hoplopleura*. O dados seguiram uma distribuição binomial negativa. O modelo linear generalizado de regressão binomial negativa, incorporando massa corporal, sexo e localidade como variáveis explanatórias indicou que o sexo e local de ocorrência de *O. nigripes* contribuíram significativamente para a variação na abundância de piolhos por hospedeiro. O viés sexual de piolhos parasitando *O. nigripes* pode estar associado às diferenças intersexuais fisiológicas e comportamentais, ao passo que, as diferenças entre as localidades estudadas na abundância de piolhos pode estar associada às diferenças na densidade e diversidade de hospedeiros entre as duas áreas amostradas.

**Palavras-chave:** abundância, piolhos, localidade, *Oligoryzomys nigripes*, viés sexual.

## INTRODUÇÃO

Parasitismo é uma relação ecológica entre organismos de espécies diferentes, em que uma espécie (parasito) vive dentro ou sobre a outra espécie (hospedeiro), obtendo dele parte ou todos os seus nutrientes orgânicos e causando algum grau de dano real ao seu hospedeiro (Bush *et al.* 2001). Macroparasitos (helmintos endoparasitos e artrópodes ectoparasitos) têm o potencial de regular as populações de seus hospedeiros, devido seus efeitos sub-letais, que causam reduções na sobrevivência e fecundidade do hospedeiro e no tamanho da sua prole (Neuhaus 2003, Morand *et al.* 2006).

A abundância de parasitos em uma população hospedeira pode diferir entre os sexos dos hospedeiros. Viés sexual no parasitismo para macho ocorre em vários grupos de mamíferos (Morand *et al.* 2004, Krasnov *et al.* 2005, Zuk 2009) e as causas proximais envolvem tamanho corporal, sugerindo que indivíduos maiores podem agregar mais parasitos (Moore & Wilson 2002) e imunocompetência reduzida, sugerindo uma diferença sexual mediada hormonalmente na suscetibilidade ao parasitismo (Zuk & McKean 1996, Klein 2004). As causas não são mutuamente excludentes, podendo interagir na formação do viés sexual no parasitismo. Em sistemas de acasalamento poligínico, a competição intrasexual por fêmeas favorece um crescimento maior dos machos e compromete o sistema imune, pois eleva os níveis de testosterona (Klein 2000a, Fernandes *et al.* 2010, Barcelar *et al.* 2011).

Diferenças sexuais na abundância de parasitos também pode ser resultado de diferenças intersexuais no comportamento da espécie hospedeira, levando a uma maior exposição de um dos sexos (Zuk & McKean 1996, Hillegass *et al.* 2008). Em alguns grupos de mamíferos, machos apresentam maior mobilidade que fêmeas, facilitando o contato com outros indivíduos infectados e com estágios infectantes de parasitos (Morand *et al.* 2004, Bordes *et al.* 2009). Machos também podem ser responsáveis pela transmissão de parasitos dentro da população de hospedeiro (Durden 1983, Ferrari *et al.* 2004).

Apesar das características do hospedeiro terem um efeito mais forte na composição e abundância de parasitos, o ambiente fora do hospedeiro também pode ter influência sobre os ectoparasitos (Lareschi & Krasnov 2010). Diferenças locais na densidade de hospedeiros podem refletir na frequência de contatos intra e interespecíficos e conseqüentemente na transmissão de indivíduos parasitos (Ryder *et al.* 2007), bem como diferenças na composição de espécies de hospedeiros entre localidades, se diferentes espécies compartilham os mesmos ectoparasitos (Krasnov *et al.* 2006).

Anoplura é um grupo de parasitos obrigatórios de mamíferos eutérios, sendo bastante comum em roedores (Light *et al.* 2010). O gênero *Hoplopleura* é um grupo cosmopolita de piolhos sugadores compreendendo mais de 136 espécies no mundo e seus membros parasitam quase exclusivamente roedores (Kim 2006, Smith *et al.* 2008). Entretanto, os estudos publicados com esse grupo de insetos parasitos consistem principalmente em descrições de

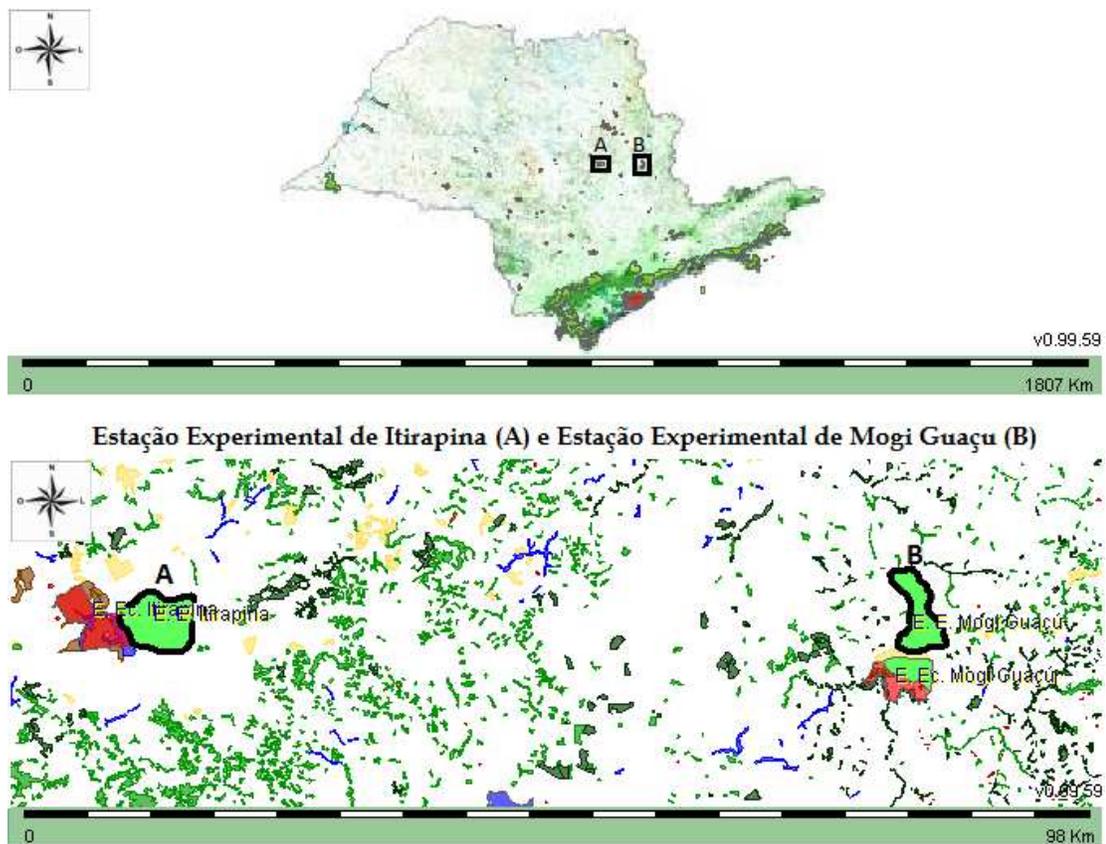
novas espécies (e.g. Castro *et al.* 2001, Durden & Timm 2001, Castro *et al.* 2007, Durden & Raush 2007, Weaver & Barton 2008) ou de agrupamento de espécies parasitando um determinado hospedeiro (e.g. Durden & Wilson 1991, Durden *et al.* 1997, Navone *et al.* 2009, Weaver & Smales 2009). Neste estudo, foram coletados dados de piolhos do gênero *Hoplopleura* (Insecta: Anoplura) parasitando a espécie de roedor *Oligoryzomys nigripes* (Mammalia: Rodentia) em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil para investigar se o parasitismo por Anoplura é influenciado pelo sexo, tamanho corporal ou local de ocorrência do hospedeiro.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil, no estado de São Paulo: Estação Experimental de Mogi Guaçu (22°24'S; 47°15'W) e Estação Experimental de Itirapina (22°24'S; 47°82' W) (Figura 1). A Estação Experimental de Itirapina possui 3.212 ha e altitudes que variam entre 700-827 m, ao passo que a Estação Experimental de Mogi Guaçu possui 3.050 ha e altitudes que variam entre 600-730 m (dados do Instituto Florestal de São Paulo). Ambas as áreas consistem em remanescentes de cerrado e mata ciliar, estando distantes 70 km uma da outra. O cerrado é uma formação

de savana neotropical que inclui diferentes fisionomias vegetais, que diferem na densidade e composição de plantas lenhosas e plantas baixas, formando um contínuo de pastagem aberta e seca para floresta densa (Goodland 1971). Os locais amostrados em ambas as áreas consistem em uma fisionomia conhecida como “cerradão”, que é caracterizada por uma floresta densa, com árvores altas e uma copa totalmente fechada (Oliveira-Filho & Ratter 2002).



**Figura 1.** Mapa do estado de São Paulo, destacando as localizações da Estação Experimental de Itirapina (A) e Estação Experimental de Mogi Guaçu (B) onde foram realizadas as coletas de campo. As duas áreas estão distantes 70 km uma da outra (SiFESP – Sistema de Informação Florestais de São Paulo v0.99.59).

## Coleta de dados

O trabalho de campo foi realizado no período de fevereiro de 2009 a junho de 2010. Os dados foram obtidos de indivíduos roedores capturados no período de cinco noites consecutivas por mês em cada área de estudo. As capturas foram realizadas com 80 armadilhas *Sherman* (dimensões 7,5 x 9,0 x 23,5 cm) colocadas no chão, sendo quatro armadilhas por ponto de captura e iscadas com batata-doce e pasta de amendoim, totalizando um esforço de captura de 6.800 armadilhas/noite. Os indivíduos roedores capturados foram colocados em um recipiente de vidro com um pequeno orifício na tampa e um pedaço de algodão embebido em acetato em seu interior para que ficassem anestesiados, facilitando seu manuseio. Os indivíduos roedores foram marcados com um brinco numerado e foram registrados a massa corporal com Pesola® (precisão = 1g) e o sexo. Os indivíduos roedores foram escovados dentro de uma bandeja plástica branca com auxílio de escova de dente. Os ectoparasitos foram coletados da bandeja plástica com o uso de uma pipeta descartável e colocados em frascos de vidro com álcool 70 graus, sendo um frasco para cada indivíduo hospedeiro coletado, que recebeu uma etiqueta externa e interna contendo as seguintes informações: espécie do hospedeiro, sexo, numeração do brinco, data de coleta e local de coleta. Após o uso, a bandeja era minuciosamente limpa e inspecionada antes de receber outro indivíduo roedor anestesiado. Os ectoparasitos coletados (Anoplura)

foram identificados pelo prof<sup>o</sup> Pedro Marcos Linardi e sua equipe da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG).

### **Análise de dados**

As distribuições das abundâncias de parasitos foram testadas para o ajuste de duas distribuições, Poisson e binomial negativa. A distribuição Poisson indica um padrão de distribuição aleatória da abundância de parasitos entre os hospedeiros, ao passo que a distribuição binomial negativa indica um padrão de distribuição agregada (sobredispersão dos dados), com muitos hospedeiros albergando poucos parasitos e poucos hospedeiros albergando muitos parasitos (Poulin 2007). Neste estudo, a distribuição da abundância de piolhos ajustou-se a uma distribuição binomial negativa (*ver* Resultados). Apesar da regressão Poisson ser o modelo clássico utilizado para dados de contagem, seu uso é limitado quando os dados apresentam sobredispersão e/ou um excesso de zeros (Cameron & Trivedi 1998). O modelo linear generalizado de regressão binomial negativa modela a sobredispersão dos dados (Zeileis *et al.* 2008) e foi utilizado neste estudo com a variável resposta ( $y$ ) sendo a abundância de piolhos ectoparasitos por hospedeiro e as variáveis explanatórias ( $x$ ) sendo o tamanho corporal ('peso'), o sexo ('sexo') e o local de ocorrência ('localidade') da espécie hospedeira. Foi realizado um teste qui-quadrado de Cochran-Mantel-Haenszel (CMH *test*) para testar a hipótese nula de que as variáveis explanatórias 'sexo' e

'localidade' são condicionalmente independentes em relação à abundância de piolhos. O teste demonstrou que as variáveis são condicionalmente independentes (CMH *test* = 20,85; g.l. = 16; *P* = 0,184), ou seja, não há interação entre as variáveis, não sendo consideradas interações entre as variáveis no procedimento de ajuste dos modelos. As variáveis 'sexo' e 'tamanho corporal' também não interagem, uma vez que *O. nigripes* não apresenta dimorfismo sexual (Eisenberg & Redford 1999), portanto a massa corporal neste caso é somente um indicativo da idade do hospedeiro. Como todo modelo linear generalizado, a regressão binomial negativa permite que as estimativas de parâmetros significativos para os fatores possam ser interpretadas em termos de razões de taxa (Dobson 2002) para avaliar a magnitude de variação entre as classes dos fatores significativos. Para análise de validação do modelo, os resíduos padrões de Pearson foram utilizados por meio de um método gráfico de probabilidade normal dos resíduos. Neste método, bandas simuladas de 90% de confiança (envelopes) foram construídas utilizando 1.000 simulações para ajudar a interpretar melhor o gráfico, de tal forma que, se o modelo estiver bem ajustado, a maioria dos pontos que representa os resíduos deve estar distribuída dentro dessas bandas (Atkinson 1987). Todos os procedimentos estatísticos foram realizados utilizando-se o ambiente R 2.12.2 (R Development Core Team 2010). Para o ajuste da distribuição de frequências das abundâncias de piolhos utilizou-se a extensão *fitdistrplus* (Delignette-Muller *et al.* 2010), o teste de Cochran-Mantel-Haenszel foi realizado utilizando-se a extensão *stats*

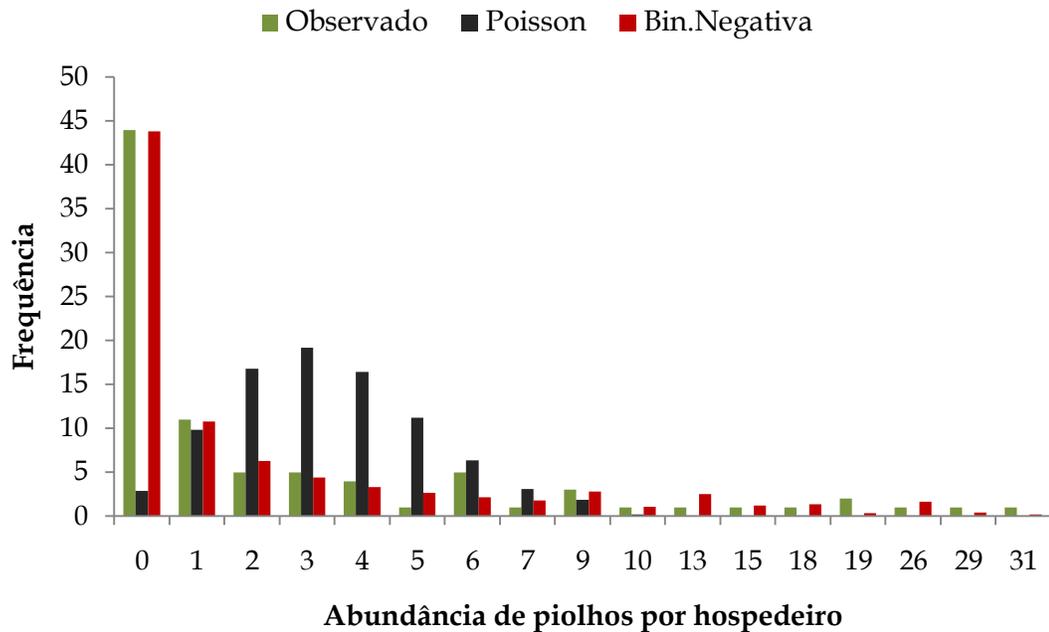
incluída no R 2.12.2 e os ajustes dos modelos de regressão foram realizados utilizando-se a extensão *pscl* 1.03.6 (Zeileis *et al.* 2008).

## RESULTADOS

Um total de 91 indivíduos de *Oligoryzomys nigripes* foram capturados em ambas as áreas, Mogi Guaçu (n = 33; ♂ = 17 e ♀ = 16) e Itirapina (n = 58; ♂ = 33 e ♀ = 25) durante o período de coleta de dados. Em Mogi Guaçu foi encontrada apenas uma espécie de piolho, *Hoplopleura travassosi* (n = 61), parasitando *O. nigripes*, ao passo que em Itirapina foram encontradas duas espécies de piolho, *H. travassosi* (n = 348) e *H. imparata* (n = 42).

A distribuição da frequência das abundâncias de piolhos por hospedeiro apresentou sobredispersão, seguindo uma distribuição binomial negativa (Figura 2). O modelo binomial negativa forneceu um ajuste estatisticamente satisfatório para a distribuição de frequência observada da abundância de piolhos por hospedeiro (Tabela 1). O modelo regressão binomial negativa indicou que as variáveis explanatórias ‘sexo’ e ‘localidade’ influenciaram significativamente a abundância de piolhos por indivíduo hospedeiro (Tabela 2). A abundância de piolhos em machos foi maior que nas fêmeas (razão de taxa = 1,8) e em Itirapina foi maior que em Mogi Guaçu (razão de taxa = 2,6). O gráfico de probabilidade dos resíduos mostra que a

maioria dos pontos que representa o resíduo está distribuída dentro das bandas de confiança, indicando que o modelo é válido (Figura 3).



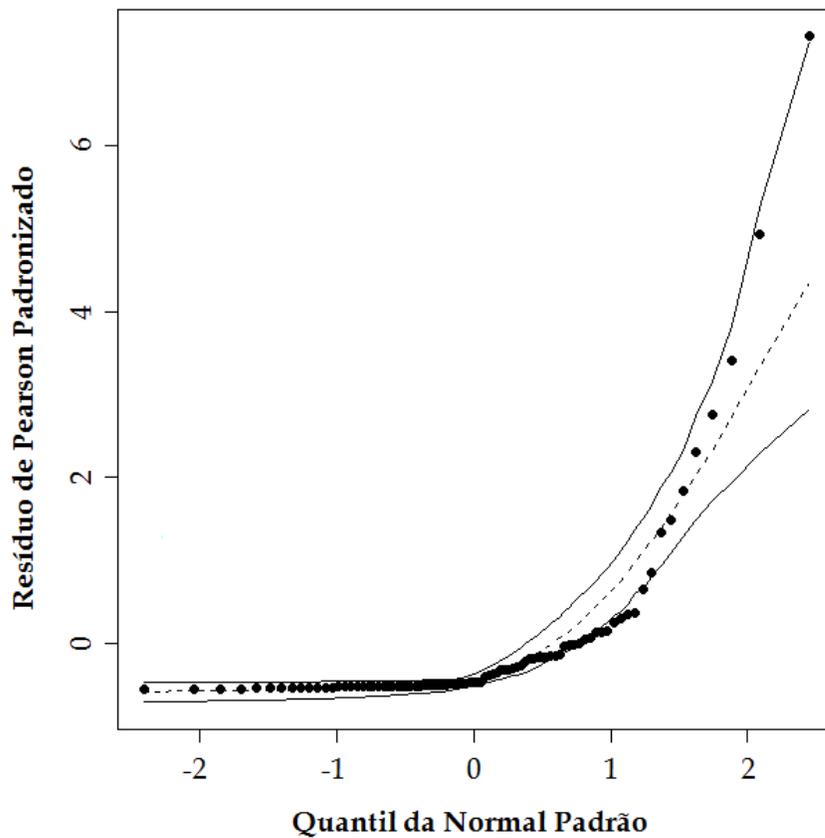
**Figura 2.** Frequências das abundâncias observadas de piolhos por hospedeiro comparada com as frequências esperadas para a distribuição Poisson e a distribuição binomial negativa.

**Tabela 1.** Teste de ajuste da distribuição observada comparada com as distribuições Poisson e a distribuição binomial negativa.

Distribuição	S.E	$\chi^2$	g.l.	P	AIC	
Poisson						
$\hat{\lambda}$	3,4205	$\pm 0,1972$	Inf	15	0	865,6627
Binomial negativa						
$\hat{k}$	0,2642	$\pm 0,0533$	18,2476	14	0,1957	371,5252
$\hat{m}\hat{u}$	3,4212	$\pm 0,7366$				

**Tabela 2.** Modelo de regressão de melhor ajuste, regressão binomial negativa, para descrição dos dados de abundância de piolhos em *Oligoryzomys nigripes* em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil, ( $\alpha = 0,05$ ; \* = fator significativo).

<b>Coefficientes</b>	<b>Estimativa</b>	<b>S.E.</b>	<b>z</b>	<b>P</b>
Intercepto	2,133	0,801	2,662	0,008
Peso	-0,054	0,037	-1,461	0,144
Sexo	0,961	0,448	2,148	0,032*
Local	-1,255	0,460	-2,725	0,006*



**Figura 3.** Normal de probabilidade com envelope simulado para os resíduos de Pearson do modelo de regressão binomial negativa.

## DISCUSSÃO

Os resultados demonstram uma distribuição agregada dos piolhos *Hoplopleura*, descrita pela distribuição binomial negativa. A distribuição agregada é um padrão geral da ocorrência de parasitos dentro de suas populações hospedeiras: muitos indivíduos hospedeiros apresentam poucos ou nenhum parasito e poucos indivíduos hospedeiros são muito parasitados (Shaw *et al.* 1998, Poulin 2007).

A abundância de piolhos parasitando *Oligoryzomys nigripes* foi influenciada pelo sexo e localidade de ocorrência do hospedeiro. Machos apresentaram uma abundância de parasitos significativamente maior que fêmeas. O viés sexual na infestação de parasitos explorando hospedeiros vertebrados é encontrado tanto para endoparasitos (Poulin 1996, Ferrari *et al.* 2004) quanto para artrópodes ectoparasitos (Harrison *et al.* 2010, Matthee *et al.* 2010). Lareschi (2010) também encontrou uma abundância significativamente maior do piolho *Hoplopleura travassosi* em machos de *O. flavescens* na Argentina.

As diferenças intersexuais morfológicas, fisiológicas e comportamentais são os fatores responsáveis pelo viés sexual no parasitismo (Klein 2000, Moore & Wilson 2002, Hillegass *et al.* 2008). Em sistemas de mamíferos, machos tendem a ser maiores que as fêmeas (Lindenfors *et al.* 2007) sendo difícil separar o efeito ‘tamanho corporal’ e ‘sexo’ nas análises. Entretanto, a espécie de roedor estudada não apresenta dimorfismo sexual no

tamanho corporal (Eisenberg & Redford 1999), o que exclui a influência de diferenças sexuais morfológicas na tendência de parasitismo para macho pelas espécies de piolho deste estudo. Assim, as diferenças intersexuais fisiológicas e comportamentais podem ser os fatores influenciando esta tendência de parasitismo.

A influência da fisiologia na diferença sexual de parasitismo baseia-se na relação negativa entre os níveis do hormônio masculino, testosterona e o desempenho da função imune. Altos níveis de testosterona têm efeitos negativos na função imune, sendo assim, machos podem ser mais suscetíveis a infecção que fêmeas (Zuk & McKean 1996, Klein 2000*b*, Klein 2004). Adicionalmente, pressões seletivas que influenciam nas diferenças de estratégia reprodutiva entre machos e fêmeas contribuem para a variação intersexual na imunidade e suscetibilidade a parasitos (Zuk 2009; Negro *et al.* 2010). Machos em sistema de acasalamento monogâmico estão sujeitos a uma seleção sexual mais fraca que espécies promíscuas (Zuk & McKean 1996), assim o nível menor de estresse pode ser uma vantagem na suscetibilidade a parasitos.

Alguns trabalhos sobre o uso de espaço de roedores Sigmodontinae sugerem que eles possuem um sistema de acasalamento promíscuo (Püttker *et al.* 2006, Blondel *et al.* 2009, Steinmann *et al.* 2009, Pires *et al.* 2010). A competição dos machos por acesso às fêmeas resulta no aumento dos níveis de testosterona, que está associada a interações agressivas e produz um

severo estresse fisiológico, aumentando a suscetibilidade de machos a infecção por parasitos (Negro *et al.* 2010, Ostner *et al.* 2011).

Além de diferenças fisiológicas entre os sexos, as diferenças comportamentais também podem desempenhar um importante papel no viés sexual de parasitismo. Machos de *O. nigripes* percorrem maiores distâncias que fêmeas, sendo provavelmente uma consequência do sistema de acasalamento promíscuo (Püttker *et al.* 2006), em que machos apresentam maior mobilidade para aumentar as chances de encontrar parceiras sexuais (Fernandes *et al.* 2010; Pires *et al.* 2010, Perdue *et al.* 2011).

A reprodução desta espécie no sudeste do Brasil ocorre o ano inteiro, apresentando dois picos, de setembro a novembro e de fevereiro a abril (Eisenberg & Redford 1999), supondo não haver diferença no padrão de mobilidade ao longo do ano. A maior mobilidade dos machos facilita o contato intra e interespecífico com indivíduos infectados e com estágios infectantes de parasitos (Morand *et al.* 2004, Krasnov *et al.* 2005, Bordes *et al.* 2009).

A abundância de piolhos parasitando *O. nigripes* também diferiu entre as duas áreas de cerrado amostradas, com Itirapina apresentando uma abundância de piolhos por hospedeiro significativamente maior que Mogi Guaçu. A diferença entre as localidades na abundância de parasitos pode ser um reflexo da diferença na densidade da espécie hospedeira em ambas as áreas, que influencia na frequência de contatos intraespecíficos (Krasnov *et al.* 2006, Ryder *et al.* 2007). Em Itirapina, os indivíduos de *O. nigripes* eram

constantemente capturados nas armadilhas, ao passo que em Mogi Guaçu, em algumas coletas não foi capturado nenhum indivíduo hospedeiro.

A diferença entre localidades na diversidade de espécies hospedeiras também pode ser responsável pela variação na abundância de ectoparasitos, uma vez que contatos interespecíficos promovem trocas de hospedeiro, quando diferentes espécies compartilham o mesmo parasito (Krasnov *et al.* 2006, Lareschi & Krasnov 2010). Em Mogi Guaçu não foi encontrada nenhuma outra espécie de roedor parasitado por piolho, ao passo que em Itirapina, foi observado que a espécie *Necromys lasiurus* (n = 17) compartilha as duas espécies de piolho com *O. nigripes*. Entretanto, enquanto *O. nigripes* abriga mais indivíduos de *Hoplopleura travassosi* (n = 348) que indivíduos de *H. imparata* (n = 42), a espécie *N. lasiurus* carrega mais indivíduos de *H. imparata* (n = 381) que indivíduos de *H. travassosi* (n = 9).

Estudos realizados na América do Sul indicam um padrão semelhante: *H. travassosi* parasitando roedores do gênero *Oligoryzomys* (Oryzomyini) e *H. imparata* parasitando *N. lasiurus* ou espécies do gênero *Akodon* (ambas Akodontini) (*e.g.* Lopes *et al.* 1989, Barros-Batesti *et al.* 1998, Cardozo-de-Almeida *et al.* 1999, González-Acuña *et al.* 2005, Lareschi & Krasnov 2010). No presente estudo, a presença de *H. imparata* em 20% dos indivíduos de *O. nigripes* parasitados e de *H. travassosi* em 17% dos indivíduos de *N. lasiurus* parasitados pode ser um indicativo da ocorrência de transferência horizontal dos piolhos entre as espécies hospedeiras através de contatos interespecíficos.

Piolhos sugadores apresentam um nível de especificidade parasito-hospedeiro muito elevado (Smith *et al.* 2008). Mais de 87% de todas as espécies conhecidas de Anoplura são associadas com uma, duas ou três espécies de hospedeiros, sendo que 62% da família Hoplopleuridae são específicos de uma única espécie hospedeira (Kim 2006) e a transmissão entre os indivíduos hospedeiros ocorre por contato (Durden 1983). A composição de espécies hospedeiras e sua abundância relativa possuem um importante papel na troca de parasitos transmitidos diretamente. Maior densidade e maior número de espécies hospedeiras em uma localidade aumentam as chances de troca de parasitos entre indivíduos intra e interespecíficos (Arneberg *et al.* 1998, Krasnov *et al.* 2002, Valera *et al.* 2003, Dobson 2004).

No presente estudo, o sexo e o local de ocorrência da espécie hospedeira *O. nigripes* foram os fatores mais importantes influenciando a abundância de piolhos *Hoplopleura* (Anoplura), provavelmente por hospedeiros machos apresentarem maior mobilidade e estresse fisiológico como consequência do sistema de acasalamento promíscuo da espécie e por Itirapina provavelmente apresentar maior número e densidade de espécies hospedeiras, que associada a mobilidade de *O. nigripes*, facilita a troca de piolhos entre indivíduos hospedeiros intra e interespecíficos.

## AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos à Estação Experimental de Mogi Guaçu e à Estação Experimental de Itirapina por autorizarem a realização do trabalho e pelo apoio logístico concedido. Agradecemos ao Prof. Dr. Pedro Marcos Linardi e sua equipe da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG) pela identificação dos piolhos coletados. Fernanda Rodrigues Fernandes e Leonardo Dominici Cruz receberam bolsa de Doutorado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Esta pesquisa foi financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Brasil: 2008/56231-2).

## LITERATURA CITADA

- ARNEBERG, P., SKORPING, A., GRENFELL, B. & READ, A. F. 1998. Host densities as determinants of abundance in parasite communities. *Proceedings of the Royal Society B* 265: 1283-1289.
- ATKINSON, A. C. 1987. *Plots, transformations and regressions: an introduction to graphical methods of diagnostic regression analysis*. Oxford University Press, London. 296 pp.
- BARCELAR, F. S., WHITE, A. & BOOTS, M. 2011. Life history and mating systems select for male biased parasitism mediated through natural

- selection and ecological feedbacks. *Journal of Theoretical Biology* 269: 131-137.
- BARROS-BATTESTI, D. M., ARZUA, M., LINARDI, P. M., BOTELHO, J. R. & SBALQUEIRO, I. J. 1998. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from Tijucas do Sul, state of Paraná, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 93: 719-725.
- BLONDEL, D. V., PINO, J. & PHELPS, S. M. 2009. Space use and social structure of Long-tailed Singing Mice (*Scotinomys xerampelinus*). *Journal of Mammalogy* 90: 715-723.
- BORDES, F., MORAND, S., KELT, D. A. & VAN VUREN, D. H. 2009. Home range and parasite diversity in mammals. *American Naturalist* 173: 467-474.
- BUSH, A. O., FERNANDÉZ, J. C., ESCH, G. W. & SEED, J. R. 2001. *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge. 580 pp.
- CAMERON, A. C. & TRIVEDI, P. K. 1998. *Regression Analysis of Count Data*. Cambridge University Press, Cambridge. 432 pp.
- CARDOZO-DE-ALMEIDA, M., LINARDI, P. M. & COSTA, J. 1999. The type specimens of sucking lice (Anoplura) deposited in the entomological collection of Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 94: 625-628.

- CASTRO, D. C., GONZÁLEZ, A. & DREON, M. 2001. A new species of sucking louse (Insecta, Anoplura) parasitic on *Auliscomys* (Mammalia, Rodentia) in Argentina. *Journal of Parasitology* 87: 263-266.
- CASTRO, D. C., GONZÁLEZ, A., LATTARI, M., MARTINO, N. & ROMERO, M. D. 2007. A detailed description of a new species of the *Hoplopleura aitkeni* group (Phthiraptera: Anoplura: Hoplopluridae) parasitic on South American rodents (Mammalia: Rodentia) in Argentina. *Entomological News* 118: 325-335.
- DELIGNETTE-MULLER, M. L., POUILLOT, R., DENIS, J. B. & DUTANG, C. 2010. *Fitdistrplus: help to fit of a parametric distribution to non-censored or censored data*. R package version 0.1-3 (<http://CRAN.R-project.org/package=fitdistrplus>).
- DOBSON, A. J. 2002. *An introduction to generalized linear models*. (Second edition). Chapman & Hall, Boca Raton. 240 pp.
- DURDEN, L. A. 1983. Sucking louse (*Hoplopleura erratica*: Insecta, Anoplura) exchange between individuals of a wild population of Eastern chipmunks, *Tamias striatus*, in central Tennessee, U.S.A. *Journal of Zoology* 201: 117-123.
- DURDEN, L. A. & RAUSCH, R. L. 2007. *Haemodipsus brachylagi* n. sp. (Phthiraptera: Anoplura: Polyplacidae), a new sucking louse from the pygmy rabbit in Nevada. *Journal of Parasitology* 93: 247-251.

- DURDEN, L. A. & TIMM, R. M. 2001. *Hoplopleura janzeni* n. sp. (Phthiraptera: Anoplura), a new sucking louse from a Central American swimming mouse. *Journal of Parasitology* 87: 1409-1413.
- DURDEN, L. A., BANKS, C. W., CLARK, K. L., BELBEY, B. V. & OLIVER-JR., J. H. 1997. Ectoparasite fauna of the eastern woodrat, *Neotoma floridana*: composition, origin, and comparison with ectoparasite faunas of western woodrat species. *Journal of Parasitology* 83: 374-381.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics – Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil (Volume 3)*. University of Chicago Press, Chicago. 609 pp.
- FERNANDES, F. R., CRUZ, L. D., MARTINS, E. G. & REIS, S. F. 2010. Growth and home range size of gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 26: 185-192.
- FERRARI, N., CATTADORI, I. M., NESPEREIRA, J., RIZZOLI, A. & HUDSON, P. J. 2004. The role of host sex in parasite dynamics: field experiments on the yellow-necked mouse *Apodemus flavicollis*. *Ecological Letters* 7: 88-94.
- GONZÁLEZ-ACUNÃ, D. A., CASTRO, D. C., SALAS, L. C. M., TORRES-MURA, J. C. & MEY, E. 2005. New records of sucking lice (Insecta: Phthiraptera: Anoplura) on rodents (Mammalia: Rodentia: Muridae) from Chile. *Mastozoologia Neotropical* 12: 249-251.

- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the 'cerrado' vegetation of Central Brazil. *Journal of Ecology* 59: 411-419.
- HARRISON, A., SCANTLEBURY, M. & MONTGOMERY, W. I. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* 119: 1099-1104.
- HILLEGASS, M. A., WATERMAN, J. M. & ROTH J. D. 2008. The influence of sex and sociality on parasite loads in an African ground squirrel. *Behavioral Ecology* 19: 1006-1011.
- KIM, K. C. 2006. Blood-sucking lice (Anoplura) of small mammals: true parasites. Pp. 141-160 in Morand, S., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (eds.) *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer, Tokyo.
- KLEIN, S. L. 2000a. Hormones and mating system affect sex and species differences in immune function among vertebrates. *Behavioural Processes* 51: 149-166.
- KLEIN, S. L. 2000b. The effects of hormones on sex differences in infection: from genes to behavior. *Neuroscience Biobehavioral Reviews* 24: 627-638.
- KLEIN, S. L. 2004. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunology* 26: 247-264.
- KRASNOV, B. R., KHOKHLOVA, I. S. & SHENBROT, G. I. 2002. The effect of host density on ectoparasite distribution: an example of a rodent parasitized by fleas. *Ecology* 83: 164-175.

- KRASNOV, B. R., MORAND, S., HAWLENA, H., KHOKHLOVA, I. S. & SHENBROT, G. I. 2005. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* 146: 209-217.
- KRASNOV, B. R., STANKO, M., MIKLISOVA, D. & MORAND, S. 2006. Habitat variation in species composition of flea assemblages on small mammals in central Europe. *Ecological Research* 21: 460-469.
- LARESCHI, M. 2010. Ectoparasite occurrence associated with males and females of wild rodents *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse) and *Akodon azarae* (Fischer) (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the Punta Lara Wetlands, Argentina. *Neotropical Entomology* 39: 818-822.
- LARESCHI, M. & KRASNOV, B. R. 2010. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. *Medical and Veterinary Entomology* 24: 284-292.
- LIGHT, J. E., SMITH, V. S., ALLEN, J. M., DURDEN, L. A. & REED, D. L. 2010. Evolutionary history of mammalian sucking lice (Phthiraptera: Anoplura). *BMC Evolutionary Biology* 10: 292-306.
- LINDENFORS, P., GITTLEMAN, J. L. & JONES, K. E. 2007. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 16-26 in Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T. (eds.). *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, New York.

- LOPES, C. M. L., LINARDI, P. M. & BOTELHO, J. R. 1989. Ectoparasitos de roedores do município de Tiradentes, Minas Gerais. I. Ectoparasitofauna. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84: 333-334.
- MATTHEE, S., McGEOCH, M. A. & KRASNOV, B. R. 2010. Parasite specific-variation and the extent of male-biased parasitism; an example with a South African rodent and ectoparasitic arthropods. *Parasitology* 137: 651-660.
- MOORE, S. L. & WILSON, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297: 2015-2018.
- MORAND, S., GOÛY DE BELLOCQ, J., STANKO, M. & MIKLISOVA, D. 2004. Is sex-biased ectoparasitism related to sexual size dimorphism in small mammals of Central Europe? *Parasitology* 129: 505-510.
- MORAND, S., KRASNOV, B. R., POULIN, R. & DEGEN, A. A. 2006. Micromammals and macroparasites: who is who and how do they interact? Pp. 3-9 in Morand, S., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (eds.) *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer, Tokyo.
- NAVONE, G. T., NOTARNICOLA, J., NAVA, S., ROBLES, M. R., GALLIARI, C. & LARESCHI, M. 2009. Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Río de la Plata, Argentina. *Mastozoologia Neotropical* 16: 121-134.
- NEGRO, S. S., CAUDRON, A. K., DUBOIS, M., DELAHAUT, P. & GEMMELL, N. J. 2010. Correlation between male social status,

- testosterone levels, and parasitism in a dimorphic polygynous mammal. *PLoS ONE* 5: e12507 (1-8).
- NEUHAUS, P. 2003. Parasite removal and its impact on litter size and body condition in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Proceedings of the Royal Society of London, B. Biological Sciences* 270: 213-215.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. Pp. 91-120 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- OSTNER, J., HEISTERMANN, M. & SCHÜLKE, O. 2011. Male competition and its hormonal correlates in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *Hormones and Behavior* 59: 105-113.
- PERDUE, B. M., SNYDER, R. J., ZHIHE, Z., MARR, M. J. & MAPLE, T. L. 2011. Sex differences in spatial ability: a test of the range size hypothesis in the order Carnivora. *Biology Letters* 7: 380-383.
- PIRES, A. S., FERNANDEZ, F. A. S., FELICIANO, B. R. & FREITAS, D. 2010. Use of space by *Necromys lasiurus* (Rodentia, Sigmodontinae) in a grassland among Atlantic Forest fragments. *Mammalian Biology* 75: 270-276.
- POULIN, R. 1996. Sexual inequalities in helminth infections: a cost of being a male? *American Naturalist* 147: 287-295.
- POULIN, R. 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. (Second edition). Princeton University Press, New Jersey. 332 pp.

- PÜTTKER, T., MEYER-LUCHT, Y. & SOMMER, S. 2006. Movement distances of five rodent and two marsupial species in forest fragments of the coastal Atlantic rainforest, Brazil. *Ecotropica* 12: 131-139.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. (<http://www.r-project.org/>).
- RYDER, J. J., MILLER, M. R., WHITE, A., KNELL, R. J. & BOOTS, M. 2007. Host-parasite population dynamics under combined frequency- and density-dependent transmission. *Oikos* 116: 2017-2026.
- SHAW, D. J., GRENFELL, B. T. & DOBSON, A. P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117: 597-610.
- SMITH, V. S., LIGHT, J. E. & DURDEN, L. A. 2008. Rodent louse diversity, phylogeny, and cospeciation in the Manu Biosphere Reserve, Peru. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 598-610.
- STEINMANN, A. R., PRIOTTO, J. W. & POLOP, J. J. 2009. Territorial behavior in corn mice, *Calomys musculinus* (Muridae: Sigmodontinae), with regard to mating system. *Journal of Ethology* 27: 51-58.
- VALERA, F., CASAS-CRIVILLÉ, A. & HOI, H. 2003. Interspecific parasite exchange in a mixed colony of birds. *Journal of Parasitology* 89: 245-250.
- WEAVER, H. J. & BARTON, L. R. 2008. A new species of sucking louse (Phthiraptera: Anoplura) from Australia, and a key to the Australian species of *Hoplopleura*. *Zootaxa* 1679: 55-62.

- WEAVER, H. J. & SMALES, L. R. 2009. The parasite assemblages of *Zyomys argurus* (Thomas, 1889) (Muridae: Murinae) from northern Australia. *Australian Journal of Zoology* 57: 429–432.
- ZEILEIS, A., KLEIBER, C. & JACKMAN, S. 2008. Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software* 27: 1-25 (<http://www.jstatsoft.org/v27/i08>).
- ZUK, M., & McKEAN, K. A. 1996. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal of Parasitology* 26: 1009–1024.
- ZUK, M. 2009. The sicker sex. *PLoS Pathogens* 5: 1-3.

## CAPÍTULO 2

### **Efeito do tamanho corporal de *Oligoryzomys nigripes* na abundância de ácaros ectoparasitos.**

*Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares*

**Resumo:** Parasitismo é uma relação ecológica entre organismos de espécies diferentes, em que uma espécie (parasito) vive dentro ou sobre a outra espécie (hospedeiro), obtendo dele parte ou todos os seus nutrientes orgânicos e causando algum grau de dano real ao seu hospedeiro. Nós investigamos a influência do sexo, tamanho corporal e local de ocorrência do hospedeiro *Oligoryzomys nigripes* na abundância de ácaros ectoparasitos (Acari: Parasitiformes: Mesostigmata). O dados seguiram uma distribuição binomial negativa. O modelo linear generalizado de regressão binomial negativa, incorporando massa corporal, sexo e localidade como variáveis explanatórias indicou que o tamanho corporal (indicativo de idade) de *O. nigripes* contribuiu significativamente para a variação na abundância de ácaros ectoparasitos por hospedeiro. A tendência de parasitismo em hospedeiros com tamanho corporal maior, indicando que são mais velhos, pode estar associado ao fato de indivíduos maiores permitirem a coexistência de um maior número de parasitos e apresentarem maior mobilidade, estando mais expostos a uma infecção por parasitos.

**Palavras-chave:** abundância, ácaros, idade, tamanho corporal, *Oligoryzomys nigripes*.

## INTRODUÇÃO

Parasitos utilizam seus hospedeiros como abrigo, para nutrição e dispersão, causando algum grau de dano real aos mesmos. A riqueza de espécies de parasitos em uma dada espécie hospedeira não é produto de processos aleatórios e sim consequência das características morfológicas e ecológicas dos hospedeiros, tais como tamanho corporal (Ezenwa *et al.* 2006), densidade populacional (Nunn *et al.* 2003) e distribuição geográfica (Lindenfors *et al.* 2007a).

A abundância de parasitos em uma dada espécie hospedeira pode variar de acordo com o tamanho corporal, uma vez que indivíduos com maior tamanho corporal podem agregar mais parasitos, devido sua maior mobilidade, maior quantidade de alimento disponível e maior superfície de área (Moore & Wilson 2002, Poulin 2007, Bordes *et al.* 2009). Indivíduos maiores apresentam maior necessidade metabólica, percorrendo maiores distâncias em busca de alimento (McNab 1963) e conseqüentemente ficam mais expostos aos parasitos (Bordes *et al.* 2009).

A abundância de parasitos pode ser influenciada também pelo sexo do hospedeiro, se machos e fêmeas diferem na sua morfologia, fisiologia e comportamento. Muitas espécies de mamíferos apresentam dimorfismo sexual de tamanho, com machos sendo maiores que fêmeas em mais de 45% das espécies (Lindenfors *et al.* 2007b). A diferença intersexual na fisiologia baseia-se na relação negativa entre o hormônio masculino, testosterona e o

desempenho da função imune, tornando os machos mais suscetíveis a maioria das infecções por parasitos (Klein 2004). Diferenças comportamentais entre os sexos estão relacionadas com maior mobilidade de machos que fêmeas em sistemas de acasalamento promíscuos, uma vez que a área de vida das fêmeas geralmente está associada à qualidade do habitat, ao passo que a área de vida dos machos está associada ao aumento nas chances de encontrar parceiras sexuais (Pütker *et al.* 2006, Fernandes *et al.* 2010, Perdue *et al.* 2011).

As diferenças de densidade e diversidade de espécies de roedores hospedeiras entre localidades podem influenciar a abundância e diversidade de parasitos. Uma maior densidade de uma dada espécie hospedeira, aumenta as chances de transmissão de ectoparasitos entre indivíduos intraespecíficos (Krasnov *et al.* 2006, Ryder *et al.* 2007) e uma maior diversidade de espécies hospedeiras aumenta as chances de troca de ectoparasitos entre indivíduos interespecíficos, se diferentes espécies compartilham os mesmos parasitos (Dobson 2004, Lareschi & Krasnov 2010). A transmissão de ectoparasitos pode ocorrer por contatos diretos (Darolova *et al.* 2001, Valera *et al.* 2003) ou por forese, quando indivíduos parasitos anexam-se a outros indivíduos parasitos mais móveis para sua dispersão (Houck & OConnor 1991, Harbison *et al.* 2009).

Os ácaros Mesostigmata (Acari: Parasitiformes) são muito diversos, apresentando grupos de predadores de vida livre, grupos de parasitos facultativos e grupos de parasitos obrigatórios (Dowling & OConnor 2010). São encontrados em populações de roedores selvagens, podendo sobreviver

longos períodos no ambiente e viajar consideráveis distâncias em busca de novos hospedeiros. O ciclo de vida dos ácaros Mesostigmata geralmente consiste de ovo, larva, protoninfa, deutoninfa e adulto (Dowling 2006).

Neste estudo, foram coletados dados de ácaros (Acari: Parasitiformes: Mesostigmata) parasitando a espécie de roedor *Oligoryzomys nigripres* (Mammalia: Rodentia) em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil para investigar se o parasitismo por Acari é influenciado pelo sexo, tamanho corporal ou local de ocorrência do hospedeiro.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Área de estudo**

O estudo foi realizado em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil, no estado de São Paulo: Estação Experimental de Mogi Guaçu (22°24'S; 47°15'W) e Estação Experimental de Itirapina (22°24'S; 47°82' W) (Figura 1). A Estação Experimental de Itirapina possui 3.212 ha e altitudes que variam entre 700-827 m, ao passo que a Estação Experimental de Mogi Guaçu possui 3.050 ha e altitudes que variam entre 600-730 m (dados do Instituto Florestal de São Paulo). Ambas as áreas consistem em remanescentes de cerrado e mata ciliar, estando distantes 70 km uma da outra. Mais detalhes da área de estudo constam no Capítulo 1 (páginas 14 e 15).

## Coleta de dados

A metodologia de coleta de dados utilizada foi idêntica a descrita no capítulo 1 desta tese. Mais detalhes constam na página 16.

Os ectoparasitos coletados (Acari: Mesostigmata) foram identificados pelo prof<sup>o</sup> Gilberto Salles Gazeta e sua equipe da Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ-RJ).

## Análise de dados

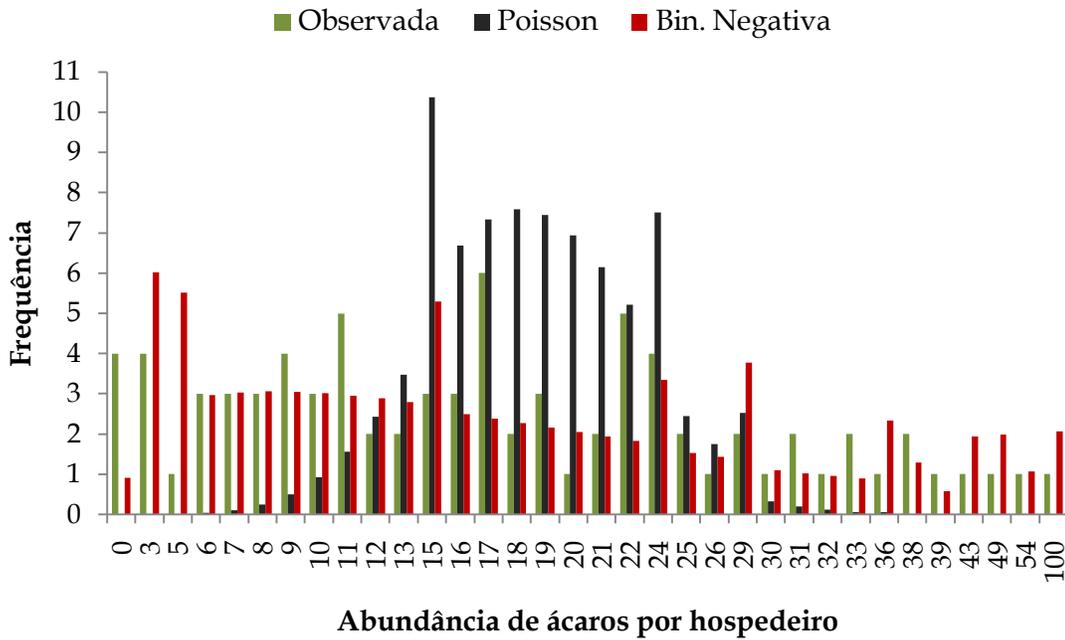
A análise de dados aplicada neste estudo é idêntica a que foi utilizada no capítulo 1 desta tese. Mais detalhes constam nas páginas 17, 18 e 19.

## RESULTADOS

Um total de 91 indivíduos de *Oligoryzomys nigripes* foram capturados em ambas as áreas, Mogi Guaçu (n = 33; ♂ = 17 e ♀ = 16) e Itirapina (n = 58; ♂ = 33 e ♀ = 25) durante o período de coleta de dados. Em Mogi Guaçu foram encontradas 11 espécies de ácaros ectoparasitos (n = 572) em *O. nigripes*: *Androlaelaps fahrenheitsi*, *Epactozetes imitator*, *Gigantolaelaps oudemansi*, *G. peruviana*, *G. thifoni*, *G. vitzthumi*, *Laelaps paulistanensis*, *Mysolaelaps parvoispinosus*, *Ornithonyssus* sp., *Prolistophorus nectomys* e *Prolistophorus* sp,

sendo *L. paulistanensis* (n = 198) e *M. parvoispinosus* (n = 182) as espécies mais abundantes parasitando *O. nigripes*, ao passo que em Itirapina foram encontradas 14 espécies de ácaros ectoparasitos (n = 956): *Androlaelaps farenholzi*, *A. rotundus*, *Epactozetes imitator*, *Gigantolaelaps peruviiana*, *G. vitzthumi*, *Laelaps differens*, *L. manguinhosi*, *L. paulistanensis*, *L. thori*, *Mysolaelaps parvoispinosus*, *Ornithonyssus brasiliensis*, *Ornithonyssus monteroi*, *Ornithonyssus* sp. e *Prolistophorus nectomys*, sendo, *L. paulistanensis* (n = 311) e *M. parvoispinosus* (n = 295) também as espécies mais abundantes.

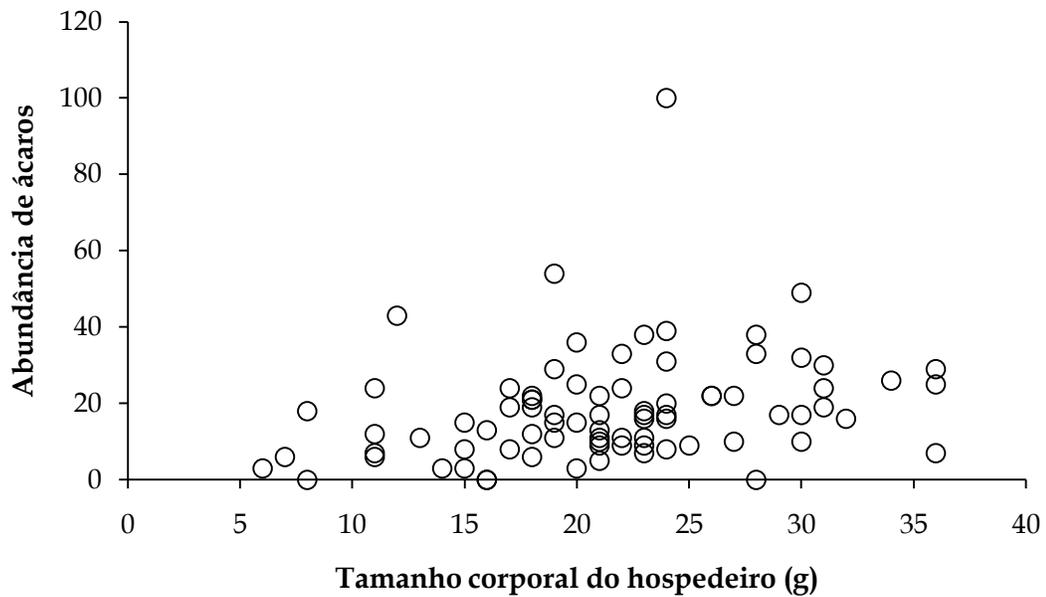
A distribuição da frequência das abundâncias de piolhos por hospedeiro apresentou sobredispersão, seguindo uma distribuição binomial negativa (Figura 2). O modelo binomial negativa forneceu um ajuste estatisticamente satisfatório para a distribuição de frequência observada da abundância de piolhos por hospedeiro (Tabela 1). O modelo linear generalizado de regressão binomial negativa indicou que a variável explanatória ‘peso’ influenciou significativamente a abundância de ácaros por hospedeiro (Tabela 2), sendo que indivíduos maiores apresentam maior abundância de parasitos (Figura 3). O gráfico de probabilidade dos resíduos mostra que a maioria dos pontos que representam o resíduo está distribuída dentro das bandas de confiança, indicando que o modelo é válido (Figura 4).



**Figura 2.** Frequências das abundâncias observadas de ácaros comparadas com as frequências esperadas para a distribuição Poisson e a distribuição binomial negativa.

**Tabela 1.** Teste de ajuste da distribuição observada comparada com as distribuições Poisson e a distribuição binomial negativa.

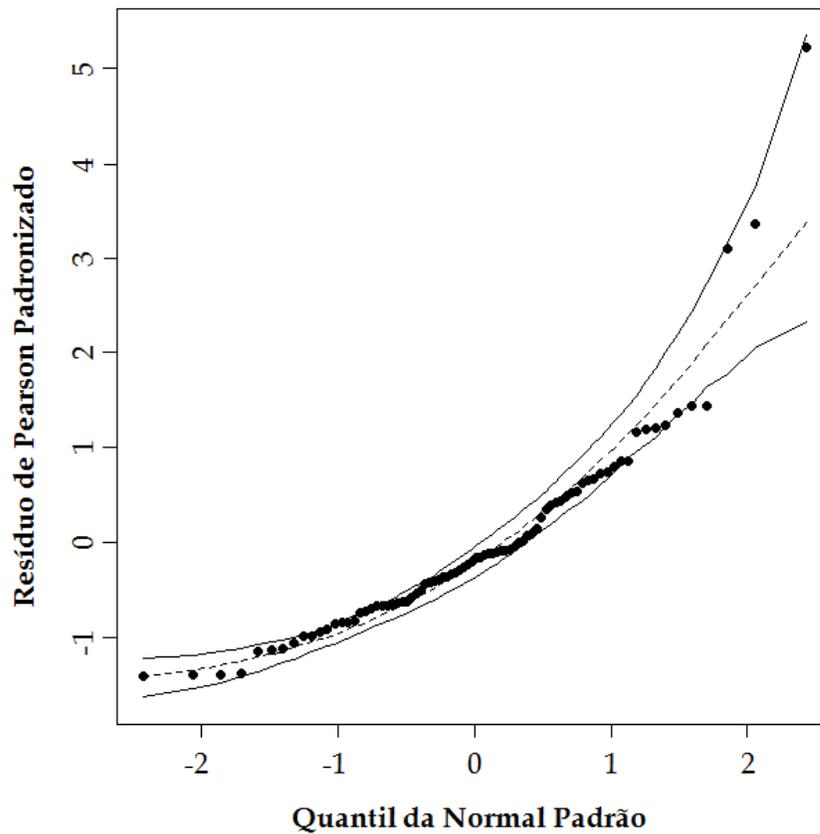
Distribuição		S.E	$\chi^2$	g.l.	P	AIC
Poisson						
$\hat{\lambda}$	18,634	$\pm 0,477$	>1000	32	0	1169,366
Binomial negativa						
$\hat{k}$	1,881	$\pm 0,328$	36,464	31	0,230	639,863
$\hat{m}\hat{u}$	18,632	$\pm 1,574$				



**Figura 3.** Variação da abundância de ácaros ectoparasitos de acordo com a massa corporal dos indivíduos hospedeiros de *Oligoryzomys nigripes*.

**Tabela 2.** Modelo de regressão de melhor ajuste, regressão binomial negativa, para descrição dos dados de abundância de ácaros em *Oligoryzomys nigripes* em duas áreas de cerrado do sudeste do Brasil, ( $\alpha = 0,05$ ; \* = fator significativo).

<b>Coeficientes</b>	<b>Estimativa</b>	<b>S.E.</b>	<b>z</b>	<b>P</b>
Intercepto	2,006	0,305	6,574	< 0,0001
Peso	0,040	0,013	3,012	0,00259*
Sexo	-0,004	0,172	-0,024	0,98108
Local	0,107	0,173	0,622	0,53393



**Figura 3.** Normal de probabilidade com envelope simulado para os resíduos de Pearson do modelo de regressão binomial negativa.

## DISCUSSÃO

Os resultados demonstraram uma distribuição agregada das espécies de ácaros ectoparasitos, descrita pela distribuição binomial negativa. Esta distribuição com muitos indivíduos hospedeiros albergando pouco ou nenhum parasito e poucos indivíduos hospedeiros apresentando muitos

parasitos é um padrão observado em muitas relações parasito-hospedeiro (Shaw *et al.* 1998, Poulin 2007).

As duas espécies mais abundantes de ácaros, *L. paulistanensis* e *M. parvispinosus*, pertencem à família Laelapidae. Em muitos Laelapidae, o ciclo de vida geral é reduzido pela retenção do ovo e até mesmo do ovo e larva, protegendo os ácaros de fatores de mortalidade que afetariam os estágios iniciais (Radovsky 1994). A predominância de fêmeas na maioria das espécies coletadas de ácaros Laelapidae, com machos e ninfas ausentes ou em baixa densidade é consistente com a hipótese que machos e ninfas permanecem no ninho do hospedeiro e as fêmeas correspondem ao estágio de dispersão (Radovsky 1994, Martins-Hatano *et al.* 2002).

Em Laelapidae, os machos são caracterizados por quelíceras fortemente modificadas para transferência de esperma (Martins-Hatano *et al.* 2002) e uma vez fecundadas, as fêmeas produzem ovos por toda sua vida. Alguns ácaros lelapíneos não são capazes de reproduzir sem sangue de vertebrados na sua dieta (Downling 2006), sugerindo a razão das fêmeas serem mais frequentes no hospedeiro.

A abundância de ácaros foi influenciada pela massa corporal do hospedeiro. A hipótese do “hospedeiro bem alimentado” estabelece que parasitos escolhem hospedeiros maiores por serem melhor alimentados, aumentando a sua aquisição de alimento (Hawlena *et al.* 2005). Moore & Wilson (2002) observaram a influência do tamanho corporal de espécies de mamíferos na carga parasitária. Em espécies em que machos são o maior

sexo, foram eles os mais parasitados, ao passo que em espécies em que fêmeas são o maior sexo, elas foram mais parasitadas.

Se para os parasitos os hospedeiros representam uma mancha de habitat que varia espacialmente e temporariamente, o tamanho da mancha pode influenciar na quantidade de organismos que ela é capaz de suportar. Sendo assim, indivíduos maiores permitem uma maior coexistência de parasitos que indivíduos menores. Rózsa (1997) observou que a infestação de ácaros de penas de asas era positivamente relacionada com a massa corporal de hospedeiros aves.

Ectoparasitos que não passam todo o seu ciclo de vida no hospedeiro podem ser menos influenciados por fatores tais como, diferenças sexuais imunológicas do hospedeiro e co-ocorrência de espécies hospedeiras filogeneticamente próximas no ambiente. Para ácaros ectoparasitos, em que apenas o estágio dispersante (fêmeas) está presente no hospedeiro, o tamanho do hospedeiro parece ser um fator indicativo do número de ectoparasitos que ele é capaz de agregar e transportar.

No presente estudo, a massa corporal da espécie hospedeira *O. nigripes* foi o fator mais importante influenciando a abundância de ácaros ectoparasitos, provavelmente por indivíduos hospedeiros maiores permitirem uma maior coexistência de indivíduos parasitos. Sendo as fêmeas o estágio de dispersão, quando o hospedeiro muda de ninho, elas são responsáveis pela infestação do ninho e transmissão para outros indivíduos hospedeiros.

## AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos à Estação Experimental de Mogi Guaçu e à Estação Experimental de Itirapina por autorizarem a realização do trabalho e pelo apoio logístico concedido. Agradecemos ao Dr. Gilberto Salles Gazeta e sua equipe da Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ-RJ) pela identificação dos ácaros coletados. Fernanda Rodrigues Fernandes e Leonardo Dominici Cruz receberam bolsa de Doutorado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES). Esta pesquisa foi financiada pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP, Brasil: 2008/56231-2).

## LITERATURA CITADA

- ATKINSON, A. C. 1987. *Plots, transformations and regressions: an introduction to graphical methods of diagnostic regression analysis*. Oxford University Press, London. 296 pp.
- BORDES, F., MORAND, S., KELT, D. A. & VAN VUREN, D. H. 2009. Home range and parasite diversity in mammals. *American Naturalist* 173: 467-474.
- CAMERON, A. C. & TRIVEDI, P. K. 1998. *Regression Analysis of Count Data*. Cambridge University Press, Cambridge. 432 pp.

- DAROLOVA, A., HOI, H., KRISTOFIK, J. & HOI, C. 2001. Horizontal and vertical ectoparasite transmission of three species of malophaga, and individual variation in European bee-eaters (*Merops apiaster*). *Journal of Parasitology* 87: 256–262.
- DELIGNETTE-MULLER, M. L., POUILLOT, R., DENIS, J. B. & DUTANG, C. 2010. *Fitdistrplus: help to fit of a parametric distribution to non-censored or censored data*. R package version 0.1-3 (<http://CRAN.R-project.org/package=fitdistrplus>).
- DOBSON, A. 2004. Population dynamics of pathogens with multiple host species. *American Naturalist* 164: S64-S78.
- DOWLING, A. P. G. 2006. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: systematic, ecology, and the evolution of parasitic associations. Pp. 103-117 in Morand, S., Krasnov, B. R. & Poulin, R. (eds.) *Micromammals and macroparasites: From evolutionary ecology to management*. Springer, Tokyo.
- DOWLING, A. P. G. & OCONNOR, B. M. 2010. Phylogeny of Dermanyssoidea (Acari: Parasitiformes) suggests multiple origins of parasitism. *Acarologia* 50: 113-129.
- EISENBERG, J. F. & REDFORD, K. H. 1999. *Mammals of the Neotropics: the Central Neotropics – Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil (Volume 3)*. University of Chicago Press, Chicago. 609 pp.

- EZENWA, V. O., PRICE, S. A., ALTIZER, S., VITONE, N. D. & COOK, K. C. 2006. Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. *Oikos* 115: 526-536.
- FERNANDES, F. R., CRUZ, L. D., MARTINS, E. G. & REIS, S. F. 2010. Growth and home range size of gracile mouse opossum *Gracilinanus microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian cerrado. *Journal of Tropical Ecology* 26: 185-192.
- GOODLAND, R. 1971. A physiognomic analysis of the 'cerrado' vegetation of Central Brazil. *Journal of Ecology* 59: 411-419.
- HARBISON, C. W., JACOBSEN, M. V. & CLAYTON, D. H. 2009. Hitchhiker's guide to parasite transmission: phoretic behavior of feather lice. *International Journal of Parasitology* 39: 569-575.
- HAWLENA, H., ABRAMSKY, Z. & KRASNOV, B. R. 2005. Age-biased parasitism and density-dependent distribution of fleas (Siphonaptera) on a desert rodent. *Oecologia* 146: 200-208.
- HOUCK M. A. & OCONNOR B. M. 1991. Ecological and evolutionary significance of phoresy in the Astigmata. *Annual Review of Entomology* 36: 611-636.
- KLEIN, S. L. 2004. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunology* 26: 247-264.
- KRASNOV, B. R., STANKO, M., MIKLISOVA, D. & MORAND, S. 2006. Habitat variation in species composition of flea assemblages on small mammals in central Europe. *Ecological Research* 21: 460-469.

- LARESCHI, M. & KRASNOV, B. R. 2010. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. *Medical and Veterinary Entomology* 24: 284-292.
- LINDENFORS, P., NUNN, C. L., JONES, K. E., CUNNINGHAM, A. A., SECHREST, W. & GITTLEMAN, J. L. 2007a. Parasite species richness in carnivores: effects of host body mass, latitude, geographical range and population density. *Global Ecology and Biogeography* 16: 496-509.
- LINDENFORS, P., GITTLEMAN, J. L. & JONES, K. E. 2007b. Sexual size dimorphism in mammals. Pp. 16-26 in Fairbairn, D. J., Blanckenhorn, W. U. & Székely, T. (eds.). *Sex, size, and gender roles: evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, New York.
- MARTINS-HATANO, F., GETTINGER, D. & BERGALLO, H. G. 2002. Ecology and host specificity of Laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic forest area of Brazil. *Journal of Parasitology* 88: 36-40.
- McNAB, B.K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97:133-140.
- MOORE, S. L. & WILSON, K. 2002. Parasites as a viability cost of sexual selection in natural populations of mammals. *Science* 297: 2015-2018.
- NUNN, C. L., ALTIZER, S., JONES, K. E. & SECHREST, W. 2003. Comparative tests of parasite species richness in primates. *American Naturalist* 162: 597-614.

- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & RATTER, J.A. 2002. Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. Pp. 91-120 in Oliveira, P. S. & Marquis, R. J. (eds). *The Cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York.
- PERDUE, B. M., SNYDER, R. J., ZHIHE, Z., MARR, M. J. & MAPLE, T. L. 2011. Sex differences in spatial ability: a test of the range size hypothesis in the order Carnivora. *Biology Letters* 7: 380-383.
- POULIN, R. 2007. *Evolutionary ecology of parasites*. (Second edition). Princeton University Press, New Jersey. 332 pp.
- PÜTTKER, T., MEYER-LUCHT, Y. & SOMMER, S. 2006. Movement distances of five rodent and two marsupial species in forest fragments of the coastal Atlantic rainforest, Brazil. *Ecotropica* 12: 131-139.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. (<http://www.r-project.org/>).
- RADOVSKY, F. J. 1994. The evolution of parasitism and the distribution of some Dermanyssoid mites (Mesostigmata) on vertebrate hosts. Pp. 186-217 in Houck, M. A. (ed.) *Mites: ecological and evolutionary analyses of life-history patterns*. Chapman & Hall, New York.
- RÓZSA, L. 1997. Wing-feather mite (Acari: Proctophyllodidae) abundance correlates with body mass of passerine hosts: a comparative study. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1535-1539.

- RYDER, J. J., MILLER, M. R., WHITE, A., KNELL, R. J. & BOOTS, M. 2007. Host-parasite population dynamics under combined frequency- and density-dependent transmission. *Oikos* 116: 2017-2026.
- SHAW, D. J., GRENFELL, B. T. & DOBSON, A. P. 1998. Patterns of macroparasite aggregation in wildlife host populations. *Parasitology* 117: 597-610.
- VALERA, F., CASAS-CRIVILLÉ, A. & HOI, H. 2003. Interspecific parasite exchange in a mixed colony of birds. *Journal of Parasitology* 89: 245-250.
- ZEILEIS, A., KLEIBER, C. & JACKMAN, S. 2008. Regression Models for Count Data in R. *Journal of Statistical Software* 27: 1-25 (<http://www.jstatsoft.org/v27/i08>).

## CAPÍTULO 3

### **Similaridades das faunas de ectoparasitos de roedores sigmodontíneos: fatores filogenético e geográfico.**

*Fernanda Rodrigues Fernandes, Leonardo Dominici Cruz, Arício Xavier Linhares*

**Resumo:** A filogenia e sobreposição geográfica dos hospedeiros são alguns dos fatores que podem influenciar a composição da fauna de parasitos em um sistema parasito-hospedeiro. Nós investigamos a influência da filogenia (tempo de divergência) e do ambiente (sobreposição geográfica) das espécies de roedores sigmodontíneos sobre as similaridades composicionais das faunas de artrópodes ectoparasitos (Acari: Mesostigmata e Insecta: Siphonaptera). Para analisar a influência da filogenia e da geografia das espécies de roedores sigmodontíneos sobre a similaridade das faunas de artrópodes ectoparasitos foi utilizado um teste parcial de Mantel. Considerando ambos os grupos de ectoparasitos (Siphonaptera e Mesostigmata), a filogenia foi o único preditor significativo, com as espécies hospedeiras que divergiram em um tempo mais recente apresentando faunas de ectoparasitos mais similares entre si. Os resultados das análises separadas das similaridades composicionais das faunas de Mesostigmata e Siphonaptera também são apresentados e discutidos.

**Palavras-chave:** ectoparasitos, filogenia, roedores, sobreposição geografia, mamíferos.

## INTRODUÇÃO

Faunas de parasitos correspondem ao conjunto de todas as espécies de parasitos que exploram uma espécie de hospedeiro em toda sua extensão geográfica (Poulin 2007). Geralmente, nenhuma população de hospedeiros terá todas as espécies da fauna de parasitos, ou seja, algumas espécies da fauna de parasitos nunca co-ocorrerão de fato na natureza. Assim, as faunas de parasitos são agrupamentos artificiais, ao invés de biológicos (Poulin 2007), mas os processos por trás de suas formações são biológicos e válidos de investigação e discussão.

Presume-se que a formação das faunas de parasitos ocorre através do tempo evolutivo e que é influenciada por dois processos principais, a aquisição e a perda de espécies de parasitos através do tempo. A aquisição de espécies de parasitos por uma espécie hospedeira ocorre por herança a partir de espécies hospedeiras ancestrais (Brooks 1988), ou por permuta com espécies hospedeiras relacionadas ou não relacionadas filogeneticamente, mas que co-ocorrem em uma área geográfica qualquer (Antonovics *et al.* 2002, Brooks *et al.* 2006). Por outro lado, a perda de espécies de parasitos pode ocorrer devido a acidentes históricos (*e.g.* divisão abrupta de uma população hospedeira, em que uma população fundadora torna-se isolada e livre de algumas espécies de parasitos), ou por dispersão de espécies hospedeiras para novos ambientes, que podem apresentar condições desfavoráveis para

algumas espécies de parasitos (*e.g.* ausência de hospedeiros intermediários apropriados no novo ambiente) (Hafner & Page 1995, Paterson *et al.* 1999).

Supõe-se então que, a composição da fauna de parasitos de uma espécie hospedeira é em parte devido a sua identidade filogenética e em parte devido ao seu ambiente (Kennedy & Bush 1994). Desse modo, podemos esperar que o efeito da filogenia manifesta-se através de uma maior similaridade composicional das faunas de parasitos em espécies hospedeiras de relações filogenéticas mais próximas, ao passo que o efeito do ambiente manifesta-se através de uma maior similaridade composicional das faunas de parasitos em espécies hospedeiras que co-ocorrem em um ambiente (*e.g.* mesma área geográfica), independente de sua relação filogenética (Hoberg & Brooks 2008).

Estudos recentes têm indicado a influência da filogenia dos hospedeiros, bem como do ambiente na composição das comunidades e faunas de parasitos em alguns sistemas parasito-hospedeiro (*e.g.* Brooks *et al.* 2006, Muñoz *et al.* 2006, Davies & Pedersen 2008, Poulin 2010). Todavia, a maior parte destes estudos está relacionada a sistemas cujos parasitos são endoparasitos (*e.g.* platelmintos), com ciclos de vida e modos de transmissão muito diferentes da outra forma de organismos parasitos, os ectoparasitos.

Assim, este estudo teve como objetivo investigar a influência da filogenia, representada como o tempo de divergência, e do ambiente, representado como a sobreposição geográfica, das espécies de roedores

sigmodontíneos sobre a similaridade composicional das suas faunas de artrópodes ectoparasitos (Acari: Mesostigmata e Insecta: Siphonaptera).

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Dados de artrópodes ectoparasitos**

Os dados de artrópodes ectoparasitos coletados de roedores sigmodontíneos em diferentes áreas das regiões sudeste e sul do Brasil foram obtidos a partir de trabalhos publicados e não publicados (Tabela 1) que registraram as espécies de ácaros (Acari: Parasitiformes: Mesostigmata) e/ou pulgas (Insecta: Siphonaptera) encontradas sobre cada espécie de roedor. Espécies de roedores com menos de cinco indivíduos examinados foram excluídas das análises. Registros únicos de espécies de Mesostigmata ou Siphonaptera em uma espécie hospedeira também não foram incluídos nas análises. No total, foram utilizados os dados de 20 espécies de ácaros (Mesostigmata) e 14 espécies de pulgas (Siphonaptera), coletados de 16 e 15 espécies de roedores, respectivamente (Tabelas 2 e 3).

## Matriz de similaridade composicional das faunas de ectoparasitos

Uma matriz de presença/ausência de cada espécie de artrópode ectoparasito foi construída. Nesta matriz, a presença de uma espécie de ectoparasito em uma espécie de roedor hospedeiro foi representada por 1, ao passo que a ausência foi representada por 0. A similaridade composicional das faunas de ectoparasitos entre as espécies de roedores hospedeiros foi calculada utilizando-se o índice de Jaccard ( $\beta_j$ ), por que este é um dos índices utilizados com maior frequência na literatura e suas propriedades estatísticas são bem conhecidas (Krebs 1999, Koleff *et al.* 2003):

$$\beta_j = \frac{a}{(a + b + c)}$$

onde,  $a$  é o número de espécies de ectoparasitos presentes em duas espécies,  $X$  e  $Y$ , de roedores hospedeiros;  $b$  é o número de espécies de ectoparasitos presentes na espécie hospedeira  $X$  e que não estão presentes na espécie hospedeira  $Y$ ; e  $c$  é o número de espécies de ectoparasitos presentes na espécie hospedeira  $Y$  e que não estão presentes na espécie hospedeira  $X$ . A similaridade entre as espécies de roedores foi primeiramente calculada incluindo todos os táxons de ectoparasitos e depois calculada de forma separada para cada táxon de ectoparasitos (ácaros e pulgas). Este procedimento foi realizado utilizando-se o ambiente 2.12.2 (R Development Core Team 2010), pacote *vegan* v1.17-10 (Okasen *et al.* 2011).

## **Estimativas dos tempos de divergência entre as espécies hospedeiras**

As estimativas dos tempos de divergência entre as espécies hospedeiras foram obtidas por meio da construção de uma filogenia destas espécies, baseada em modelos evolucionários de substituição de bases. Para isto, utilizou-se sequências do gene mitocondrial citocromo b (*cit b*), obtidas no GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>) (Tabela 4). Estas sequências foram importadas por meio do programa *BioEdit* v7.0.9 e alinhadas utilizando o acessório Clustaw W (Hall 2007). A análise filogenética foi realizada por meio de inferência bayesiana, usando o programa BEAST v1.5.4 (Drummond & Rambaut 2007). O modelo generalizado de tempo reversível de substituição de base foi utilizado com taxas de substituição entre os sítios seguindo uma distribuição gama e uma proporção de sítios invariantes (o modelo GTR + $\Gamma$ + I), presumindo-se que as sequências divergem segundo um relógio molecular com taxa de 2,3% de substituição por sítio por milhão de ano (Smith & Patton 1993).

## **Sobreposição geográfica**

A sobreposição das distribuições geográficas das espécies hospedeiras foi calculada por meio de uma matriz de presença/ausência. Para isto, uma malha de resolução espacial de 1° de latitude x 1° de longitude foi construída sobre o mapa da América do Sul e, por meio da sobreposição dos mapas

digitais das distribuições geográficas das espécies de roedores hospedeiros (Patterson *et al.* 2007), uma matriz de presença/ausência foi construída, com 1 indicando a presença da espécie em cada célula do mapa e 0 indicando a ausência. A sobreposição geográfica entre as distribuições das espécies de hospedeiros foi quantificada utilizando-se o índice de Jaccard ( $\beta_j$ ). Este procedimento foi realizado utilizando-se o software SAM v4.0 (Rangel *et al.* 2010).

### **Análise dos dados**

Para analisar a influência da filogenia (tempo de divergência) e da geografia (sobreposição geográfica) das espécies de roedores sigmodontíneos sobre a similaridade das suas faunas de artrópodes ectoparasitos, foi efetuado um teste parcial de Mantel (Smouse *et al.* 1986). O teste parcial de Mantel é um teste de correlação matricial não-paramétrico, que leva em consideração que os elementos de cada matriz não são independentes e calcula uma estatística relacionada aos coeficientes de regressão múltipla (Smouse *et al.* 1986). Para testar a hipótese nula de não correlação, um procedimento de aleatorização de Monte Carlo foi empregado para produzir uma distribuição nula do teste estatístico. A probabilidade da hipótese nula foi estimada diretamente pela contagem do número de aleatorizações nas quais o teste estatístico foi menor ou igual ao obtido a partir das matrizes originais e dividindo este número de aleatorizações (999 permutações) (Manly 1991). Ao

todo, o teste parcial de Mantel foi realizado três vezes: 1 - considerando as similaridades composicionais das faunas de ectoparasitos no geral (Mesostigmata e Siphonaptera); 2 - considerando as similaridades composicionais das faunas de ácaros (Mesostigmata); 3 - considerando as similaridades composicionais das faunas de pulgas (Siphonaptera). Este procedimento foi realizado utilizando-se o software PASSaGE v2.0 (Rosenberg & Anderson 2011).

## RESULTADOS

No geral, o tamanho médio das faunas de ectoparasitos foi de 9,94 espécies de ectoparasitos por espécie hospedeira, com 11,7% dos pares de espécies hospedeiras compartilhando ao menos uma espécie ectoparasita. A maior similaridade de espécies ectoparasitas foi entre *Akodon montensis* e *Nectomys squamipes* ( $\beta_j = 0,68$ ). Considerando somente os ácaros Mesostigmata, o tamanho médio das faunas foi de 6,37 espécies de ácaros por espécie hospedeira, com 21,7% dos pares de espécies hospedeiras compartilhando ao menos uma espécie de Mesostigmata. A maior similaridade de espécies de ácaros Mesostigmata foi entre *A. montensis* e *N. squamipes* ( $\beta_j = 0,75$ ). Em relação à Siphonaptera, o tamanho médio das faunas foi de 5,13 pulgas por espécie hospedeira, com 23,8% dos pares de espécies hospedeiras compartilhando ao menos uma espécie de pulga. A maior

similaridade de espécies de pulgas ectoparasitas foi entre *Akodon cursor* e *Akodon serrensis* ( $\beta_j = 0,87$ ).

Considerando as similaridades composicionais das faunas de ectoparasitos (Mesostigmata e Siphonaptera), o teste parcial de Mantel demonstrou o tempo de divergência entre as espécies hospedeiras como o único preditor significativo de espécies ectoparasitas compartilhadas entre as espécies de roedores sigmodontíneos hospedeiras, com as espécies hospedeiras que divergiram em um tempo mais recente apresentando faunas de ectoparasitos mais similares entre si (Tabela 5, Figura 1). Para as similaridades composicionais das faunas de ácaros (Mesostigmata), o teste parcial de Mantel demonstrou que ambos, tempo de divergência e sobreposição geográfica entre as espécies hospedeiras, não foram preditores significativos (Tabela 5). Por outro lado, para as similaridades composicionais das faunas de pulgas (Siphonaptera), o teste parcial de Mantel demonstrou o tempo de divergência entre as espécies hospedeiras como o único preditor significativo de espécies de sifonápteros compartilhadas entre as espécies hospedeiras, seguindo o mesmo padrão apresentado para as similaridades das faunas de ectoparasitos consideradas no geral (Tabela 5, Figura 2).

## DISCUSSÃO

O compartilhamento de ectoparasitos entre espécies hospedeiras é influenciado por dois grandes fatores: i) filogenia das espécies hospedeiras, que prediz que espécies hospedeiras que divergiram mais recentemente apresentam maior probabilidade de compartilhar uma comunidade similar de parasitos que espécies hospedeiras filogeneticamente mais distantes, devido à herança direta do ancestral comum e por compartilharem respostas imunológicas e características da história de vida similares; ii) sobreposição geográfica das espécies hospedeiras, que prediz que hospedeiros simpátricos apresentam maior probabilidade de compartilhar uma maior proporção de espécies parasitos, devido a maior taxa de contatos e oportunidades de transferência de parasitos.

Estudos recentes indicam a influência da filogenia dos hospedeiros na composição das comunidades e faunas de parasitos em alguns sistemas parasito-hospedeiro, com espécies hospedeiras de relação filogenética mais próxima apresentando uma maior similaridade de espécies de parasitos (*e.g.* Muñoz *et al.* 2006, Davies & Pedersen 2008, Krasnov *et al.* 2010, Poulin 2010). Todavia, esta influência é geralmente fraca, como indicado pelos valores dos coeficientes de correlação destes estudos. Outros trabalhos indicam uma maior influência de fatores ambientais sobre a composição das comunidades e faunas de parasitos. Por exemplo, em sistemas platelmintos-anuros, as espécies de anuros com predominância de hábito aquático são mais similares

na composição das faunas de parasitos (Brooks *et al.* 2006). Isto ocorre porque o modo de transmissão destas espécies de platelmintos é extremamente conservativo e ocorre, em grande parte, no meio aquático (Brooks *et al.* 2006). Em sistemas ectoparasitos-roedores da Região Paleártica, os fatores ambientais (*e.g.* vegetação, precipitação, temperatura) apresentam uma maior influência na similaridade das faunas de ectoparasitos (Krasnov *et al.* 2010).

Estes resultados indicam que outro processo seja subjacente à formação das faunas de parasitos, o processo de ajuste ecológico. O ajuste ecológico pode ser expressa em situações nas quais um organismo interage com seu ambiente de um modo que sugere uma história evolucionária, quando na realidade as características relevantes a interação evoluíram em outro local (ou interação com outro organismo) e em resposta a conjuntos de condições diferentes (Janzen 1985). Segundo este processo, as similaridades nas faunas de parasitos entre espécies hospedeiras são determinadas, em grande parte, por suas similaridades morfológicas, fisiológicas e/ou ambientais não relacionadas à sua filogenia.

Neste estudo, observou-se somente a influência da filogenia sobre as similaridades das faunas de ectoparasitos. Isto indica que um processo de aquisição de ectoparasitos sifonápteros por herança pode ser subjacente à formação das faunas de sifonápteros das espécies de roedores estudadas. Por outro lado, a fraca correlação observada entre a similaridade de faunas de sifonápteros e o tempo de divergência das espécies hospedeiras, bem como a ausência desta correlação com ácaros Mesostigmata (Parasitiformes), não

descartam que outros processos influenciem na formação destas faunas de ectoparasitos.

Apesar do fator ambiental deste estudo (sobreposição geográfica) não ter apresentado um resultado significativo, isto não descarta a possibilidade do processo de adaptação ecológica também ser subjacente à formação das faunas de ectoparasitos e, por conseguinte, de suas similaridades. As espécies de ectoparasitos investigadas neste estudo são influenciadas não somente por seus hospedeiros, mas também por seus ambientes fora do hospedeiro (*e.g.* umidade e temperatura do ninho). Ácaros Mesostigmata e sifonápteros respondem a fatores ambientais que afetam sua atividade alimentar, reprodução, desenvolvimento e sobrevivência. Assim, uma variável ambiental que levasse em conta tais fatores poderia revelar a influência do processo de adaptação ecológica.

Outro ponto a considerar é a restrição geográfica dos trabalhos que foram utilizados neste estudo. Os trabalhos são restritos a áreas das regiões Sudeste e Sul do Brasil, com riqueza de roedores sigmodontíneos aproximada entre 15 e 25 espécies. Estudos futuros de sistemas ectoparasitos-roedores sigmodontíneos em áreas de maior riqueza de espécies hospedeiras (*e.g.* região dos Andes) poderão revelar outros padrões, bem como refutar ou reforçar o padrão observado neste estudo.

No presente estudo, a filogenia (tempo de divergência) foi o único preditor da similaridade de fauna de ectoparasitos. Quando as faunas de Mesostigmata e Siphonaptera foram analisadas separadamente, somente a

similaridade composicional da fauna de Siphonaptera foi influenciada pelo tempo de divergência do hospedeiro, ao passo que a similaridade da comunidade de ácaros Mesostigmata não foi influenciada nem pela filogenia e nem pela sobreposição geográfica das espécies hospedeiras de roedores. Portanto, outros estudos de sistema ectoparasitos-roedores em áreas de maior riqueza de espécies hospedeiras e que englobem outros fatores nas análises podem contribuir para reforçar ou refutar o padrão observado.

#### AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Sérgio Furtado dos Reis e ao José Alexandre F. Diniz Filho pelas sugestões das análises dos dados. Fernanda Rodrigues Fernandes e Leonardo Dominici Cruz receberam bolsa de Doutorado pela Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES).

#### LITERATURA CITADA

ANTONOVICS, J., HOOD, M. & PARTAIN, J. 2002. The ecology and genetics of a host shift: *Mycrobotryum* as a model system. *American Naturalist* 160: S40-S53.

- BARROS, D. M., LINARDI, P. M. & BOTELHO, J. R. 1993. Ectoparasites of some wild rodents from Paraná State, Brazil. *Journal of Medical Entomology* 30: 1068-1070.
- BARROS-BATTESTI, D. M., ARZUA, M., LINARDI, P. M., BOTELHO, J. R. & SBALQUEIRO, I. J. 1998. Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from Tijucas do Sul, State of Paraná, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 93: 719-725.
- BITTENCOURT, E. B. & ROCHA, C. F. D. 2003. Host-ectoparasite specificity in a small mammal community in an area of Atlantic rain forest (Ilha Grande, State of Rio de Janeiro), southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 793-798.
- BOSSI, D. E. P. 2003. *Associações entre artrópodes e pequenos mamíferos silvestres de três áreas serranas do Sudeste brasileiro*. Tese de doutorado, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, Brasil.
- BOSSI, D. E. P., LINHARES, A. X. & BERGALLO, H. G. 2002. Parasitic arthropods of some wild rodents from Juréia-Itatins Ecological Station, State of São Paulo, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 97: 959-963.
- BOTELHO, J. R. & WILLIAMS, P. 1980. Alguns ectoparasitos de roedores silvestres do município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. I. Relações pulga-hospedeiro. *Revista Brasileira de Entomologia* 24: 127-130.
- BOTELHO, J. R. & WILLIAMS, P. 1980. Sobre alguns ectoparasitos de roedores silvestres do município de Caratinga, Minas Gerais, Brasil. II. Acarofauna. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 75: 47-51.

- BROOKS, D. R. 1988. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 235-259.
- BROOKS, D. R., LEÓN-RÈGAGNON, V., MCLENNAN, D. A. & ZELMER, D. 2006. Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology* 87: S76-S85.
- CARVALHO, R. W., SERRA-FREIRE, N. M., LINARDI, P. M., ALMEIDA, A. B. & COSTA, J. N. 2001. Small rodents fleas from the bubonic plague focus located in the Serra dos Órgãos mountain range, State of Rio de Janeiro, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 96: 603-609.
- DAVIES, T. J. & PEDERSEN, A. B. 2008. Phylogeny and geography predict pathogen community similarity in wild primates and humans. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1695-1701.
- DRUMMOND, A. J. & RAMBAUT, A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214
- GUITTON, N., ARAÚJO-FILHO, N. A. & SHERLOCK, I. A. 1986. Ectoparasitos de roedores e marsupiais no ambiente silvestre de Ilha Grande, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 81: 233-234.
- HAFNER, M. S. & PAGE, R. D. M. 1995. Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 349: 77-83.
- HALL, T. 2007. *BioEdit* v7.0.9.

- HOBERG, E. P. & BROOKS, D. R. 2008. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. *Journal of Biogeography* 35: 1533-1550.
- JANZEN, D. H. 1985. On ecological fitting. *Oikos* 45: 308-310.
- KENNEDY, C. R. & BUSH, A. O. 1994. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in strange land. *Parasitology* 109: 187-196.
- KRASNOV, B. R., MOUILLOT, D., SHENBROT, G. I., KHOKHLOVA, I. S., VINARSKI, M. V., KORALLO-VINARSKAYA, N. P. & POULIN, R. 2010. Similarity in ectoparasite faunas of Palearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most? *International Journal for Parasitology* 40: 807-817.
- KREBS, C. J. 1999. *Ecological Methodology*, 2<sup>th</sup> edition. Benjamin Cummings, California.
- KOLEFF, P., GASTON, K. J. & LENNON, J. J. 2003. Measuring beta diversity for presence absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.
- LINARDI, P. M., BOTELHO, J. R., XIMENEZ, A. & PADOVANI, C. R. 1991. Notes on ectoparasites of some small mammals from Santa Catarina State, Brazil. *Journal of Medical Entomology* 28: 183-185.
- LINARDI, P. M., TEIXEIRA, V. P., BOTELHO, J. R. & RIBEIRO, L. S. 1987. Ectoparasitos de roedores em ambientes silvestres do município de Juiz de Fora, Minas Gerais. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 82: 137-139.

- LOPES, C. M. L., LINARDI, P. M. & BOTELHO, J. R. 1989. Ectoparasitos do município de Tiradentes, Minas Gerais. I. Ectoparasitofauna. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 84: 333-334.
- MANLY, B. F. J. 1991. *Randomization and Monte Carlo methods in biology*. Chapman and Hall, London.
- MORAES, B. L., BOSSI, D. E. P. & LINHARES, A. X. 2003. Siphonaptera parasites of wild rodents and marsupials trapped in three mountain ranges of the Atlantic Forest in southeastern Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 98: 1071-1071.
- MUÑOZ, G., GRUTTER, A. S., & CRIBB, T. H. 2006. Endoparasite communities of five fish species (Labridae: Cheilinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology* 132: 363-374.
- NIERI-BASTOS, F. A., BARROS-BATTESTI, D. M., LINARDI, P. M., AMAKU, M., MARCILI, A., FAVORITO, S. E. & ROCHA, R. P. 2004. Ectoparasites of wild rodents from Parque Estadual da Cantareira (Pedra Grande Nuclei), São Paulo, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 13: 29-35.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F. G., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R. B., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & WAGNER, H. 2011. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-6. (<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>)

- PATERSON, A. M., PALMA, R. L. & GRAY, R. D. 1999. How frequently do avian lice miss the boat? Implications for coevolutionary studies. *Systematic Biology* 48: 214-223.
- PATTERSON, B. D., CEBALLOS, G., SECHREST, W., TOGNETTI, M. F., BROOKS, T., LUNA, L., ORTEGA, P., SALAZAR, I. & YOUNG, B. E. 2007. *Digital Distribution Maps of the Mammals of the Western Hemisphere*, version 3.0. NatureServe, Arlington, Virginia, USA. (<http://www.natureserve.org/getData/mammalMaps.jsp>)
- PINTO, I. S., BOTELHO, J. R., COSTA, L. P., LEITE, Y. L. R. & LINARDI, P. M. 2009. Siphonaptera associated with wild mammals from the Central Atlantic Forest Biodiversity Corridor in southeastern Brazil. *Journal of Medical Entomology* 46: 1146-1151.
- POULIN, R. 2007. *Evolutionary Ecology of Parasites*, 2<sup>th</sup> edition. Princeton University Press, Princeton.
- POULIN, R. 2010. Decay of similarity with host phylogenetic distance in parasite faunas. *Parasitology* 137: 733-741.
- RANGEL, T. F., DINIZ-FILHO, J. A. F. & BINI, L. M. 2010. SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography* 33: 46-50.
- ROSENBERG, M. S. & ANDERSON, C. D. 2011. PASSaGE: Pattern Analysis, Spatial Statistics and Geographic Exegesis. Version 2. *Methods in Ecology and Evolution* 2: In press.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. (<http://www.r-project.org/>).

SMITH, M. F. & PATTON, J. L. 1993. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society* 50: 149-177.

SMOUSE, P. E., LONG, J. C. & SOKAL, R. R. 1986. Multiple regression and correlation extensions of the Mantel test of matrix correspondence. *Systematic Zoology* 35: 627-632.

**Tabela 1:** Os dados de artrópodes ectoparasitos coletados de roedores sigmodontíneos em diferentes áreas das regiões sudeste e sul do Brasil, obtidos a partir de trabalhos publicados e não publicados.

<b>Trabalho</b>	<b>Local</b>	<b>Região</b>
Botelho & Linardi 1980.	Caratinga - MG, Brasil	Sudeste
Botelho & Williams 1980.	Caratinga - MG, Brasil	Sudeste
Guitton <i>et al.</i> 1986.	Ilha Grande - RJ, Brasil	Sudeste
Linardi <i>et al.</i> 1987.	Juiz de Fora - MG, Brasil	Sudeste
Lopes <i>et al.</i> 1989.	Tiradentes - MG, Brasil	Sudeste
Linardi <i>et al.</i> 1991.	Santa Catarina, Brasil	Sul
Barros <i>et al.</i> 1993.	Paraná, Brasil	Sul
Barros-Battesti <i>et al.</i> 1998.	Tijuca do Sul - PR, Brasil	Sul
Carvalho <i>et al.</i> 2001.	Serra dos Órgãos - RJ, Brasil	Sudeste
Bossi <i>et al.</i> 2002.	Juréia-Itatins - SP, Brasil	Sudeste
Bittencourt & Rocha 2003.	Ilha Grande - RJ, Brasil	Sudeste
Bossi 2003.	Serra da Fartura - SP, Brasil	Sudeste
	Itatiaia - RJ, Brasil	Sudeste
	Bocaina - SP, Brasil	Sudeste
Moraes <i>et al.</i> 2003	Serra da Fartura - SP, Brasil	Sudeste
	Itatiaia - RJ, Brasil	Sudeste
	Bocaina - SP, Brasil	Sudeste
Nieri-Bastos <i>et al.</i> 2004.	Parque Estadual Cantareira - SP, Brasil	Sudeste
Pinto <i>et al.</i> 2009.	Corredor Central Floresta Atlântica - ES,	Sudeste
	Brasil	

**Tabela 2:** Matriz de presença e ausência de ácaros ectoparasitos de roedores sigmodontíneos. (Hospedeiros: *Ac* = *Akodon cursor*; *Am* = *Akodon montensis*; *As* = *Akodon serrensis*; *Cs* = *Cerradomys suflavus*; *Dd* = *Delomys dorsalis*; *Ds* = *Delomys sublineatus*; *Er* = *Euryoryzomys russatus*; *Hm* = *Hylaeamys megacephalus*; *Jp* = *Juliomys pictipes*; *Nl* = *Necomys lasiurus*; *Ns* = *Nectomys squamipes*; *On* = *Oligoryzomys nigripes*; *Of* = *Oligoryzomys flavescens*; *Od* = *Oxymycterus dasytrichus*; *Oj* = *Oxymycterus judex*; *Tn* = *Thaptomys nigrita*).

	<i>Ac</i>	<i>Am</i>	<i>As</i>	<i>Cs</i>	<i>Dd</i>	<i>Ds</i>	<i>Er</i>	<i>Hm</i>	<i>Jp</i>	<i>Nl</i>	<i>Ns</i>	<i>On</i>	<i>Of</i>	<i>Od</i>	<i>Oj</i>	<i>Tn</i>
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	0
<i>Androlaelaps guimaraesi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Androlaelaps marmosops</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	1
<i>Androlaelaps rotundus</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Gigantolaelaps barrerae</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Gigantolaelaps gilmorei</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Gigantolaelaps goyanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0
<i>Gigantolaelaps mattogrossensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Gigantolaelaps oudemansi</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	0	1	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Laelaps castroi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Laelaps differens</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Laelaps manguinhosi</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0
<i>Laelaps mazzai</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Laelaps navasi</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Laelaps paulistanensis</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0
<i>Mysolaelaps micropinosus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i>	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Tur turki</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0

**Tabela 3:** Matriz de presença e ausência de sifonápteros parasitos de roedores sigmodontíneos. (Hospedeiros: *Ac* = *Akodon cursor*; *Am* = *Akodon montensis*; *As* = *Akodon serrensis*; *Dd* = *Delomys dorsalis*; *Ds* = *Delomys sublineatus*; *Er* = *Euryoryzomys russatus*; *Jp* = *Juliomys pictipes*; *Nl* = *Necomys lasiurus*; *Ns* = *Necomys squamipes*; *On* = *Oligoryzomys nigripes*; *Od* = *Oxymycterus dasytrichus*; *Oj* = *Oxymycterus judex*; *Rm* = *Rhipidomys mastacalis*; *Sa* = *Sooretamys angouya*; *Tn* = *Thaptomys nigrita*).

	<i>Ac</i>	<i>Am</i>	<i>As</i>	<i>Dd</i>	<i>Ds</i>	<i>Er</i>	<i>Jp</i>	<i>Nl</i>	<i>Ns</i>	<i>On</i>	<i>Od</i>	<i>Oj</i>	<i>Rm</i>	<i>Sa</i>	<i>Tn</i>
<i>Adoratopsylla antiquorum</i>	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Craneopsylla minerva</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	1
<i>Polygenis atopus</i>	1	1	1	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	1	0
<i>Polygenis bohlsi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Polygenis frustratus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Polygenis lakoi</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Polygenis nitidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Polygenis occidentalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Polygenis pradoi</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1
<i>Polygenis pygaerus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1
<i>Polygenis rimatus</i>	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Polygenis roberti</i>	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1
<i>Polygenis tripus</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Tunga caecata</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0

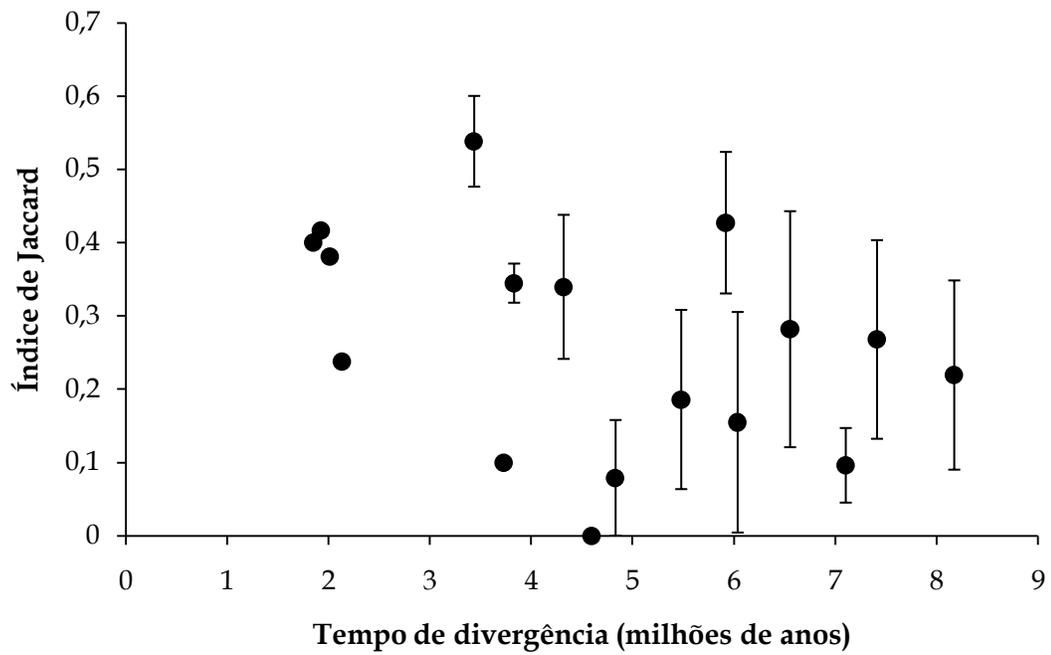
**Tabela 4:** Identificação no GenBank das espécies de roedores sigmodontíneos que foram utilizadas nas análises do presente estudo.

<b>Espécies hospedeiras</b>	<b>Id - GenBank</b>
<i>Akodon cursor</i>	AF184051
<i>Akodon montensis</i>	AF184055
<i>Akodon serrensis</i>	EF622508
<i>Cerradomys subflavus</i>	EU579481
<i>Delomys dorsalis</i>	AF108686
<i>Delomys sublineatus</i>	AF108687
<i>Euryoryzomys russatus</i>	EU579486
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	EU579499
<i>Juliomys pictipes</i>	EF127513
<i>Necromys lasiurus</i>	EF622509
<i>Nectomys squamipes</i>	EU340012
<i>Oligoryzomys flavescens</i>	EU258545
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	EU258551
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	AF454769
<i>Oxymycterus judex</i>	AF454773
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	AF108684
<i>Sooretamys angouya</i>	EF455034
<i>Thaptomys nigrita</i>	AF108666
<i>Neotoma albigula*</i>	AF108704
<i>Peromyscus truei*</i>	AF108703
<i>Reithrodontomys megalotis*</i>	AF108707

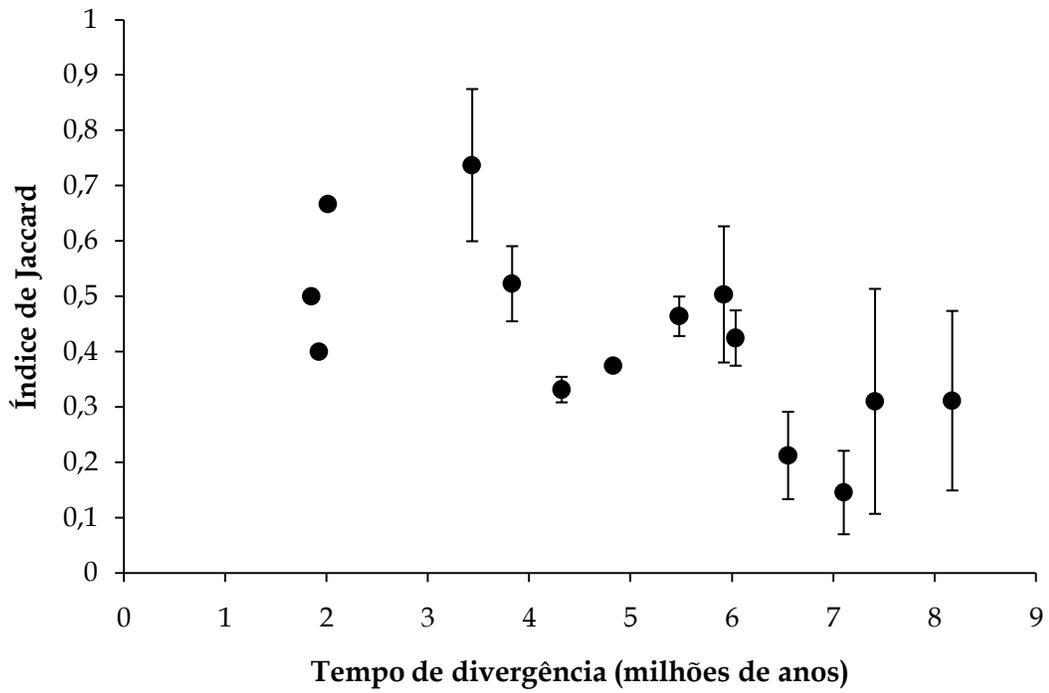
\*Espécies utilizadas como grupo externo

**Tabela 5:** Sumário dos resultados do teste parcial de Mantel dos ectoparasitos compartilhados ( $\beta_j$ ) contra tempo de divergência e sobreposição geográfica para cada um dos subconjuntos de ectoparasitos.

<b>Ectoparasito</b>	<b>Variável independente</b>	<b>R</b>	<b>z</b>	<b>P</b>
Total	Tempo de divergência	-0,184	-14,821	0,008
	Sobreposição geográfica	0,054	0,416	0,711
$H_0$	Tempo de divergência			0,009
	Sobreposição geográfica			0,712
Mesostigmata	Tempo de divergência	-0,021	-1,589	0,761
	Sobreposição geográfica	-0,048	-0,296	0,755
$H_0$	Tempo de divergência			0,777
	Sobreposição geográfica			0,763
Siphonaptera	Tempo de divergência	-0,345	-22,987	0,001
	Sobreposição geográfica	0,215	1,263	0,198
$H_0$	Tempo de divergência			0,002
	Sobreposição geográfica			0,206



**Figura 1:** Relação entre tempo de divergência em milhões de anos e proporção de ectoparasitos total (Mesostigmata e Siphonaptera) compartilhados. Os círculos preenchidos correspondem às médias do índice de Jaccard ( $\beta_j$ ), ao passo que as barras representam os desvios-médio.



**Figura 2:** Relação entre tempo de divergência em milhões de anos e proporção de Siphonaptera compartilhados. Os círculos preenchidos correspondem às médias do índice de Jaccard ( $\beta_j$ ), ao passo que as barras representam os desvios-médio.

## ANEXO I

**Dados de coletas:** Número de espécies e quantidade de indivíduos de roedores capturadas nas duas áreas de estudo: Estação Experimental de Mogi Guaçu e Estação Experimental de Itirapina, no estado de São Paulo.

<b>Estação Experimental de Mogi Guaçu</b>	
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	33
<i>Calomys tener</i>	04
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	03
<b>TOTAL</b>	<b>40</b>
<b>Estação Experimental de Itirapina</b>	
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	58
<i>Necromys lasiurus</i>	17
<i>Oecomys catherinae</i>	02
<i>Sooretamys angouya</i>	01
<i>Euryoryzomys russatus</i>	01
<b>TOTAL</b>	<b>79</b>

ANEXO II

**Prevalência e intensidade de parasitismo por piolhos:** Sumário com os valores de prevalência e intensidade média de piolhos parasitos de *Oligoryzomys nigripes* nas duas áreas amostradas, Estação Experimental de Mogi Guaçu e Estação Experimental de Itirapina, no estado de São Paulo.

<b>Itirapina</b>	<b>Fêmeas</b>			<b>Machos</b>		
	<b>Prevalência</b>	<b>Intensidade Média</b>	<b>n</b>	<b>Prevalência</b>	<b>Intensidade Média</b>	<b>n</b>
<i>Hoplopleura travassosi</i>	36	4	9	66,67	14,18	22
<i>Hoplopleura imparata</i>	12	10	3	18,18	2	6

<b>Mogi-Guaçu</b>	<b>Fêmeas</b>			<b>Machos</b>		
	<b>Prevalência</b>	<b>Intensidade Média</b>	<b>n</b>	<b>Prevalência</b>	<b>Intensidade Média</b>	<b>n</b>
<i>Hoplopleura travassosi</i>	25	7,25	4	35,29	4,67	6

Valores de prevalência em porcentagem.

n = número de indivíduos infestados no cálculo de intensidade média.

**Prevalência e intensidade de parasitismo por ácaros:** Sumário com os valores de prevalência e intensidade média de ácaros parasitos de *Oligoryzomys nigripes* nas duas áreas amostradas, Estação Experimental de Mogi Guaçu e Estação Experimental de Itirapina, no estado de São Paulo.

Itirapina	Fêmeas			Machos		
	Prevalência	Intensidade Média	n	Prevalência	Intensidade Média	n
<i>Androlaelaps farenholzi</i>	46,15	3,08	12	28,57	2,80	10
<i>Androlaelaps rotundus</i>	11,54	9,67	3	2,86	4,00	1
<i>Epactozetes imitator</i>				2,86	1,00	1
<i>Gigantolaelaps peruviana</i>	42,31	4,45	11	48,57	2,88	17
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i>	11,54	1,67	3	8,57	3,00	3
<i>Laelaps differens</i>				5,71	2,00	2
<i>Laelaps manguinhos</i>				2,86	11,00	1
<i>Laelaps paulistanensis</i>	65,38	7,00	17	71,43	7,68	25
<i>Laelaps thori</i>				2,86	9,00	1
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i>	61,54	8,50	16	74,29	6,12	26
<i>Ornithonyssus brasiliensis</i>				2,86	1,00	1
<i>Ornithonyssus monteroi</i>	3,85	2,00	1			
<i>Ornithonyssus</i> sp.	15,38	1,25	4	20,00	1,86	7
<i>Prolistophorus nectomys</i>	15,38	10,75	4	17,14	8,50	6

Continuação da tabela na próxima página

Mogi-Guaçu	Fêmeas			Machos		
	Prevalência	Intensidade Média	n	Prevalência	Intensidade Média	n
<i>Androlaelaps fahrenheitsi</i>	12,50	1,5	2	29,41	2,4	5
<i>Epactozetes imitator</i>				5,88	1	1
<i>Gigantolaelaps oudemansi</i>	6,25	24	1	5,88	8	1
<i>Gigantolaelaps peruviana</i>	18,75	2	3	35,29	2,83	6
<i>Gigantolaelaps tiphoni</i>	6,25	1	1			
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i>	31,25	4,4	5	11,76	3,5	2
<i>Laelaps paulistanensis</i>	68,75	4,73	11	82,35	10,43	14
<i>Mysolaelaps parvispinosus</i>	62,5	8,1	10	82,35	7,21	14
<i>Ornithonyssus</i> sp.				5,88	61	1
<i>Prolistophorus nectomys</i>	6,25	3	1	11,76	11	2
<i>Prolistophorus</i> sp.				5,88	5	1

Valores de prevalência em porcentagem.

n = número de indivíduos infestados no cálculo de intensidade média.

NOTA:

\* Os piolhos (Anoplura) foram depositados na Coleção de Ectoparasitos do Departamento de Parasitologia da Universidade Federal de Minas Gerais.

\* Os ácaros ectoparasitos foram depositados na Coleção de Artrópodes Ápteros de Importância em Saúde das Comunidades no Instituto Oswaldo Cruz - Rio de Janeiro.