

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ECTOPARASITAS DE PEQUENOS MAMÍFEROS:  
FATORES DETERMINANTES DA ESTRUTURA DE  
COMUNIDADES EM PAISAGENS FRAGMENTADAS  
NO CERRADO BRASILEIRO**

**TESE DE DOUTORADO**

**Jonas Sponchiado**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2015**

**ECTOPARASITAS DE PEQUENOS MAMÍFEROS: FATORES  
DETERMINANTES DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES  
EM PAISAGENS FRAGMENTADAS NO CERRADO  
BRASILEIRO**

**Jonas Sponchiado**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria, como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências Biológicas – Área Biodiversidade Animal.**

**Orientador: Prof. Dr. Nilton Carlos Cáceres**

**Santa Maria, RS, Brasil**

**2015**

Ficha catalográfica elaborada através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Central da UFSM, com os dados fornecidos pelo(a) autor(a).

Sponchiado, Jonas

Ectoparasitas de pequenos mamíferos: fatores determinantes da estrutura de comunidades em paisagens fragmentadas no Cerrado brasileiro / Jonas Sponchiado.- 2015.

144 p.; 30cm

Orientador: Nilton Carlos Cáceres

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Santa Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2015

1. especificidade parasita-hospedeiro 2. fragmentação florestal 3. perda de habitat 4. Didelphimorphia 5. Rodentia I. Cáceres, Nilton Carlos II. Título.

**Universidade Federal de Santa Maria  
Centro de Ciências Naturais e Exatas  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal**

A Comissão Examinadora, abaixo assinada,  
aprova a Tese de Doutorado

**ECTOPARASITAS DE PEQUENOS MAMÍFEROS: FATORES  
DETERMINANTES DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES EM  
PAISAGENS FRAGMENTADAS NO CERRADO BRASILEIRO**

elaborada por  
**Jonas Sponchiado**

como requisito parcial para obtenção do grau de **Doutor em Ciências  
Biológicas – Área Biodiversidade Animal**

**COMISSÃO EXAMINADORA:**

  
\_\_\_\_\_  
**Nilton Carlos Cáceres, Dr. (UFSM)**  
(Presidente/Orientador)

  
\_\_\_\_\_  
**Darci Moraes Barros-Battesti, Dra. (Instituto Butantan)**

  
\_\_\_\_\_  
**Helena de Godoy Bergallo, Dra. (UERJ)**

  
\_\_\_\_\_  
**José Ricardo Inácio Ribeiro, Dr. (UNIPAMPA)**

  
\_\_\_\_\_  
**Maurício Osvaldo Moura, Dr. (UFPR)**

Santa Maria, 30 de março de 2015.

## AGRADECIMENTOS

Inúmeras pessoas e instituições contribuíram de diferentes formas para o desenvolvimento e conclusão desta tese. Na verdade, ninguém faz nada na vida sozinho, assim não seria diferente no doutorado. Então nada mais justo do que utilizar esse espaço para agradecê-las.

Começo agradecendo o professor **Nilton Carlos Cáceres**, pela oportunidade, confiança, apoio, paciência, orientação e amizade. A toda a equipe do **Laboratório de Ecologia e Biogeografia** da Universidade Federal de Santa Maria, pela convivência e por terem me ajudado de diferentes formas ao longo do doutorado. A **Geruza L. Melo, Franchesco Della Flora, Renata F. Machado, Vinícius M. Caldart, Samanta Iop, Renan Carvalho, Patricia Barcarolo, Patrícia Shibuya, Eduardo Grotto e Ricardo A. Gonçalves** pela difícil tarefa de me auxiliar em campo. Ao **Marcelo B. Labruna, Thiago F. Martins, Felipe Krawczak, Darci B. Battesti, Fernando C. Jacinavicius e Gabriel A. Landulfo** pelo auxílio com as identificações dos ectoparasitas e pelas sugestões aos manuscritos. A **Michel Valim e Pedro M. Linardi** pelo auxílio na identificação de piolhos e pulgas, respectivamente. Ao secretário do PPGBA, **Sidnei Cruz**, por sempre me ajudar a resolver os problemas burocráticos.

Agradeço também ao **CNPq** – Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, pelo financiamento do projeto. A **CAPES** – Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa de doutorado concedida, ao **ICMBio/IBAMA** – Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis, pela concessão da licença de coleta e a **Polícia Militar Ambiental de Bonito - MS** por todo o apoio logístico. Aos mais de **40 proprietários** de fazendas que permitiram a realização das coletas, em especial aquelas que permitiram que nós “acampássemos” nas suas propriedades e aos seus funcionários que nos auxiliaram quando foi necessário. Dentre um número extenso de pessoas não posso deixar de fazer um agradecimento especial ao **seu Odilon** e a **dona Elize, seu Victor** e a **dona Edir, seu Argemiro** e a **dona Sandra, seu José Ribeiro e dona Cileidi, seu José e dona Maria, Daniel e família, Roni e família e Sandro e família**, pessoas simples, mas com um coração enorme, as quais sempre fizeram de tudo para nos ajudar, além de nos receber em suas casas como se fôssemos da família, com certeza nunca me esquecerei do que fizeram por nós.

Agradeço aos amigos **André Regolin, Bruno Madalozzo, Carla Hendges, Eduardo Grotto, Edvaldo Neto, Franchesco Della Flora, Jamile Bubadué, Luíza Z. Magnus, Maurício Beux dos Santos, Renata F. Machado, Samanta Iop, Vinícius M. Caldart e Victor Lipinski**, pelas conversas que contribuíram muito para meu crescimento ao longo do doutorado, mas também pela parceria, amizade, momentos de descontração e até mesmo apoio emocional nos momentos mais difíceis. Agradeço de coração aos meus pais, **Hilário R. Sponchiado e Donatila T. Sponchiado e meus irmãos**, por toda a educação, compreensão, incentivo e por me ensinarem desde pequeno a lutar pelos meus sonhos. Se cheguei até aqui é porque sempre tive vocês ao meu lado. A toda **família Melo** pelo apoio constante e pela confiança. Os meus sinceros agradecimentos.

E, é claro, não poderia deixar de agradecer a minha noiva **Geruza Leal Melo**. Ge, só nós sabemos o quanto foi difícil estes quatro anos, do seu e do meu doutorado. O quanto tivemos que batalhar pra superar as dificuldades e contratempos. Se eu desanimei? Com certeza, mas o seu incentivo sempre me fez ir além. Obrigado pela sua ajuda incansável seja em campo, na universidade ou em casa, pela sua paciência e compreensão frente as minhas frustrações e por entender as minhas limitações. Muito obrigado pelo teu apoio incondicional, companhia, amor, amizade, respeito e pelo carinho nos momentos que mais precisei. Com certeza você contribuiu muito para a conclusão deste trabalho. Te amo!!!

## RESUMO

Tese de Doutorado  
Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal  
Universidade Federal de Santa Maria

### **ECTOPARASITAS DE PEQUENOS MAMÍFEROS: FATORES DETERMINANTES DA ESTRUTURA DE COMUNIDADES EM PAISAGENS FRAGMENTADAS NO CERRADO BRASILEIRO**

AUTOR: JONAS SPONCHIADO

ORIENTADOR: NILTON CARLOS CÁCERES

Data e Local da Defesa: Santa Maria, 30 de março de 2015.

Por meio de um extenso esforço de captura, investiguei a relação de ectoparasitas (Ixodida, Mesostigmata, Phthiraptera e Siphonaptera) com pequenos mamíferos em fragmentos de cerrado no centro-oeste do Brasil, abordando questões relativas à diversidade de espécies, flutuação populacional, especificidade na relação parasita-hospedeiro e à importância de fatores diversos sobre a organização estrutural das comunidades de ectoparasitas. De maneira geral, ampliei a área de ocorrência conhecida para 30 espécies de ectoparasitas, bem como apresento 39 novos registros de associação parasita-hospedeiro. Acerca da flutuação populacional, avaliei o efeito da sazonalidade e do sexo dos hospedeiros sobre a prevalência e intensidade média de infestação de várias espécies de ectoparasitas e encontrei que, no geral, espécies de carrapatos são mais influenciadas pela sazonalidade do que as demais espécies, enquanto que o sexo do hospedeiro praticamente não interfere na prevalência e intensidade média de infestação por ectoparasitas. Acerca da especificidade, investiguei qual o grau de associação dos ectoparasitas (ácaros, piolhos e pulga) com seus hospedeiros, bem como dos hospedeiros com seus ectoparasitas. Como resultado, observei que cada espécie de hospedeiro apresenta uma fauna parasitária particular e existe uma alta especificidade destes ectoparasitas com seus hospedeiros. Avaliei ainda a importância de características relacionadas aos hospedeiros (identidade, sexo, massa, estratificação vertical na floresta e sazonalidade de captura) sobre a organização estrutural da comunidade de ectoparasitas, bem como de ácaros, carrapatos e piolhos isoladamente. Encontrei que a identidade do hospedeiro tem papel preponderante na organização da comunidade de ectoparasitas. Ácaros também são influenciados principalmente pela identidade dos hospedeiros. A massa do hospedeiro exerce forte influência sobre a riqueza e abundância de carrapatos, enquanto que os piolhos são pouco influenciados pelos fatores analisados, à exceção da riqueza de espécies, que é altamente influenciada pela identidade do hospedeiro. Os demais fatores analisados tiveram baixa ou nenhuma influência sobre os diferentes grupos de ectoparasitas avaliados. Por fim avaliei o efeito da fragmentação do habitat (tamanho de área e quantidade de vegetação na paisagem), sobre toda a comunidade de ectoparasitas, e para ácaros, carrapatos e piolhos isoladamente. Analisei ainda o efeito da fragmentação sobre os carrapatos de *Didelphis albiventris* e todos os ectoparasitas de *Thrichomys fosteri*, que são hospedeiros com ecologias divergentes em paisagens fragmentadas. Como resultado, observei que, de maneira geral, a fragmentação influencia os parâmetros da comunidade de ectoparasitas, sendo que carrapatos são beneficiados pela fragmentação, piolhos são prejudicados, e ácaros não são afetados. Porém, na maioria dos casos, essa influência é dependente da composição ou abundância das espécies hospedeiras. As exceções são os ectoparasitas de *T. fosteri* que, além de serem afetados por meio da abundância do seu hospedeiro, apresentam uma relação direta com o tamanho de área e quantidade de vegetação na paisagem. Compreender as relações dos ectoparasitas com seus hospedeiros e destes com o ambiente fornece uma valiosa oportunidade para o entendimento de diferentes processos ecológicos que envolvem estas interações, além daquelas de seus hospedeiros. Além disso, entender as respostas dos ectoparasitas à fragmentação fornecem pistas sobre como a diversidade local esta sendo afetada e as consequências destes efeitos.

**Palavras-chave:** ácaros, carrapatos, Didelphimorphia, especificidade parasita-hospedeiro, fragmentação florestal, perda de habitat, piolhos, pulgas, Rodentia.

## ABSTRACT

Doctorate Thesis  
Post-Graduation in Animal Biodiversity  
Universidade Federal de Santa Maria

### **SMALL MAMMAL ECTOPARASITES: FACTORS THAT DETERMINE THE COMMUNITY STRUCTURE IN FRAGMENTED LANDSCAPES IN THE BRAZILIAN CERRADO**

AUTHOR: JONAS SPONCHIADO  
ADVISOR: NILTON CARLOS CÁCERES

Through an extensive sampling effort, I investigated the relationships of ectoparasites (Ixodidae, Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in remnants of savanna in central-western Brazil, addressing questions relating to species diversity, population dynamics, specificity in host-parasite relationship, and the importance of several factors in the structural organization of ectoparasites communities. In general, I expand the known occurrence area for 30 ectoparasite species and also show 49 new host-parasite association records. Considering the populational fluctuation, I evaluated the effect of seasonality and host gender on the prevalence and mean intensity of infestation of various species of ectoparasites. I found that, overall, ticks are more influenced by seasonality than other species, while the host gender does not influence the prevalence and mean intensity of ectoparasite infestation. About specificity, I investigated the association degree of both: ectoparasites (mites, lice and fleas) with their hosts and hosts with their ectoparasites. As a result, I noticed that each host species has a particular parasitic fauna and there is a high specificity of these ectoparasites with their hosts. I also evaluated the importance of host traits (identity, gender, body mass, vertical space use, and capture seasonality) on the structural organization of the entire ectoparasite community, as well as of mites, ticks and lice separately. I found that the host identity plays an important role in the ectoparasites community organization more than the other factors. Mites are also mainly influenced by the host identity. The host mass has a strong influence on the richness and abundance of ticks, while lice are little influenced by the factors analyzed, with the exception of species richness, which is highly influenced by the host identity. The other analyzed factors had little or no influence on the different groups evaluated. Finally, I evaluated the habitat fragmentation effect (area size and natural vegetation amount in the landscape) on the entire ectoparasite community, and mites, ticks and lice separately. I also analyzed the fragmentation effect on the *Didelphis albiventris* ticks and all ectoparasites of *Trichomys fosteri*, since they are ecologically opposite in the landscape. As a result, I observed that, in general, fragmentation influences the ectoparasite community, and that ticks are benefited by fragmentation, lice are negatively affected, and mites are not affected. However, in most cases this influence is dependent on the host species composition or abundance. Exceptions were *T. fosteri* ectoparasites which, in addition of being affected by the abundance of their host, had a direct relationship with area size and landscape vegetation cover. Understanding host-ectoparasite relationships, as well as the ectoparasite relationship with the environment, provide a valuable opportunity for understanding different ecological processes other than those patterns seen only by their hosts. Also, understand how ectoparasites react to the fragmentation provides insights about how local diversity is being affected and its consequences.

**Key-words:** mites, ticks, Didelphimorphia, host-ectoparasite specificity, forest fragmentation, habitat loss, lice, fleas, Rodentia.



## SUMÁRIO

<b>INTRODUÇÃO</b> .....	9
Estrutura da Tese.....	12
Referências .....	14
<b>CAPÍTULO I – Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil.....</b>	<b>20</b>
Abstract .....	22
Introduction .....	23
Material and Methods .....	24
Results .....	26
Discussion .....	32
References .....	35
<b>CAPÍTULO II – Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil.....</b>	<b>41</b>
Abstract .....	43
Introduction .....	44
Material and Methods .....	45
Results .....	48
Discussion .....	55
References .....	58
Supplementary Material .....	65
<b>CAPÍTULO III – Ectoparasitas de pequenos mamíferos: fatores determinantes da estrutura de comunidade na savana da América do Sul</b>	<b>73</b>
Resumo .....	75
Introdução.....	76
Material e Métodos .....	77
Resultados .....	80

Discussão.....	89
Referências.....	93
Apêndices.....	99
<b>CAPÍTULO IV – Efeito da paisagem e do tamanho de área sobre comunidades de ectoparasitas de pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado, oeste do Brazil .....</b>	<b>109</b>
Resumo.....	111
Introdução.....	112
Material e Métodos .....	114
Resultados .....	119
Discussão.....	127
Referências.....	132
Material Suplementar.....	137
<b>CONCLUSÕES .....</b>	<b>143</b>

## INTRODUÇÃO

Assim como a predação e a competição, o parasitismo é uma importante força seletiva sobre populações de hospedeiros, uma vez que reduz os recursos destinados a seus processos fisiológicos (ALTIZER et al., 2003; POULIN, 2007). Parasitas podem influenciar a dinâmica populacional (espacial ou temporal), bem como a estrutura das comunidades dos hospedeiros, seja pela redução da taxa de sobrevivência, pela diminuição da taxa de fecundidade e/ou pela redução das taxas de crescimento (ANDERSON; MAY, 1979; LEHMANN, 1993; TOMPKINS; BEGON, 1999; THOMAS et al., 2000). Neste sentido, o parasitismo muitas vezes é visto de forma negativa, sendo relacionado a mortalidade dos hospedeiros (ANDERSON; MAY, 1979; PRICE, 1980). Porém, parasitas adaptados causam dano irrisório aos seus hospedeiros, pois é evolutivamente estável evitar a sua morte (GRUNDMANN et al., 1976). Neste caso, o parasita consome parte de seu hospedeiro e vive às suas custas (BARBEHENNT, 1969), mas raramente é letal em curto prazo, permanecendo em poucos, ou mesmo um único indivíduo hospedeiro, ao longo de sua vida (BEGON et al., 2006; RICKLEFS, 2010).

Pequenos mamíferos são considerados organismos-modelo adequados para o estudo de processos ecológicos, devido às suas diversas funções ecológicas, curto tempo de geração e, geralmente, um elevado número de descendentes (MORAND et al., 2006). Além disso, os pequenos mamíferos apresentam uma grande diversidade taxonômica e ocorrem em quase todos os ecossistemas terrestres (NAVA; LARESCHI, 2012).

O Brasil abriga uma grande diversidade de espécies de pequenos mamíferos não voadores, com aproximadamente 250 espécies conhecidas, representados principalmente pelas famílias Didelphidae (marsupiais), Cricetidae e Echimyidae (roedores) (CÁCERES et al., 2012; PAGLIA et al., 2012). Diversos estudos já examinaram a presença de ectoparasitas em espécies de pequenos mamíferos no Brasil (e.g. BARROS-BATTESTI et al., 2000; BITTENCOURT; ROCHA, 2003; LABRUNA et al., 2002; GETTINGER et al., 2005). Porém a grande maioria dos estudos se refere a inventários de espécies, descrições taxonômicas e registros da associação parasita-hospedeiro, existindo uma grande lacuna de conhecimento relacionado à ecologia deste grupo. No entanto cabe ressaltar que para algumas regiões do Brasil não existem sequer simples inventários de espécies, o que torna o conhecimento da distribuição da maioria das espécies de ectoparasitas ainda incipiente.

Ectoparasitas de pequenos mamíferos podem ser classificados em quatro grupos principais: Mesostigmata (ácaros), Ixodida (carrapatos), Phthiraptera (piolhos) e Siphonaptera

(pulgas) (MORAND et al., 2006). Os ácaros Mesostigmata formam um grupo morfológicamente e ecologicamente diversificado (DOWLING, 2006). As famílias Laelapidae, Haemogamasidae, Hirstionyssidae, Macronyssidae, Dermanyssidae, Halarachnidae, Dasyponyssidae, Manitherionyssidae e Hystrichonyssidae contêm espécies que parasitam mamíferos (DOWLING, 2006). No Brasil os pequenos mamíferos são parasitados principalmente por ácaros das famílias Macronyssidae e Laelapidae (BITTENCOURT; ROCHA, 2003; GETTINGER et al., 2005). A fauna de carrapatos do mundo (Ixodida) é representada por 879 espécies de carrapatos para as famílias Ixodidae (692 espécies), Argasidae (186), e Nuttalliellidae (uma espécie) (NAVA et al., 2009), porém este número está subestimado, uma vez que, somente no Brasil pelo menos sete espécies de carrapatos foram descritas ou revalidadas recentemente. Até o momento, 67 espécies de carrapatos foram registradas no Brasil e, destas, 46 pertencem à família Ixodidae e 21 à família Argasidae (DANTAS-TORRES et al., 2009; BARROS-BATTESTI et al., 2013; MARTINS et al., 2014; NAVA et al., 2014; KRAWCZAK, et al., 2015). Atualmente são conhecidas aproximadamente 5.000 espécies de Phthiraptera, as quais estão distribuídas nas subordens Anoplura (532 espécies), Rhynchophthirina (3 espécies), Ischnocera (3.060 espécies) e Amblycera (1.334 espécies) (PRICE et al., 2003). Deste número aproximadamente 600 espécies parasitam mamíferos (PRICE et al., 2003). Já para os Siphonaptera são conhecidas aproximadamente 3.000 espécies e/ou subespécies, incluídas em 238 gêneros e 15 famílias (LEWIS, 1998), sendo que mais de 80% destas parasitam roedores e marsupiais (LINARDI, 2012). No Brasil, até o momento foram registradas oito famílias, 20 gêneros e 62 espécies e/ou subespécies (LINARDI; GUIMARÃES, 2000; LINARDI, 2011).

Parasitas como piolhos sugadores e alguns ácaros mesostigmatas são permanentes sobre os hospedeiros, enquanto pulgas, carrapatos e alguns ácaros são temporários, utilizando os hospedeiros apenas durante um período de sua vida, seja para alimentação, cópula ou para deslocamento (KIM, 1985; MORAND et al., 2006). Geralmente os ectoparasitas permanentes são específicos dos seus hospedeiros devido aos processos evolutivos de co-especiação e co-evolução, enquanto que parasitas temporários tendem a ser generalistas (KIM, 1985; GETTINGER et al., 2011).

O estudo dos fatores que determinam a composição e estrutura das comunidades naturais é um dos princípios básicos da ecologia (RICKLEFS; SCHLUTER, 1993). Dessa forma diversos estudos têm sido realizados em todo o mundo para compreender as relações dos ectoparasitas com seus hospedeiros. Em geral, as associações parasita-hospedeiro são determinadas por interações ecológicas complexas e a dinâmica de uma espécie de

ectoparasita é explicada por diversos fatores relacionados ao hospedeiro, como por exemplo, a sua identidade (POULIN; VALTONEN, 2002; LARESCHI; KRASNOV, 2010), tamanho (GUÉGAN; HUGUENY, 1994; HARRISON et al., 2010) e sexo (KLEIN, 2004; KRASNOV et al., 2011). No entanto a influência de cada um destes fatores pode variar entre diferentes regiões biogeográficas e entre diferentes grupos de ectoparasitas, uma vez que cada região apresenta um conjunto único de espécies, bem como apresentam diferenças nos níveis de especialização parasita-hospedeiro e diferenças na história evolutiva destas associações (MARSHALL, 1981; KORALLO et al., 2007; KRASNOV et al., 2012).

Além das características dos hospedeiros, a fauna de ectoparasitas também pode ser influenciada por fatores externos, como por exemplo, o espaço (POULIN, 2003; KRASNOV et al., 2005), o clima (KRASNOV et al., 2005; LARESCHI; KRASNOV, 2010), as características do ambiente (LARESCHI; KRASNOV, 2010) e alterações antrópicas (FROESCHKE, et al. 2013; RENWICK; LAMBIN, 2013). Deste último destaca-se a fragmentação e a perda de habitat, sendo que os mesmos podem ocasionar alterações na dinâmica das populações e até mesmo levar algumas espécies à extinção.

O Cerrado é o segundo bioma brasileiro em extensão territorial (2.031.990 km<sup>2</sup>), ficando atrás apenas da Amazônia. Proporcionalmente a seu tamanho, este bioma possui uma alta diversidade de flora e fauna, sendo considerada a savana mais rica do mundo e um *hotspot* para conservação da biodiversidade devido ao alto grau de endemismo e nível de ameaça pela conversão de áreas naturais em áreas alteradas (MYERS et al., 2000; MITTERMEIER et al., 2004). Este bioma tem sofrido com a intensa fragmentação, sendo que estimativas sugerem que a perda da vegetação natural já tenha atingido mais de 50% de sua área original e que cerca de 80% de sua área se encontra sob alguma forma de uso pelo homem, o que produz consequências diretas à sua diversidade (MACHADO et al., 2004; MITTERMEIER et al., 2004; KLINK; MACHADO, 2005). Devido à intensa fragmentação a que esse bioma está sendo submetido e sua importância para a preservação da biodiversidade, é fundamental conhecer a fauna de ectoparasitas associadas a pequenos mamíferos, compreender as suas inter-relações e as relações destes com o ambiente.

## **Estrutura da Tese**

Esta tese está estruturada de acordo com as normas da 8ª edição da “Estrutura e apresentação de monografias, dissertações e teses: MDT”, da Universidade Federal de Santa Maria (MDT, 2012). Compõem esta tese quatro capítulos redigidos no formato de artigos científicos, conforme descrição abaixo:

### **Capítulo I: Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil.**

Neste capítulo descrevo a comunidade de carrapatos associados a pequenos mamíferos de fragmentos de Cerrado do Mato Grosso do Sul e analiso possíveis variações sazonais na abundância, prevalência e intensidade média de infestação de cada espécie de carrapato registrada. Além disso, analiso possíveis variações na prevalência e intensidade média de infestação de carrapatos de acordo com o sexo de cada espécie hospedeira. Este capítulo encontra-se publicado no periódico *Experimental and Applied Acarology* (65: 389-401, 2015).

### **Capítulo II: Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil.**

Neste capítulo descrevo a comunidade de ectoparasitas (ácaros, piolhos e pulgas) associados a pequenos mamíferos de fragmentos de Cerrado do Mato Grosso do Sul e analiso o nível de associação destes ectoparasitas com os pequenos mamíferos. Assim como no capítulo I, avalio possíveis variações sazonais na prevalência e intensidade média de infestação de algumas espécies de ectoparasitas e analiso possíveis variações na prevalência e intensidade média de infestação de carrapatos de acordo com o sexo de cada espécie hospedeira. Este capítulo foi formatado segundo as normas do periódico *Experimental and Applied Acarology*.

### **Capítulo III: Ectoparasitas de pequenos mamíferos: fatores determinantes da estrutura de comunidade na savana da América do Sul.**

Neste capítulo avalio a contribuição de características dos hospedeiros (roedores e marsupiais) na organização das comunidades de ectoparasitas presentes em fragmentos de Cerrado. Especificamente verifiquei qual o efeito relativo da identidade, sexo e massa do hospedeiro, bem como da porção do estrato vertical utilizado pelos mesmos e da sazonalidade das capturas sobre a composição, riqueza e abundância total de ectoparasitas, bem como

destas mesmas variáveis para ácaros, carrapatos e piolhos isoladamente. Este capítulo foi formatado segundo as normas do periódico *Parasitology*.

**Capítulo IV: Efeito da paisagem e do tamanho de área sobre comunidades de ectoparasitas de pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado, oeste do Brasil.**

Neste capítulo avalio o efeito da fragmentação sobre as comunidades de ectoparasitas associadas a pequenos mamíferos de Cerrado. Para tanto, analisei o efeito da paisagem e do tamanho de área sobre a riqueza, composição, abundância e prevalência de toda a comunidade de ectoparasitas, bem como de carrapatos, piolhos e ácaros isoladamente. Além disso, discuto as implicações destes efeitos sobre a diversidade local e as possíveis consequências para saúde pública. Este capítulo foi formatado segundo as normas do periódico *Biological Conservation*.

## Referências

ALTIZER, S.; HARVELL, D.; FRIEDLE, E. Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 18, n. 11, p. 589-596, 2003.

ANDERSON, R. M.; MAY, R. M. Population biology of infectious diseases: Part I. **Nature**, v. 280, p. 361-367, 1979.

BARBEHENNT, K. R. Host-Parasite relationships and species diversity in mammals: an hypothesis. **Biotropica**, v. 1, n. 2, p. 29-35, 1969.

BARROS-BATTESTI, D. M.; RAMIREZ, D. G.; LANDULFO, G. A.; FACCINI, J. L. H.; DANTAS-TORRES, F.; LABRUNA, M. B.; VENZAL, J. M.; ONOFRIO, V. C. Immature argasid ticks, diagnosis and keys for Neotropical region. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 22, n. 4, p. 443-456, 2013.

BARROS-BATTESTI, D. M.; YOSHINARI, N. H.; BONOLDI, V. L. N.; GOMES, A. C. Parasitism by *Ixodes didelphidis* and *I. loricatus* (Acari: Ixodidae) on small wild mammals from Atlantic Forest in the state of São Paulo, Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 37, n. 6, p. 820-827, 2000.

BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4th ed. Porto Alegre: Artmed, 2007.

BITTENCOURT, E. B.; ROCHA, C. F. D. Host-ectoparasite specificity in a small mammals community in an area of Atlantic Rain Forest (Ilha Grande, State of Rio de Janeiro), Southeastern Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 98, n. 6, p. 793-798, 2003.

CÁCERES, N. C. **Os marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação**. Campo Grande: Ed. UFMS, 2012.

DANTAS-TORRES, F.; ONOFRIO, V. C.; BARROS-BATTESTI, D. M. The ticks (Acari: Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Brazil. **Systematic and Applied Acarology**, v. 14, p. 30-46, 2009.



DOWLING, A. P. G. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: Systematics, ecology, and the evolution of parasitic associations. In: S. Morand; B. R. Krasnov; R. Poulin (Eds.); **Micromammals and Macroparasites**. p. 103-118, 2006. Berlin: Springer-Verlag.

FROESCHKE, G.; VAN DER MESCHT, L.; MCGEOCH, M.; MATTHEE, S. Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. **International Journal for Parasitology**, v. 43, n. 14, p. 1109-1118, 2013.

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

GETTINGER, D.; MARTINS-HATANO, F.; LARESCHI, M.; MALCOLM, J. R. Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials. **Journal of Parasitology**, v. 91, n. 1, p. 45-48, 2005.

GRUNDMANN, A. W.; WARNOCK, R. G.; WASSOM, D. L. Some mechanisms of natural regulation of parasitic helminth populations. **American Midland Naturalist**, v. 95, n. 2, p. 347-360, 1976.

GUÉGAN, J. F.; HUGUENY, B. A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure. **Oecologia**, v. 100, n. 1-2, p. 184-189, 1994.

HARRISON, A.; SCANTLEBURY, M.; MONTGOMERY, W. I. Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. **Oikos**, v. 119, n. 7, p. 1099-1104, 2010.

KIM, K. C. **Coevolution of parasitic arthropods and mammals**. New York: Wiley-Interscience, 1985.

KLEIN, S. L. Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. **Parasite Immunology**, v. 26, n. 6-7, p. 247-264, 2004.

KLINK, C. A.; MACHADO, R. B. Conservation of the Brazilian Cerrado. **Conservation Biology**, v. 19, n. 3, p. 707-713, 2005.

KORALLO, N. P.; VINARSKI, M. V.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I.; MOUILLOT, D.; POULIN, R. Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. **Diversity and Distribution**, v. 13, n. 3, p. 353-360, 2007.

KRASNOV, B. R.; MORAND, S.; HAWLENA, H.; KHOKHLOVA, I. S.; SHENBROT, G. I. Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. **Oecologia**, v. 146, n. 2, p. 209-217, 2005.

KRASNOV, B. R.; MOUILLOT, D.; KHOKHLOVA, I. S.; SHENBROT, G. I.; POULIN, R. Compositional and phylogenetic dissimilarity of host communities drives dissimilarity of ectoparasite assemblages: geographical variation and scale-dependence. **Parasitology**, v. 139, n. 3, p. 338-347, 2012.

KRASNOV, B. R.; STANKO, M.; MATTHEE, S.; LAUDISOIT, A.; LEIRS, H.; KHOKHLOVA, I. S.; KORALLO-VINARSKAYA, N. P.; VINARSKI, M. V.; MORAND, S. Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. **Oecologia**, v. 166, n. 4, p. 1099-1110, 2011.

KRAWCZAK, F. S.; MARTINS, T. F.; OLIVEIRA, C. S.; BINDER, L. C.; COSTA, F. B.; NUNES, P. H.; GREGORI, F.; LABRUNA, M. B. *Amblyomma yucumense* n. sp. (Acari: Ixodidae), a Parasite of Wild Mammals in Southern Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 52, n. 1, p. 28-37, 2015.

LABRUNA, M. B.; PAULA, C. D.; LIMA, T. F.; SANA, D. A. Ticks (Acari: Ixodidae) on wild animals from the Porto-Primavera Hydroelectric power station area, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, n. 8, p. 1133-1136, 2002.

LARESCHI, M.; KRASNOV, B. R. Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. **Medical and Veterinary Entomology**, v. 24, n. 3, p. 284-292, 2010.

LEHMANN, T. Ectoparasites: direct impact on host fitness. **Parasitology Today**, v. 9, n. 1, p. 8-13, 1993.

LEWIS, R. E. Résumé of the Siphonaptera (Insecta) of the world. **Journal of Medical Entomology**, v. 35, n. 4, p. 377-389, 1998.

LINARDI, P. M. Checklist de Siphonaptera (Insecta) do Estado de S. Paulo. **Biota Neotropica**, v. 11, n. 1, p. 1-11, 2011.

LINARDI, P. M. Os ectoparasitos de marsupiais brasileiros. In: N. C. Cáceres (Ed.); **Os marsupiais do Brasil: Biologia, Ecologia e Conservação**. p. 127-155, 2012. Campo Grande, UFMS.

LINARDI, P. M.; GUIMARÃES, L. R. **Sifonápteros do Brasil**. São Paulo: Ed. do Museu de Zoologia da USP, 2000.

MACHADO, R. B.; RAMOS NETO, M. B.; PEREIRA, P. G. P.; CALDAS, E. F.; GONÇALVES, D. A.; SANTOS, N. S.; TABOR, K.; STEININGER, M. **Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro**. Brasília: Conservation International. Relatório técnico, 2004.

MARSHALL, A. G. **The ecology of ectoparasitic insects**. London: Academic Press, 1981.

MARTINS, T. F.; VENZAL, J. M.; TERASSINI, F. A.; COSTA, F. B.; MARCILI, A.; CAMARGO, L. M. A.; BARROS-BATTESTI, D. M.; LABRUNA, M. B. New tick records from the state of Rondônia, western Amazon, Brazil. **Experimental and Applied Acarology**, v. 62, n. 1, p. 121-128, 2014.

MDT. **Estrutura e apresentação de monografias, dissertações e teses: MDT**. 8ª ed. Santa Maria: Editora UFSM, 2012.

MITTERMEIER, R. A.; GIL, P. R.; HOFFMANN, M.; PILGRIM, J.; BROOKS, T.; MITTERMEIER, C. G.; LAMOUREX, J.; FONSECA, G. A. B. **Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Ecoregions**. Mexico City: CEMEX, 2004.

MORAND, S.; BOUAMER, S.; HUGOT, J. P. Nematodes. In: S. Morand; B. R. Krasnov; R. Poulin (Eds.); **Micromammals and Macroparasites**. p. 63-80, 2006. Berlin: Springer-Verlag.

MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, p. 853-858, 2000.

NAVA, S.; BEATI, L.; LABRUNA, M. B.; CÁCERES, A. G.; MANGOLD, A. J.; GUGLIELMONE, A. A. Reassessment of the taxonomic status of *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) with the description of three new species, *Amblyomma tonelliae* n. sp., *Amblyomma interandinum* n. sp. and *Amblyomma patinoi* n. sp., and resurrection of *Amblyomma mixtum* Koch, 1844 and *Amblyomma sculptum* Berlese, 1888 (Ixodida: Ixodidae). **Ticks and Tick-Borne Diseases**, v. 5, n. 3, p. 252-276, 2014.

NAVA, S.; LARESCHI, M. Ecological characterization of a community of arthropods parasitic of Sigmodontine Rodents in the Argentinean Chaco. **Journal of Medical Entomology**, v. 49, n. 6, p. 1276-1282, 2012.

NAVA, S.; GUGLIELMONE, A. A.; MANGOLD, A. J. An overview of systematics and evolution of ticks. **Frontiers in Biosciences**, v. 14, p. 2857-2877, 2009.

PAGLIA, A. P.; FONSECA, G. A. B.; RYLANDS, A. B.; HERRMANN, G.; AGUIAR, L. M. S.; CHIARELLO, A. G.; LEITE, Y. L. R.; COSTA, L. P.; SICILIANO, S.; KIERULFF, M. C. M.; MENDES, S. L.; TAVARES, V. C.; MITTERMEIER, R. A.; PATTON, J. L. Annotated checklist of Brazilian mammals (2nd edition). **Occasional Papers in Conservation Biology**. No. 6. Arlington: Conservation International, 2012.

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

POULIN, R. **Evolutionary ecology of parasites**. Princeton: Princeton University Press, 2007.

POULIN, R.; VALTONEN, E. T. The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. **International Journal for Parasitology**, v. 32, n. 10, p. 1235-1243, 2002.

PRICE, P. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton: Princeton University Press, 1980.

PRICE, R. D.; HELLENTHAL, R. A.; PALMA, R. L.; JOHNSON, K. P.; CLAYTON, D. H. **The chewing lice. World checklist and biological overview**. Illinois: Illinois Natural History Survey Special Publication, 2003.

RENEWICK, A. R.; LAMBIN, X. Host-parasite interactions in a fragmented landscape. **International Journal for Parasitology**, v. 43, n. 1, p. 27-35, 2013.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 6<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: Editora Guanabara Koogan, 2010.

RICKLEFS, R. E.; SCHLUTER, D. **Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives**. Chicago: University of Chicago Press, 1993.

THOMAS, F.; GUÉGAN, J. F.; MICHALAKIS, Y.; RENAUD, F. Parasites and host life-history traits: implications for community ecology and species co-existence. **International Journal for Parasitology**, v. 30, n.5, p. 669-674, 2000.

TOMPKINS, D. M.; BEGON, M. Parasites can regulate wildlife populations. **Parasitol Today**, v. 15, n. 8, p. 311-313, 1999.

## CAPÍTULO I



**Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil**

**Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil**

Jonas Sponchiado<sup>1,4\*</sup>, Geruza L. Melo<sup>2,4</sup>, Thiago F. Martins<sup>3</sup>, Felipe S. Krawczak<sup>3</sup>, Marcelo B. Labruna<sup>3</sup>, Nilton C. Cáceres<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, CCBS, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, CP 549, Campo Grande, MS, 79070-900, Brazil

<sup>3</sup> Departamento de Medicina Veterinária Preventiva e Saúde Animal, Faculdade de Medicina Veterinária e Zootecnia, Universidade de São Paulo, Av. Professor Dr. Orlando Marques de Paiva 87, São Paulo, SP, 05508-270, Brazil

<sup>4</sup> Laboratório de Ecologia e Biogeografia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

\*Author for correspondence

Phone: +55 55 33172900

E-mail: [jsponchiado@yahoo.com.br](mailto:jsponchiado@yahoo.com.br)

## Abstract

The present study describes ticks associated with small mammals and analyzes the aggregation patterns according to seasonal and host variations in the Cerrado biome, central-western Brazil. Small mammals were systematically captured in 54 woodland fragments from February 2012 to July 2013. A total of 1,040 animals belonging to eight marsupial and 12 rodent species were captured; 265 animals were parasitized by eight tick species (in decreasing order of abundance): *Ornithodoros mimon*, *Amblyomma coelebs*, *Amblyomma sculptum*, *Amblyomma ovale*, *Amblyomma parvum*, *Amblyomma dubitatum*, *Amblyomma parkeri*, and *Ixodes amarali*. With few exceptions, collected ticks were larvae and nymphs. Among the more abundant animals, the marsupial *Didelphis albiventris* showed the highest tick prevalence (84.38%), mean abundance (19.20), mean intensity (22.75), richness of ticks species (n=7), and total abundance of ticks (n=2,457). *Amblyomma sculptum* and *O. mimon* were the most generalist species, collected on four different host species. Fifteen new tick-host associations are reported for the first time. Most ticks showed higher prevalence and mean intensity in the dry season, regardless of host species. Overall, tick prevalence and mean intensity of infestation were significantly associated with host gender. Finally, the importance of the large number of records of the argasid *O. mimon* is discussed.

Key-words: ectoparasites, *Amblyomma*, *Ixodes*, *Ornithodoros*, Didelphimorphia, Rodentia.



## 1. Introduction

Ticks are obligately hematophagous ectoparasites, if not in all, at least in some stages of their life cycle. They feed on a wide variety of vertebrates, including humans and domestic and wild animals. Tick-host associations are driven by complex ecological interactions and the tick dynamics is explained by several factors, such as tick life history traits (Daniels and Fish 1990), host sex and age (Zuk and McKean 1996), host behavior (Ostfeld et al. 1996), and climate (Randolph and Storey 1999).

Generally, small mammals are hosts of immature tick stages and are reservoirs of numerous pathogens (Linardi and Guimarães 2000; Guglielmone and Nava 2011; Saraiva et al. 2012; Szabó et al. 2013). Some rodent, marsupial and bat species present a great ability to adapt to anthropized, rural and urban ecosystems. Thus, they are considered potential source of pathogens to domestic animals and humans, which may be transmitted directly or indirectly through vectors. Therefore, understanding the host-parasite relationship is crucial, not only for the ecological/evolutionary history of both hosts and parasites, but also for its importance for public health due to the potential for disease transmission.

To date, 66 species of ticks have been recorded in Brazil, and of these, 45 belong to the family Ixodidae and 21 to the family Argasidae (Dantas-Torres et al. 2009; Barros-Battesti et al. 2013; Martins et al. 2014; Nava et al. 2014). For the Mato Grosso do Sul state only 22 tick species were recorded, 19 of the family Ixodidae and three of the family Argasidae (Labruna and Venzal 2009; Garcia et al. 2012). Located in western Brazil between two major river basins of the Paraná and Paraguay rivers, the Mato Grosso do Sul state covers vast portions of the Pantanal and Cerrado, and small portions of semi-deciduous forests of Amazonian and Atlantic domain, forming ecotone zones (Velooso et al. 1991). The Cerrado crosses the state in a southwest-northeast diagonal, suffering influence of Atlantic forest, Chaco and Pantanal. Its location provides a great diversity in the region; on the other hand, the Cerrado has suffered severe fragmentation (Klink and Machado 2005), which has produced direct consequences for its diversity, what could produce closer proximity of pathogen vectors to the human population.

The present study aimed to describe the ticks associated with small mammals in woodland fragments of Cerrado, southwestern Mato Grosso do Sul state, Brazil. We also examined seasonal variations, and host gender on the frequency, abundance and mean intensity of infestation of ticks in the small mammals.

## 2. Material and Methods

### 2.1. Study area

The study was carried out in 54 Cerrado fragments (woodland savanna), located in the Paraguay River basin in the border of Pantanal, Mato Grosso do Sul state, central-western Brazil. The fragments are inserted into the Terenos, Anastácio, Miranda, Bonito and Nioaque municipalities between the coordinates 20°17' and 21°15'S, and 54°53' and 56°31'W, being 162 km the maximum distance between them. The fragments were inserted into a matrix formed mainly by exotic pastures [*Brachiaria* spp. (Trin.) Griseb. 1853] used as grazing for livestock.

According to the Köeppen classification, the climate is Aw (tropical wet) and the mean annual temperature is 25°C. The annual rainfall is around 900 mm, with ~700 mm falling from November to March (rainy season) and ~200 mm from April to October (dry season) (Soriano and Alves 2005).

### 2.2. Data collection

Each fragment received 20 live-traps distributed along two transect lines that were at least 300 meters distant from each other and at 50 m from the fragment edge. In each transect we installed ten live-traps alternately on the ground (wire: 33 × 12 × 12 cm) and in the understory (Sherman: 30 × 9 × 7 cm) at 1.5 m height. We conducted four field phases of five or six consecutive nights each, two in the rainy season (February / March 2012 and November / December 2012) and two in the dry season (July / August 2012 and June / July 2013). The total sampling effort was 408 trap-nights in each fragment and 22,032 trap-nights considering all fragments.

The small mammals captured were identified, measured, sexed, marked with numbered ear-tags (Fish and small animal tag size 1, National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) and released at the same point of capture. When identification in the field was not possible, the individual was euthanized for identification in the laboratory. Techniques were approved by the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (protocol 30808-2) and are in compliance with guidelines published by the American Society of Mammalogists for use of wild mammals in research (Gannon et al. 2007). Mammal nomenclature was according to Wilson and Reeder (2005), with the addition of Weksler et al. (2006) for the species formerly included in the genus *Oryzomys* Baird, 1857, Voss and Jansa

(2009) for genus *Marmosa* Gray, 1821, and Voss et al. (2005) for genus *Cryptonanus* (Voss et al. 2005).

Collected ticks were preserved in absolute alcohol until taxonomic identification in the laboratory. Adult ticks of the genus *Ixodes* Latreille, 1795 and *Amblyomma* (Fabricius, 1787) were identified following Onofrio et al. (2009) and Onofrio et al. (2006), respectively, whereas nymphs of the genus *Amblyomma* were identified following Martins et al. (2010). *Ornithodoros* Koch, 1844 larvae were identified to species level by morphology (Kohls et al. 1969; Barros-Battesti et al. 2013) and molecular methods. For molecular methods, one specimen from each individual host was processed for DNA extraction by the guanidine isothiocyanate-phenol technique, as previously described (Sangioni et al. 2005), followed by polymerase chain reaction (PCR) using primers targeting a  $\approx 460$  bp fragment of the 16S rDNA mitochondrial gene, as described (Mangold et al. 1998). PCR products were sequenced in an ABI automated sequencer (Applied Biosystems/Perkin Elmer, model ABI Prism 310 Genetic, Foster City, CA), with the same primers used in PCR. Generated sequences were submitted to basic local alignment search tool (BLAST) analysis (Altschul et al. 1990) to determine closest similarities to available corresponding 16S rDNA sequences of ticks.

Voucher specimens of the ticks collected in the present study were deposited in the Tick Collection “Coleção Nacional de Carrapatos” (CNC) of the Faculty of Veterinary Medicine of the University of São Paulo and voucher specimens of the small mammals were deposited in the Mammal Collection of the Santa Maria Federal University and Mato Grosso Federal University.

### 2.3. Data analysis

Quantitative descriptors (prevalence, mean abundance and mean intensity of infestation) of tick species on each host species were calculated following Bush et al. (1997), and applied to our study. Prevalence is number of infested animals/number of examined animals x 100, mean abundance is total number of ticks/number of examined hosts, and mean intensity is total number of ticks/number of infested hosts. Possible differences in prevalence and mean intensity of infestation of each tick species on a given host species, as well as the mean abundance of each tick species independently of the host species were tested for seasonality (dry *versus* rainy season), using the binomial test (prevalence) and the one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units (mean abundance and mean intensity of infestation) via randomization (1,000 interactions, Monte Carlo statistic) (Pillar 2006). Additionally we verified possible gender effect on the prevalence (binomial test) and

mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units) for each host species, considering all tick species. Comparisons were performed only for the host and tick species with more than 20 records.

### 3. Results

A total of 1,040 small mammals belonging to 20 species, eight marsupials and 12 rodents, were captured. Among these, 265 specimens of four marsupial and six rodent species were parasitized by ticks (Table 1). Eight species of two tick families (Ixodidae and Argasidae) were identified, comprising a total of 3,229 specimens. At least 1,537 larvae of the genera *Amblyomma* (Ixodidae) were not identified to the species level due to the lack of literature for precise morphological identification of *Amblyomma* larvae (Table 2). Mitochondrial 16S rDNA sequences generated from all individual larvae of *Ornithodoros* collected from the marsupials *Didelphis albiventris*, *Gracilinanus agilis*, *Thylamys macrurus* and the rodent *Rhipidomys macrurus* showed to be identical to each other, and by Blast analysis, they were closest (99%; 393/394) to the corresponding sequence of *Ornithodoros mimon* available in GenBank (GenBank KC677675) from the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. Furthermore, morphological characters of mounted specimens corresponded to the description of the larva of *O. mimon* (Kohls et al. 1969).

Among host species with more than 20 captures, *D. albiventris* showed the highest tick prevalence (84.38%), mean abundance (19.20) and mean intensity (22.75). This species also had the highest richness of ticks species ( $n = 7$ ) and total abundance of ticks ( $n = 2,457$ ). Values for the other host species are shown in Table 1.

Table 1. Prevalence (P; %), mean abundance (MA), mean intensity of infestation (MI) and richness (R) of ticks collected from small mammals in woodland fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil.

Host	No. non-infested / No. infested individuals	Tick				
		Total	P%	MA	MI	R
Didelphimorphia						

<i>Cryptonanus agricolai</i> (Moojen)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Didelphis albiventris</i> Lund	20/108	2457	84.38	19.20	22.75	7
<i>Gracilinanus agilis</i> (Burmeister)	333/66	420	16.54	1.05	6.36	2
<i>Marmosa constantiae</i> (Thomas)	4/0	0	0	0	0	0
<i>Marmosa murina</i> (L.)	3/0	0	0	0	0	0
<i>Monodelphis domestica</i> (Wagner)	7/1	1	12.50	0.13	1	1
<i>Philander opossum</i> (L.)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Thylamys macrurus</i> (Olfers)	87/38	249	30.40	1.99	6.55	2
Rodentia						
<i>Calomys callosus</i> (Rengger)	21/2	2	8.70	0.09	1	1
<i>Calomys tener</i> (Winge)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Cerradomys maracajuensis</i> (Langguth & Bonvicino)	5/0	0	0	0	0	0
<i>Cerradomys scotti</i> (Langguth & Bonvicino)	12/1	1	7.69	0.08	1	1
<i>Hylaeamys megacephalus</i> (G. Fischer)	15/13	33	46.43	1.18	2.54	1
<i>Nectomys rattus</i> (Pelzeln)	0/2	2	100	1.00	1	1
<i>Oecomys cleberi</i> Locks	7/0	0	0	0	0	0
<i>Oecomys mamorae</i> (Thomas)	25/0	0	0	0	0	0
<i>Oecomys roberti</i> (Thomas)	3/0	0	0	0	0	0
<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers)	2/0	0	0	0	0	0
<i>Rhipidomys macrurus</i> (Gervais)	164/11	17	6.29	0.10	1.55	3
<i>Thrichomys fosteri</i> (Wagner)	64/23	47	26.44	0.54	2.04	4
Total	775/265	3229	25.48	3.11	12.19	8

Table 2. Number of male (M), female (F), nymphal (N) and larval (L) ticks collected from small mammals in woodland fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil.

Host order and species	Tick family and species								
	Ixodidae								Argasidae
	<i>Amblyomma sculptum</i> Berlese	<i>Amblyomma coelebs</i> Neumann	<i>Amblyomma dubitatum</i> Neumann	<i>Amblyomma ovale</i> Koch	<i>Amblyomma parkeri</i> Fonseca & Aragão	<i>Amblyomma parvum</i> Aragão	<i>Amblyomma</i> sp. (Fabricius)	<i>Ixodes amarali</i> Fonseca	<i>Ornithodoros mimon</i> Kohls et al.
Didelphimorphia									
<i>D. albiventris</i>	2M, 153N	260N	1N	3N	2N	7N	1447L		582L
<i>G. agilis</i>							15L		405L
<i>M. domestica</i>								1F	
<i>T. macrurus</i>							7L		242L
Rodentia									
<i>C. callosus</i>	1N						1L		
<i>C. scotti</i>							1L		
<i>H. megacephalus</i>				10N			23L		
<i>N. rattus</i>							2L		
<i>R. macrurus</i>	1N	1N					8L		7L
<i>T. fosteri</i>	2N	4N	1N	7N			33L		
Total	2M, 157N	265N	2N	20N	2N	7N	1537L	1F	1236L

Regarding tick developmental stage, we found only three adults, two males of *Amblyomma sculptum* (formerly classified as *A. cajennense*; see Nava et al. 2014) parasitizing the marsupial *D. albiventris* and a female of *Ixodes amarali* parasitizing the marsupial *Monodelphis domestica*. The remaining tick specimens were larvae and nymphs (Table 2).

*Amblyomma sculptum* and *O. mimon* were the most generalist species, collected on four different species. *Amblyomma ovale* and *A. coelebs* were collected on three host species. *Ornithodoros mimon* was the most abundant species, with 1,236 larvae collected, followed by *A. coelebs* and *A. sculptum*, with 265 and 159 nymphs, respectively (Table 2).

The relationship between the prevalence of each tick species from a particular host species and season (dry or rainy) was significant for *A. sculptum*, *A. coelebs* and *O. mimon*, which showed higher rates in the dry season in *D. albiventris*. On the same host species *A. coelebs* had higher mean intensity of infestation in the same period. As in *D. albiventris*, larvae of *O. mimon* had a higher prevalence during the dry season in *G. agilis*, but the mean intensity of infestation on this host was higher during the rainy season (Table 3).

Table 3. Seasonal variation in prevalence (Binomial test - Z) and mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units - Q) of ticks from small mammals of woodland fragments of Cerrado in Mato Grosso do Sul state, Brazil. \*P<0.05 e \*\*P<0.01.

Hosts (No. captures in rainy season/ No. captures in dry season) / Ticks	Prevalence (No. infested individuals)			Mean intensity of infestation		
	Rainy season	Dry season	Z	Rainy season	Dry season	Q
<i>D. albiventris</i> (74/54)						
<i>A. sculptum</i>	20.27 (15)	42.59 (23)	-2.73**	4.60	3.74	7.42
<i>A. coelebs</i>	27.03 (20)	68.52 (37)	-4.66**	2.80	5.51	95.59*
<i>A. dubitatum</i>	-	1.85 (1)	-	-	1.00	-
<i>A. parkeri</i>	-	1.85 (1)	-	-	2.00	-
<i>A. parvum</i>	-	3.70 (2)	-	-	3.50	-
<i>A. ovale</i>	1.35 (1)	3.70 (2)	-	1.00	1.00	-
<i>Amblyomma</i> sp.	28.39 (21)	90.74 (49)	-	19.14	21.33	-
<i>O. mimon</i>	28.39 (21)	50.00 (27)	-2.50**	11.24	12.82	29.37

<i>G. agilis</i> (118/281)						
<i>Amblyomma</i> sp.	0.85 (1)	2.85 (8)	-	1.00	1.75	-
<i>O. mimon</i>	9.32 (11)	16.73 (47)	-1.91*	12.00	5.81	341.71*
<i>M. domestica</i> (7/1)						
<i>I. amarali</i>	14.29 (1)	-	-	1.00	-	-
<i>T. macrurus</i> (80/45)						
<i>Amblyomma</i> sp.	6.25 (5)	-	-	1.60	-	-
<i>O. mimon</i>	26.25 (21)	31.11 (14)	-0.58	5.91	8.43	53.51
<i>C. callosus</i> (21/2)						
<i>A. sculptum</i>	4.76 (1)	-	-	1.00	-	-
<i>Amblyomma</i> sp.	-	50.00 (1)	-	-	1.00	-
<i>C. scotti</i> (5/8)						
<i>Amblyomma</i> sp.	-	12.50 (1)	-	-	1.00	-
<i>H. megacephalus</i> (15/13)						
<i>A. ovale</i>	33.33 (5)	23.08 (3)	-	1.40	1.00	-
<i>Amblyomma</i> sp.	13.33 (2)	38.46 (5)	-	5.50	2.40	-
<i>N. rattus</i> (1/1)						
<i>Amblyomma</i> sp.	100.00 (1)	100.00 (1)	-	1.00	1.00	-
<i>R. macrurus</i> (115/60)						
<i>A. sculptum</i>	-	1.67 (1)	-	-	1.00	-
<i>A. coelebs</i>	0.87 (1)	-	-	1.00	-	-
<i>Amblyomma</i> sp.	1.74 (2)	8.33 (5)	-	1.50	1.00	-
<i>O. mimon</i>	2.61 (3)	-	-	2.33	-	-
<i>T. fosteri</i> (41/46)						
<i>A. sculptum</i>	2.44 (1)	2.17 (1)	-	1.00	1.00	-
<i>A. coelebs</i>	2.44 (1)	4.38 (2)	-	1.00	1.50	-
<i>A. dubitatum</i>	-	2.17 (1)	-	-	1.00	-
<i>A. ovale</i>	4.88 (2)	6.52 (3)	-	2.00	1.00	-
<i>Amblyomma</i> sp.	7.32 (3)	28.26 (13)	-	5.67	1.23	-



Seasonal variation analysis taking into account the average number of individuals of a particular tick species ( $N > 20$  individuals), regardless of which host was parasitized, revealed that only *A. sculptum* did not change significantly between seasons ( $Q = 1.65$ ;  $p = 0.702$ ), while *A. coelebs* and larvae of *O. mimon* showed higher abundances in the dry season ( $p < 0.05$ ). Although not statistically analyzed due to the low number of records, the species *Amblyomma dubitatum*, *Amblyomma parkeri* and *Amblyomma parvum* were registered only in the dry season while *I. amarali* was recorded only in the rainy season.

Considering all species of parasites together, we found a significant relationship in the prevalence and mean intensity of infestation with respect to host gender for *D. albiventris*, but in opposite directions, as females had higher prevalence rates, whereas males had higher infestation rates. In *G. agilis*, tick prevalence was higher in males than females (Table 4).

Table 4. Variation in tick prevalence (Binomial test - Z) and mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units - Q) among male and female small mammals in woodland Cerrado fragments in Mato Grosso do Sul state, Brazil. \* $P < 0.05$  e \*\* $P < 0.01$ .

Host (number of captures)	Prevalence (No. infested individuals)	Z	Mean intensity of infestation	Q
<i>D. albiventris</i>				
Males (66)	78.79 (52)	-1.80*	29.92	5418.50*
Females (62)	90.32 (56)		16.09	
<i>G. agilis</i>				
Males (230)	20.44 (47)	2.44**	6.06	14.68
Females (169)	11.24 (19)		7.11	
<i>M. domestica</i>				
Males (6)	-	-	-	-
Females (2)	50.00 (1)		1.00	
<i>T. macrurus</i>				
Males (70)	30.00 (21)	-0.11	6.76	1.57
Females (55)	30.91 (17)		6.35	
<i>C. callosus</i>				
Males (16)	12.50 (2)	-	1.00	-
Females (7)	-		-	
<i>C. scotti</i>				
Males (6)	16.67 (1)	-	1.00	-
Females (7)	-		-	
<i>H. megacephalus</i>				

Males (15)	60.00 (9)		1.89	
Females (13)	30.77 (4)	-	4.00	-
<i>N. rattus</i>				
Males (0)	-	-	-	-
Females (2)	100 (2)		1.00	
<i>R. macrurus</i>				
Males (88)	6.82 (6)		2.00	
Females (87)	5.75 (5)	-	1.00	-
<i>T. fosteri</i>				
Males (29)	27.59 (8)		1.63	
Females (58)	25.86 (15)	0.17	2.27	2.15

#### 4. Discussion

This study reports eight tick species on small mammals in the state of Mato Grosso do Sul. These include the first record of *A. parkeri* within the Cerrado biome. Previous records of *A. parkeri* were restricted to Brazilian Atlantic forest biome, in the states of Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro, Minas Gerais and Bahia (Labruna et al. 2009a; Ogrzewalska et al. 2011; Martins et al. 2013). Knowledge on this tick species was hampered by the exclusion from valid tick species lists (Jones et al. 1972; Keirans 1992; Horak et al. 2002) until recent taxonomic revisions, like the description of the male and redescription of the female and nymph (Labruna et al. 2009a; Martins et al. 2010). Besides new distributional data of *A. parkeri*, we also provide its first record on *D. albiventris*. Adults of *A. parkeri* are commonly associated with porcupines from the family Erethizontidae (Rodentia) (Labruna et al. 2009a). Immature stages seem to parasitize mainly passerine birds (Ogrzewalska et al. 2008, 2011, 2012; Pacheco et al. 2012), although they were also found in howlers monkeys (*Alouatta* spp. Lacépède, 1799), human, and porcupines (Martins et al. 2010, 2013). All these hosts, including *D. albiventris*, have arboreal habits; therefore, this common ecological trait might have an important role in the life history of *A. parkeri*.

Within the genus *Ixodes*, only *Ixodes loricatus* Neumann has been registered in Mato Grosso do Sul, parasitizing the white-eared opossum *D. albiventris* (Miziara et al. 2008). Thus, the record of *I. amarali* is also the first report to this Brazilian state. However we highlight the low number of records for *Ixodes* ticks, since we recorded only one female of *I. amarali* parasitizing *M. domestica*. This result contrasts with other studies that found greater richness and abundance of *Ixodes* species on small mammals, especially in the Atlantic forest

of southern and southeasteastern Brazil (e.g. Barros-Battesti et al. 2000; Saraiva et al. 2012), even in studies with sampling effort considerably lower than ours. We believe this could be a biogeographic distribution pattern of the *Ixodes* genus, related to climate or vegetation. Overall, the richness and abundance of species of the genus are higher in the Atlantic Forest and Amazon (Barros-Battesti et al. 2000, Díaz et al 2009, Martins et al. 2013), while in Cerrado, Chaco and Caatinga regions species of this genus are rarely recorded (Labruna et al. 2002a; Veronez et al. 2010; Horta et al. 2011). Saraiva et al. (2012) conducted a study with small terrestrial mammals in several localities in the state of Minas Gerais, both in Atlantic Forest and the Cerrado and recorded three species of *Ixodes* (*I. amarali*, *I. loricatus* and *I. schulzei*). In almost all Atlantic Forest areas, at least one *Ixodes* species was recorded (nine of the twelve areas), while in the Cerrado localities, they found only one record of *Ixodes* (in a total of five areas).

Additionally, we provide the following associations of larvae and nymphs of Ixodidae ticks with hosts species, which have not yet been previously reported: *A. sculptum* on *C. callosus*, *R. macrurus* and *T. fosteri*; *A. coelebs* on *R. macrurus* and *T. fosteri*; *A. dubitatum* on *T. fosteri*; *A. ovale* on *H. megacephalus* and *T. fosteri*; *Amblyomma* sp. on *T. macrurus*, *N. rattus* and *C. scotti*.

The argasid tick *O. mimon* was originally described from larvae collected on bats from Bolivia and Uruguay (Kohls et al. 1969), being decades later registered in Argentina and Brazil (Venzal et al. 2004; Graciolli et al. 2008). More recently, Barros-Battesti et al. (2011) described the adult stages, and Landulfo et al. (2012) evaluated the life cycle of *O. mimon* in the laboratory. In Brazil, *O. mimon* is known to occur only in the states of São Paulo, Minas Gerais, Goiás, Pernambuco and Rio Grande do Norte (Labruna et al. 2014), being the present report for Mato Grosso do Sul the most occidental record in the country.

For a long time it was believed that *O. mimon* was an exclusive parasitic species of bats, but recently, in addition to records in humans (Barros-Battesti et al. 2011; Labruna et al. 2014), the species has been recorded parasitizing the marsupial *D. albiventris* (Labruna et al. 2014). The high abundance and prevalence in the three most abundant marsupial species (*D. albiventris*, *G. agilis* and *T. macrurus*) as well as the occurrence in a rodent species (*R. macrurus*), reinforce the idea that this parasite is more generalist in relation to the host species than previously thought. The three species of marsupials and rodent are escansorial or arboreal, and use tree hollows as shelters (Vieira and Camargo 2012). This shelter type is also commonly used by some species of bats, which can lead us to the interpretation that there was only an accidental infestation of small non-flying mammals using the same shelters of

parasitized bats. However, the expressive values of abundance and prevalence found in this study suggest that more than an occasional factor, there may be an environmental factor and / or evolutionary association. What may be occurring is that the species of parasite is not selecting the host, but occupying a particular ecological niche. Because both groups of mammals (flying and non-flying small mammals) use the same habitat, the tick species may be benefiting of both hosts (Klompen et al. 1996; Estrada-Peña et al. 2010).

Despite being described over 40 years, little is known about the biology and ecology of *O. mimon* under natural conditions. In the study area, individuals of this species were attached mainly to the skin devoid of hair, especially on the ears, pouch, legs and feet, as well as in the male genital area (scrotum). Several different host species showed high levels of *O. mimon* infestation, with more than 20 larvae per host; more than 70 larvae were collected from a single male of *D. albiventris*.

Similarly to most of the ixodid species in the present study, *O. mimon* showed highest prevalence, mean intensity and abundance in the dry season, with rare exceptions. Some physical factors, such as temperature and rainfall, have been suggested to explain the seasonal differences in the intensity, abundance and prevalence of parasite species (Linardi et al. 1985; Davidson et al. 1994; Moyer et al. 2002). Such associations may be related either with synchronization during the breeding period or dispersal of ectoparasites, as the stages of the life history of their hosts (Blanco and Frías 2001; Altizer et al. 2004). Small mammals are often parasitized by larvae and nymphs of ticks, which are more active and abundant during the autumn and winter, which correspond to the dry season in the study area (e.g. Labruna et al. 2002b; Oliveira et al. 2003; Labruna et al. 2009b). Some species of ticks synchronize the period of eggs incubation with the months of spring and summer, when higher temperatures decrease the incubation period and higher humidity, also provided by the vegetation covering the soil, increases the eggs hatchability (Labruna et al. 2009b).

Several studies suggest that males of small mammals tend to have higher rates of infestation than females, which in turn is attributed to the fact that males have larger home ranges and higher frequencies of displacement and contact with other individuals, due to competitive activities or breeding activity (e.g. Moore and Wilson 2002, Cáceres, 2003). In addition, studies suggest that steroid hormones, particularly testosterone, cause immunosuppression, which would increase the susceptibility to parasitism (Folstad and Karter 1992; Roberts et al. 2004). In the present study, higher mean intensity of infestation was observed on males of two host species, *D. albiventris* and *G. agilis*. On the other hand, females

of *D. albiventris* had higher prevalence of infestation than males, this result is in disagreement with those authors.

In summary this study brings numerous unpublished information about the fauna of ticks of central-western Brazil, as well as host-parasite relationships. Of the eight species of ticks recorded, three are first records for the Mato Grosso do Sul state. Moreover, we report 15 new tick-host associations. These results reinforce the need for studies in poorly sampled regions and / or areas that are suffering intense fragmentation process since they are crucial to understanding the populational dynamics of parasites.

## References

- Altizer S, Davis AK, Cook KC, Cherry JJ (2004) Age, sex, and season affect the risk of mycoplasmal conjunctivitis in a southeastern house finch population. *Can J Zool* 82:755-763
- Altschul SF, Gish W, Miller W, Myers EW, Lipman DJ (1990) Basic local alignment search tool. *J Mol Biol* 215:403-410
- Barros-Battesti DM, Landulfo GA, Onofrio VC, Faccini JLH, Marcili A, Nieri-Bastos FA, Venzal JM, Labruna MB (2011) *Carios mimon* (Acari: Argasidae): description of adults and redescription of larva. *Exp Appl Acarol* 54:93-104
- Barros-Battesti DM, Ramirez DG, Landulfo GA, Faccini JLH, Dantas-Torres F, Labruna MB, Venzal JM, Onofrio VC (2013) Immature argasid ticks, diagnosis and keys for Neotropical region. *Rev Bras Parasitol Vet* 22:443-456
- Barros-Battesti DM, Yoshinari NH, Bonoldi VLN, Gomes AC (2000) Parasitism by *Ixodes didelphidis* and *I. loricatus* (Acari: Ixodidae) on small wild mammals from an Atlantic Forest in the State of São Paulo, Brazil. *J Med Entomol* 37:820-827
- Blanco G, Frías O (2001) Symbiotic feather mites synchronize dispersal and population growth with host sociality and migratory disposition. *Ecography* 24:113-120
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575-583
- Cáceres NC (2003) Use of the space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. *Rev Bras Zoo* 20:315-322.
- Daniels TJ, Fish D (1990) Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in southern New York. *Environ Entomol* 19:1029-1033

- Dantas-Torres F, Onofrio VC, Barros-Battesti DM (2009) The ticks (Acari: Ixodida: Argasidae, Ixodidae) of Brazil. *Syst Appl Acarol* 14:30-46
- Davidson WR, Siefren DA, Creekmore LH (1994) Seasonal and annual abundance of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) in Central Georgia. *J Med Entomol* 31:67-71
- Díaz MM, Nava S, Guglielmone AA (2009) The parasitism of *Ixodes luciae* (Acari: Ixodidae) on marsupials and rodents in Peruvian Amazon. *Acta Amazonica* 39: 997-1002
- Estrada-Peña A, Mangold AJ, Nava S, Venzal JM, Labruna MB, Guglielmone AA (2010) A review of the systematics of the tick family Argasidae (Ixodida). *Acarologia* 50:317-333
- Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139:603-622
- Gannon WL, Sikes RS, The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists (2007) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal* 88:809-823
- Garcia MV, Matias J, Almeida RFC, Barros JC, Andreotti R (2012) Espécies de carrapatos relatadas no Estado de Mato Grosso do Sul. Embrapa Gado de Corte, Campo Grande, Brasil
- Graciolli G, Azevedo AA, Arzua M, Barros-Battesti DM, Linardi PM (2008) Artrópodos ectoparasitos de morcegos no Brasil. In: Pacheco SM, Marques RV, Esbérard CEL (eds) *Morcegos no Brasil: biologia sistemática, ecologia e conservação*. Armazém Digital, Porto Alegre, Brasil, pp 123-138
- Guglielmone AA, Nava AA (2011) Rodents of the subfamily Sigmodontinae (Myomorpha: Cricetidae) as hosts for South American hard ticks (Acari: Ixodidae) with hypotheses on life history. *Zootaxa* 2904:45-65
- Horak IG, Camicas JL, Keirans JE (2002) The Argasidae, Ixodidae and Nuttalliellidae (Acari: Ixodida): a world list of valid tick names. *Exp Appl Acarol* 28:27-54
- Horta MC, Nascimento GF, Martins TF, Labruna MB, Machado LCP, Nicola PA (2011) Ticks (Acari: Ixodida) parasitizing free-living wild animals in the Caatinga biome in the State of Pernambuco, northeastern Brazil. *Syst Appl Acarol* 16:207-211
- Jones EK, Clifford CM, Keirans JE, Kohls GM (1972) The ticks of Venezuela (Acarina: Ixodoidea) with a key to the species of *Amblyomma* in the western hemisphere. *Brigham Young Univ sci bull Biol ser* 17:1-40
- Keirans JE (1992) Systematics of the ixodida (Argasidae, Ixodidae, Nuttalliellidae): an overview and some problems. In: Fivaz BH, Petney TN, Horak IG (eds) *Tick vector biology medical and veterinary aspects*. Springer Verlag, Berlin, pp 1-21
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv Biol* 19:707-713

- Klompen JSH, Black WC, Keirans JE, Oliver JH (1996) Evolution of ticks. *Annu Rev Entomol* 41:141-161
- Kohls GM, Clifford CM, Jones EK (1969) The systematics of the subfamily Ornithodorinae (Acarina: Argasidae). IV. Eight new species of *Ornithodoros* from the Western Hemisphere. *Ann Entomol Soc Am* 62:1035-1043
- Labruna MB, Venzal JM (2009) *Carios fonsecai* sp. nov. (Acari, Argasidae), a bat tick from the central-western region of Brazil. *Acta Parasitol* 54:355-363
- Labruna MB, Paula CD, Lima TF, Sana DA (2002a) Ticks (Acari: Ixodidae) on Wild Animals from the Porto-Primavera Hydroelectric Power Station Area, Brazil. *Mem I Oswaldo Cruz* 97: 1133-1136
- Labruna MB, Kasai N, Ferreira F, Faccini JLH, Gennari SM (2002b) Seasonal dynamics of ticks (Acari: Ixodidae) on horses in the state of São Paulo Brazil. *Vet Parasitol* 105:65-77
- Labruna MB, Onofrio VC, Beati L, Arzua M, Bertola PB, Ribeiro AF, Barros-Battesti DM (2009a) Redescription of the female, description of the male, and several new records of *Amblyomma parkeri* (Acari: Ixodidae), a South American tick species. *Exp Appl Acarol* 49:243-260
- Labruna MB, Terassini FA, Camargo LMA (2009b) Notes on Population Dynamics of *Amblyomma* Ticks (Acari: Ixodidae) in Brazil. *J Parasitol* 95:1016-1018
- Labruna MB, Marcili A, Ogrzewalska M, Barros-Battesti BM, Dantas-Torres F, Fernandes AA, Leite RC, Venzal JM (2014) New records and human parasitism by *Ornithodoros mimon* (Acari: Argasidae) in Brazil. *J Med Entomol* 51:283-287
- Landulfo GA, Pevidor LV, Sampaio JS, Luz HR, Onofrio VC, Faccini JLH, Barros-Battesti DM (2012) Life cycle of *Ornithodoros mimon* (Acari: Argasidae) under laboratory conditions. *Exp Appl Acarol* 58:69-80
- Linardi PM, Botelho JR, Cunha HC (1985) Ectoparasitos de roedores da região urbana de Belo Horizonte, MG. Índices pulicilianos, anoplurianos e acarinos em *Rattus norvegicus norvegicus*. *Mem I Oswaldo Cruz* 80:277-284
- Linardi PM, Guimarães LR (2000) Sifonápteros do Brasil. Museu de Zoologia da USP, São Paulo, Brasil
- Mangold AJ, Barges MD, Mas-Coma S (1998) Mitochondrial 16S rDNA sequences and phylogenetic relationships of species of *Rhipicephalus* and other tick genera among Metastriata (Acari: Ixodidae). *Parasitol Res* 84:478-484
- Martins TF, Scofield A, Oliveira WBL, Nunes PH, Ramirez DG, Barros-Battesti DM, Sá LRM, Ampuero F, Souza-Jr JC, Labruna MB (2013) Morphological description of the nymphal stage of *Amblyomma geayi* and new nymphal records of *Amblyomma parkeri*. *Ticks Tick Borne Dis* 4:181-184

- Martins TF, Onofrio VC, Barros-Battesti DM, Labruna MB (2010) Nymphs of the genus *Amblyomma* (Acari: Ixodidae) of Brazil: descriptions, redescrptions, and identification key. *Ticks Tick Borne Dis* 1:75-99
- Martins TF, Venzal JM, Terassini FA, Costa FB, Marcili A, Camargo LMA, Barros-Battesti DM, Labruna MB (2014) New tick records from the state of Rondônia, western Amazon, Brazil. *Exp Appl Acarol* 62:121-128
- Miziara SR, Paiva F, Andreotti R, Koller WW, Lopes VA, Ponte NT, Bitencourt K (2008) Ocorrência de *Ixodes loricatus* Neumann, 1899 (Acari: Ixodidae) parasitando *Didelphis albiventris* (Lund, 1841), (Didelphimorphia: Didelphidae), em Campo Grande, MS. *Rev Bras Parasitol Vet* 17:158-160
- Moore SL, Wilson K (2002) Parasites as viability cost of sexual selection in natural population of mammals. *Science* 297:2015-2018
- Moyer BR, Drown DM, Clayton DH (2002) Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97:223-228
- Nava S, Beati L, Labruna MB, Cáceres AG, Mangold AJ, Guglielmone AA (2014) Reassessment of the taxonomic status of *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) with the description of three new species, *Amblyomma tonelliae* n. sp., *Amblyomma interandinum* n. sp. and *Amblyomma patinoi* n. sp., and resurrection of *Amblyomma mixtum* Koch, 1844 and *Amblyomma sculptum* Berlese, 1888 (Ixodida: Ixodidae). *Ticks Tick Borne Dis*, 5: 252-276
- Ogrzewalska M, Pacheco RC, Uezu A, Ferreira F, Labruna MB (2008) Ticks (Acari: Ixodidae) infesting wild birds in an Atlantic Forest area in the state of São Paulo, Brazil, with isolation of *Rickettsia* from the tick *Amblyomma longirostre*. *J Med Entomol* 45:770-774
- Ogrzewalska M, Saraiva DG, Moraes-Filho J, Martins TF, Costa FB, Pinter A, Labruna MB (2012) Epidemiology of Brazilian spotted fever in the Atlantic Forest, state of São Paulo, Brazil. *Parasitology* 139:1283-1300
- Ogrzewalska M, Uezu A, Labruna MB (2011) Ticks (Acari: Ixodidae) infesting wild birds in the Atlantic Forest in northeastern Brazil, with notes on rickettsial infection in ticks. *Parasitol Res* 108:665-670
- Oliveira PR, Borges LM, Lopes CML, Leite RC (2000) Population dynamics of the free living stages of *Amblyomma cajennense* (Fabricius, 1787) (Acari: Ixodidae) on pastures of Pedro Leopoldo, Minas Gerais state, Brazil. *Vet Parasitol* 92:295-301
- Onofrio VC, Barros-Battesti DM, Labruna MB, Faccini JL (2009) Diagnoses of and illustrated key to the species of *Ixodes* Latreille, 1795 (Acari: Ixodidae) from Brazil. *Syst Parasitol* 72:143-157
- Onofrio VC, Labruna MB, Pinter A, Giacomini FG, Barros-Battesti DM (2006) Comentário e chaves para espécies do gênero *Amblyomma*. In: Barros-Battesti DM, Arzua M, Bechara



- GH (eds) Carrapatos de Importância Médico-Veterinária da Região Neotropical. Vox/ICTTD-3/Butantan, São Paulo, Brazil, pp 53-113
- Ostfeld RS, Hasler KR, Cepeda OM (1996) Temporal and spatial dynamics of *Ixodes scapularis* (Acari: Ixodidae) in a rural landscape. *J Med Entomol* 33:90-95
- Pacheco RC, Arzua M, Nieri-Bastos F, Moraes-Filho J, Marcili A, Richtzenhain L, Barros-Battesti DM, Labruna MB (2012) Rickettsial infection in ticks (Acari: Ixodidae) collected on birds in southern Brazil. *J Med Entomol* 49:710-716
- Pillar VP (2006) MULTIV, Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling. User's guide v. 24. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil
- Randolph SE, Storey K (1999) Impact of microclimate on immature tick-rodent host interactions (Acari: Ixodidae): implications for parasite transmission. *J Med Entomol* 36:741-748
- Roberts ML, Buchanan KL, Evans MR (2004) Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Anim Behav* 68:227-239
- Sangioni LA, Horta MC, Vianna MCB, Gennari SM, Soares RS, Galvão MAM, Schumaker TTS, Ferreira F, Vidotto O, Labruna MB (2005) Rickettsial infection in animals and Brazilian spotted fever endemicity. *Emerg Infect Dis* 11:265-270
- Saraiva DG, Fournier GFSR, Martins TF, Leal KPG, Vieira FN, Câmara EMVC, Costa CG, Onofrio VC, Barros-Battesti DM, Guglielmone AA, Labruna MB (2012) Ticks (Acari: Ixodidae) associated with small terrestrial mammals in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Exp Appl Acarol* 58:159-66
- Soriano BMA, Alves MJM (2005) Boletim Agrometeorológico Ano 2002 para a sub-região da Nhecolândia, Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brasil. Embrapa Pantanal, Corumbá, Brazil
- Szabó MPJ, Nieri-Bastos FA, Spolidorio MG, Martins TF, Barbieri AM, Labruna MB (2013) In vitro isolation from *Amblyomma ovale* (Acari : Ixodidae) and ecological aspects of the Atlantic rainforest Rickettsia , the causative agent of a novel spotted fever rickettsiosis in Brazil. *Parasitology* 140:719-728
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, Brazil
- Venzal JM, Autino AG, Nava S, Guglielmone AA (2004) *Ornithodoros mimon* Kohls, Clifford & Jones, 1969 (Acari: Argasidae) on Argentinean bats, and new records from Uruguay. *Syst Appl Acarol* 9:37-39
- Veronez VA, Freitas BZ, Olegário MMM, Carvalho WM, Pascoli GVT, Thorga K, Garcia V, Szabo MPJ (2010) Ticks (Acari: Ixodidae) within various phytophysionomies of a Cerrado reserve in Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. *Exp Appl Acarol* 50:169-179

- Vieira EM, Camargo NF (2012) Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros. In: Cáceres NC (ed) Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação. 2ed. UFMS, Campo Grande, Brazil, pp 347-363
- Voss RS, Lunde DP, Jansa AS (2005) On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. *Am Mus Novit* 3482:1-34
- Voss RS, Jansa SA (2009) Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bull Am Mus Nat Hist* 322: 1-177
- Weksler M, Percequillo AR, Voss RS (2006) Ten new genera of Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Am Mus Novit* 3537:1-29
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Zuk M, McKean KA (1996) Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *Int J Parasitol* 26:1009-1024

## CAPÍTULO II



**Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil**

**Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil**

Jonas Sponchiado <sup>1,5\*</sup>, Geruza L. Melo <sup>2,5</sup>, Gabriel A. Landulfo <sup>3</sup>, Fernando C. Jacinavicius <sup>4</sup>,  
Darci M. Barros-Battesti <sup>4</sup> and Nilton C. Cáceres <sup>5</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, CCBS, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, CP 549, Campo Grande, MS, 79070-900, Brazil

<sup>3</sup> Curso de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias, Instituto de Veterinária, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 23890-000, Brazil

<sup>4</sup> Instituto Butantan, Laboratório Especial de Coleções Zoológicas, Av. Vital Brasil 1500, São Paulo, SP, 05503-900, Brazil

<sup>5</sup> Laboratório de Ecologia e Biogeografia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

\*Author for correspondence

Phone: +55 55 33172900

E-mail: jsponchiado@yahoo.com.br

## **Abstract**

We describe ectoparasite fauna associated with small mammals in fragments of Cerrado biome, central-western Brazil. We analyzed the level of associations and the aggregation patterns according to seasonal and host variations. Small mammals were systematically captured in 54 woodland fragments from February 2012 to July 2013. A total of 1,040 animals belonging to eight marsupial and 12 rodent species were sampled; 354 individuals were parasitized by 33 ectoparasite species (twenty five Mesostigmata, seven Phthiraptera and one Siphonaptera). A total of 49 ecological relationships between ectoparasites and small mammals were observed, 24 being new association records. The overall specialization index of all ectoparasites and host species was 0.91 with significant deviation from a random host-parasite association, suggesting a high host-parasite specialization in this system. Specialization indices for ectoparasites ranged from moderate to high, while among host was high, for most species. Contrary to the overall pattern, some ectoparasite had higher prevalence and mean intensity of infestation in the dry season. Overall, ectoparasite prevalence and mean intensity of infestation were not significantly associated with host gender. This study provides significant information about the ectoparasites ecology in relation to specificity, seasonality and hosts gender, contributing to the understanding of host-parasite relationships in Brazilian savannah.

**Key-words:** host-ectoparasite specificity, Didelphimorphia, Rodentia, Cerrado fragments.

## 1. Introduction

The way in which parasites are related to their hosts could provide important information about different ecological processes involving this interrelationship (Nava and Lareschi 2012). Like competition and predation, parasitism is a major selective force on host populations, since it reduces the resources available for host's physiological processes (Altizer et al. 2003; Poulin 2007). Parasites can influence population dynamics (spatial or temporal) as well as the host community structure, either by reducing the survival rate, by decreasing the fertility rate and/or by reducing growth rates (Anderson and May 1979; Lehmann 1993; Tompkins and Begon 1999; Thomas et al. 2000).

Small mammals are a suitable group to study host-parasite relationship, since they present a wide taxonomic diversity and are found in almost all terrestrial ecosystems (Nava and Lareschi 2012). In general, ectoparasites of small-mammals can be classified into five main groups: Phthiraptera (lice), Siphonaptera (fleas) and Acari (mites), which are further divided into Mesostigmata, Ixodida (ticks), and Trombiculidae (chiggers) (Morand et al. 2006). Parasites such as lice and some mesostigmatid mites are permanent on the hosts, while fleas, ticks and some mites and chiggers are temporary. They use the host only during a period of their life, whether for food, mating or displacement (Kim 1985; Morand et al. 2006). Permanent ectoparasites tend to be specific to their hosts due to the evolutionary processes of co-speciation and co-evolution, while temporary parasites tend to be generalists (Kim 1985; Gettinger et al. 2011).

Host-parasite associations are driven by complex ecological interactions and the parasite species dynamic is explained by several factors, such as parasitic life history traits (Daniels and Fish 1990); sex, age, body size and behavior of hosts (Zuk and McKean 1996; Anderson and Gordon 1982; Korralo et al. 2007; Gettinger and Ernest 1995); and climate conditions (Davidson et al. 1994; Lareschi and Krasnov 2010). For example, host sex can be associated with differential susceptibility to parasites, through differential behavior between genders that can affect the rate of the parasite encounter and/or effects of sex hormones (Zuk and McKean 1996). On the other hand, abiotic factors (e. g. temperature and rainfall), have been used to account for seasonal differences in parameters of parasites like intensity, abundance and prevalence on their hosts (Davidson et al. 1994; Moyer et al. 2002; Lareschi and Krasnov 2010; Amaral et al. 2012).

The state of Mato Grosso do Sul is located in the western region of Brazil. It is covered by vast portions of Pantanal and Cerrado biomes, and a small part of semi-deciduous

forests of Amazonian and Atlantic domain, forming ecotone zones (Veloso et al. 1991). The Cerrado vegetation crosses the state in a southwest-northeast diagonal, suffering influence of Atlantic forest, Chaco and Pantanal, which makes it a region of high small mammal diversity (Cáceres et al. 2008). However, the Cerrado has suffered severe fragmentation (Klink and Machado 2005), which has produced direct consequences for its diversity. Due to the velocity of fragmentation, it is crucial to conduct studies in order to assess the diversity of parasites associated with small mammals. Moreover, some parasites, especially hematofagous species, play an epidemiological role in the transmission of disease causing pathogens (viruses, bacteria, protozoans, and helminths) to domestic animals and humans (Kettle 1985). Therefore it is crucial to know the distribution of these species of parasites, population dynamics, their hosts and proximity to human population.

This study aims to describe the community of arthropod ectoparasites associated with small mammals in fragments of Cerrado, southwestern Mato Grosso do Sul state, Brazil. Here we explore ectoparasite composition and the level of associations between ectoparasites and small mammals. We also studied the seasonal and sexual variations of hosts in regards to the frequency and mean intensity of infestation by parasites.

## 2. Methods

### 2.1. Study area

The study was carried out in 54 Cerrado fragments (woodland savannah), located in the Paraguay River basin in the border of Pantanal, Mato Grosso do Sul state, central-western Brazil. The fragments are inserted into the coordinates 20°17' and 21°15'S, and 54°53' and 56°31'W, with a maximum distance of 162 km between them. The fragments were inserted into a matrix formed mainly by exotic pastures [*Brachiaria* spp. (Trin.) Griseb. 1853] used as grazing for livestock.

According to the Köeppen classification, the studied region is a tropical zone of transition between the climate Am (monsoon) and Aw (with dry winter). The mean annual temperature ranges from 22 to 24°C and the annual rainfall is between 1,300 and 1,600 mm, with ~1000 mm falling from October to March (rainy season) and ~400 mm from April to September (dry season) (Alvares et al. 2014).

### 2.2. Data collection

Each fragment received 20 live-traps distributed along two transect lines that were at least 300 meters distant from each other and at 50 m from the fragment edge. In each transect ten live-traps were placed alternately on the ground (wire: 33 × 12 × 12 cm) and in the understory (Sherman: 30 × 9 × 7 cm) at 1.5 m height. Four field phases were conducted of five or six consecutive nights each, two in the rainy season (February / March 2012 and November / December 2012) and two in the dry season (July / August 2012 and June / July 2013). The total sampling effort was 408 trap-nights in each fragment and 22,032 trap-nights considering all fragments.

The small mammals captured were identified, measured, sexed, marked with numbered ear-tags (Fish and small animal tag size 1, National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) and released at the same point of capture. When identification in the field was not possible, the host was euthanized for identification in the laboratory. Sampling techniques were approved by the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (protocol 30808-2) and are in compliance with guidelines published by the American Society of Mammalogists for use of wild mammals in research (Sikes et al. 2011). Mammal nomenclature follows Wilson and Reeder (2005), with additions of Weksler et al. (2006) for the species formerly included in the genus *Oryzomys* Baird, 1857, Voss and Jansa (2009) for genus *Marmosa* Gray, 1821, and Voss et al. (2005) for genus *Cryptonanus* (Voss et al. 2005).

Each captured small mammal was placed in an individual plastic bag until processed for ectoparasites. The fur of the hosts was brushed with the combs and toothbrushes on a plastic tray. Subsequently the host fur was carefully checked and the remaining ectoparasites were collected with a tweezer. To avoid contamination of samples, the plastic bags and the materials used to remove ectoparasites, were replaced, washed or carefully checked after use. The ectoparasites were then placed in containers filled with absolute ethanol. Specimens were mounted on permanent slides for taxonomic identification. These methods are appropriated to collect intermediate and large size ectoparasites, but not the small ones such as small mites (e.g. Lirophoridae, Myocoptidae, and Pygmephoridae). Mites were identified using the original descriptions of Fonseca (1935/36, 1939, 1957/58), Furman (1972 a,b) and Gettinger (1992b) as well as by comparison of the material with the types deposited in the Instituto Butantan Acari collection (IBSP). For the identification of the Macronyssidae we followed Nieri-Bastos et al. (2011). Finally, fleas were identified according to Linardi and Guimarães (2000) and lice according to Ferris (1921, 1922), Werneck (1948), Kim (1965) and Johnson (1972).



Voucher specimens of the mites and lice collected in the present study were deposited in the Acari and Entomological Collections of the Instituto Butantan, São Paulo and voucher specimens of fleas were deposited in the Collection of the Department of Parasitology of the Universidade Federal de Minas Gerais (ICB/UFMG). Voucher specimens of the small mammals collected were deposited in the Mammal Collection of the Universidade Federal de Santa Maria and Universidade Federal de Mato Grosso.

### 2.3. Data analysis

We initially quantified the interactions of each species of ectoparasite with the species of small mammal recorded. These data were organized into a matrix of interaction frequency, where each column represents one ectoparasite species and each line represents one host species. The interaction frequency was defined as the number of host species recorded carrying a particular ectoparasite species (Wells et al. 2011).

We used the standardized two-dimensional entropy ( $H2'$ ) to calculate the ectoparasite and small mammal's relationship at the network level (Blüthgen et al. 2006; Blüthgen 2010). We then compared the observed  $H2'$  with 10,000 randomized distributions based on the algorithm of Patefield (1981), under the null assumption that all species interact with association partners in the same proportion as observed (constant marginal totals of the interaction matrices).

At the species level, we used the standardized Kullback-Leibler distance ( $d'$ ) to calculate how specialized is a particular species. In this sense,  $dp$  is a specialized index for ectoparasites species, while  $dh$  is a specialized index for host species. It calculates how strongly a species deviates from a random sampling of available interacting partners, ranging from 0 (no specialization) to 1 (perfect specialization) (Blüthgen et al. 2006; Blüthgen 2010). However, the  $d'$  index considers that there is little evidence of specificity when, for example, the host is a dominant species, even though the ectoparasite occurs in only one host species. In contrast, an ectoparasite that occurs only on the two rarest host would have a very high value of  $d'$  (Blüthgen et al. 2006).

We constructed a bipartite graph, where the rectangles represent species and the width is proportional to the sum of interactions involving these species. Interacting species are linked by lines, whose width is again proportional to the number of interactions. These analyses were carried out using the R program (R Development Core Team 2013) and the package *bipartite* 1.10 (Dormann et al. 2008).

Quantitative descriptors (prevalence, mean abundance and mean intensity of infestation) of ectoparasites species on each host species were calculated in accordance with Bush et al. (1997). Possible differences in the prevalence and mean intensity of infestation of each parasite species on a given host species were tested for seasonality (dry season *versus* rainy season), using the binomial test (for prevalence) and the one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units (mean abundance and mean intensity of infestation) via randomization (1,000 interactions, Monte Carlo statistic) (Pillar 2006). Additionally we verified possible gender effect on the prevalence (binomial test) and mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units) for each host species, considering all ectoparasite species. Comparisons were performed only for the host species with more than 10 records and ectoparasites species with more than 40 records in each of these host species.

### 3. Results

A total of 1,040 small mammals belonging to 20 species, eight marsupials and 12 rodents, were captured (excluding recaptures). Among them, a total of 354 specimens of four marsupial and 11 rodent species were parasitized (Table 1). Thirty-three species of ectoparasites were identified, totalling 13,168 specimens. Considering only rodent species that had 10 or more individuals captured, all showed prevalence rates above 70%, as well as high mean abundance and mean intensity of infestation ( $> 16.20$  parasite individuals). The cricetid rodent, *Hylaeamys megacephalus*, had the highest rates, with 100% of prevalence and mean abundance and mean intensity of infestation of 75.39 individuals (Table 1). The echimyid rodent, *Thrichomys fosteri*, had the highest number of ectoparasites collected ( $n = 5,989$  individuals) and had the highest ectoparasite species richness ( $n = 7$ ). On the other hand, marsupials had low levels of prevalence, mean abundance and mean intensity of infestation, despite the high capture rates for some species. *Monodelphis domestica* was an exception, with only eight individuals captured, showing prevalence of 62.50%, mean abundance of 9.62 and mean intensity of infestation of 15.40 individuals (Table 1).

Table 1 Prevalence (P; %), mean abundance (MA), mean intensity of infestation (MI) and richness (R) of ectoparasites collected from small mammals in fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil.

Host	Parasites					
	No. non-infested / No. infested individuals	Total	P%	MA	MI	R
<b>Didelphimorphia</b>						
<i>Cryptonanus agricolai</i> (Moojen)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Didelphis albiventris</i> Lund	127/1	1	0.78	0.01	1.00	1
<i>Gracilinanus agilis</i> (Burmeister)	393/6	26	1.50	0.06	4.33	1
<i>Marmosa constantiae</i> (Thomas)	4/0	0	0	0	0	0
<i>Marmosa murina</i> (L.)	3/0	0	0	0	0	0
<i>Monodelphis domestica</i> (Wagner)	3/5	77	62.50	9.62	15.40	2
<i>Philander opossum</i> (L.)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Thylamys macrurus</i> (Olfers)	124/1	1	0.80	0.01	1.00	1
<b>Rodentia</b>						
<i>Calomys callosus</i> (Rengger)	4/19	746	82.61	32.43	39.26	5
<i>Calomys tener</i> (Winge)	1/0	0	0	0	0	0
<i>Cerradomys</i> <i>maracajuensis</i> (Langguth & Bonvicino)	1/4	139	80.00	27.80	34.75	3
<i>Cerradomys scotti</i> (Langguth & Bonvicino)	0/13	335	100.00	25.77	25.77	3
<i>Hylaeamys megacephalus</i> (G. Fischer)	0/28	2111	100.00	75.39	75.39	4
<i>Nectomys rattus</i> (Pelzeln)	1/1	29	50.00	14.50	29.00	4

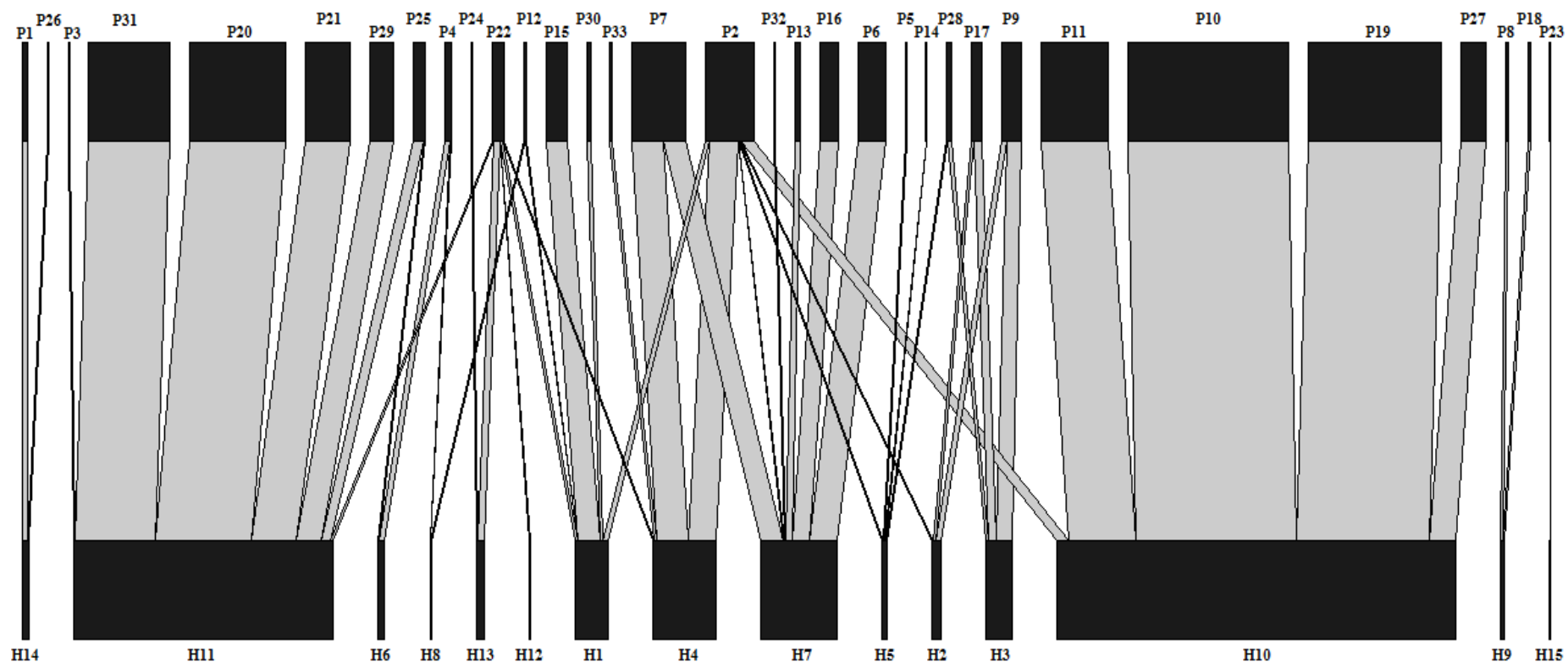
<i>Oecomys cleberi</i> Locks	2/5	49	71.43	7.00	9.80	2
<i>Oecomys mamorae</i> (Thomas)	0/25	811	100.00	32.44	32.44	6
<i>Oecomys roberti</i> (Thomas)	1/2	5	66.67	1.67	2.50	2
<i>Oligoryzomys nigripes</i> (Olfers)	0/2	14	100.00	7.00	7.00	2
<i>Rhipidomys macrurus</i> (Gervais)	19/156	2835	89.14	16.20	18.17	5
<i>Thrichomys fosteri</i> (Wagner)	1/86	5989	98.85	68.84	69.64	6

Among the ectoparasites captured, the Mesostigmata was the most representative in number of species, with 20 species of Laelapidae and five of Macronyssidae. The Phthiraptera was represented by families Hoplopleuridae (three species), Polyplacidae, Trimenoponidae, Gyropidae and Haematopinidae (all of each with one species). Finally, the Siphonaptera was represented by the family Rhopansyllidae with one species (Supplementary Material 1). A total of 49 ecological relationships among ectoparasites and small mammals were observed during this study (Fig 1, Supplementary Material 1 and 2). The overall complementary specialization index  $H2'$  was 0.91, with significant deviation from random host-parasite associations ( $P < 0.01$ ), suggesting high specialization. Specialization indices for ectoparasite species ( $dp$ ) ranged from 0.07 to 1.00, while for host species ( $dh$ ) it ranged from 0.52 to 1.00, with 13 of the 15 host species analyzed showing  $dh$  above 0.70 (Supplementary Material 2). The three most commonly found ectoparasites, *Tur lativentralis* ( $dp = 0.55$ ), *Gigantolaelaps oudemansi* ( $dp = 0.67$ ), and *Gyropus lenti* ( $dp = 0.51$ ), showed moderate host specificity (Supplementary Material 2). Among the 33 ectoparasites species recorded, 24 were found in a single host species. Seven ectoparasites species were found parasitizing two different host species, but three of them were on the same host genus. Only *Androlaelaps fahrenheiti* and *Onithonyssus* sp. mites were found parasitizing more than the two host species, being recorded in six and five different small-mammal species, respectively (Fig 1, Supplementary Material 2).

The relationship between the mean intensity of infestation and season (rainy or dry) for each species of ectoparasite of a particular host species, was only significant for the

mites *Mysolaelaps heteronychus* and *T. lativentralis* that had higher indices during the dry season in *Rhipidomys macrurus* and *T. fosteri*, respectively; and for the lice *Ctenophthirus cercomydis*, whose mean intensity of infestation was higher during the rainy season in *T. fosteri* (Table 2). Significant differences in prevalence were observed only for three species of mites present in *R. macrurus* (*Laelaps fonsecai*, *Laelaps thori* and *M. heteronychus*) with all showing higher indices during the dry season (Table 2).

Considering all ectoparasites species recorded in a particular host species, we observed a significant difference in the mean intensity of infestation between genders just for *Calomys callosus*, where the males had higher infestation rates than females. Considering prevalence, this last species and also *R. macrurus* had higher values in males than in females (Table 3).



**Fig. 1** Quantitative host/parasite networks in fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil. For each web, the width of the lower bars represents proportional small mammal host (Rodentia and Didelphimorphia) and the width of the upper bar represents ectoparasites abundance, while the linkage width indicates the frequency of interaction. Upper and lower bars species acronyms are in Supplementary Material 2.

Table 2. Seasonal variation in prevalence (Binomial test - Z) and mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units - Q) of ectoparasites from small mammals of woodland fragments of Cerrado in Mato Grosso do Sul state, Brazil. \*P<0.05 e \*\*P<0.001.

Hosts and Parasites (No. captures in rainy season / No. captures in dry season)	Prevalence (No. infested individuals)			Mean intensity of infestation		
	Rainy season	Dry season	Z	Rainy season	Dry season	Q
<i>Calomys callosus</i> (21/2)						
<i>Laelaps mazzai</i> (672/22)	80.95 (17)	100.00 (2)	-0.68	39.53	11.00	1456.50
<i>Cerradomys scotti</i> (5/8)						
<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i> (56/129)	100.00 (5)	100.00 (8)	0.00	11.20	16.12	74.63
<i>Laelaps differens</i> (7/117)	40.00 (2)	62.50 (5)	-0.79	3.50	23.40	565.73
<i>Hylaeamys megacephalus</i> (15/13)						
<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> (324/210)	86.67 (13)	92.31 (12)	-0.48	24.92	17.50	343.84
<i>Gigantolaelaps oudemansi</i> (801/771)	100.00 (15)	100.00 (13)	0.00	53.40	59.31	243.06
<i>Oecomys mamorae</i> (20/5)						
<i>Gigantolaelaps mattogrossensis</i> (366/172)	95.00 (19)	100.00 (5)	-0.51	19.26	34.4	724.54
<i>Gigantolaelaps oudemansi</i> (114/31)	70.00 (14)	100.00 (5)	-1.40	8.14	6.20	8.30
<i>Laelaps furmani</i> (45/25)	60.00 (12)	80.00 (4)	-0.83	3.75	6.25	14.85
<i>Rhipidomys macrurus</i> (115/60)						
<i>Laelaps fonsecai</i> (875/633)	74.78 (86)	93.33 (56)	-2.98*	10.17	11.30	43.24
<i>Laelaps thori</i> (128/91)	27.83 (32)	45.00 (27)	-2.28*	4.00	3.37	5.80

<i>Mysolaelaps heteronychus</i> (299/755)	53.91 (62)	91.67 (55)	-5.04**	4.82	13.73	2311.00*
<i>Hoplopleura angulata</i> (33/9)	14.78 (17)	10.00 (6)	0.89	1.94	1.50	0.86
<i>Trichomys fosteri</i> (41/46)						
<i>Tur lativentralis</i> (1384/2491)	100.00 (41)	95.65 (44)	1.35	33.76	56.61	11089.00*
<i>Ornithonyssus matogrosso</i> (174/231)	43.90 (18)	47.83 (22)	-0.37	9.67	10.50	6.87
<i>Ctenophthirus cercomydis</i> (52/12)	29.27 (12)	19.56 (9)	1.06	4.33	1.33	46.29*
<i>Gyropus lenti</i> (1084/526)	85.37 (35)	78.26 (36)	0.85	30.97	14.61	4750.00



Table 3 Variation in ectoparasite prevalence (Binomial test - Z) and mean intensity of infestation (one-way Randomization Test Comparing Groups of Sampling Units - Q) among male and female small mammals of woodland fragments of Cerrado in Mato Grosso do Sul state, Brazil. \*P<0.05

Host (number of captures)	Prevalence (No. infested individuals)	Z	Mean intensity of infestation	Q
<i>C. callosus</i>				
Males (16)	93.75 (15)	2.13*	47.87	5031.60*
Females (7)	57.14 (4)		7.75	
<i>C. scotti</i>				
Males (6)	100.00 (6)	0.00	36.83	1364.00
Females (7)	100.00 (7)		16.29	
<i>H. megacephalus</i>				
Males (15)	100.00 (15)	0.00	77.73	176.98
Females (13)	100.00 (13)		72.69	
<i>O. mamorae</i>				
Males (8)	100.00 (8)	0.00	32.62	9.13
Females (17)	100.00 (17)		32.35	
<i>R. macrurus</i>				
Males (88)	96.59 (85)	3.18*	18.12	0.71
Females (87)	81.61 (71)		18.25	
<i>T. fosteri</i>				
Males (29)	100.00 (29)	0.71	100.93	18830.00
Females (58)	98.28 (57)		69.63	

#### 4. Discussion

This study reports the occurrence of 33 species of ectoparasites infesting small mammals in the state of Mato Grosso do Sul, comprising a relevant sample representing the ectoparasite fauna of the savanna biome in Brazil. Most of them have been found and reported in previous studies in Brazil (eg. Barros-Battesti et al. 1998; Bittencourt and Rocha 2003; Nieri-Bastos et al. 2011; Gettinger et al. 2005). However, with the exception of some punctual and historical records of some species, there are no comprehensive studies on the ectoparasitic fauna of small non-flying mammals in the Mato Grosso do Sul state. Therefore, the majority of ectoparasite records in the present study are the first occurrence of species in the state (Supplementary Material 3). In addition to the new geographical distribution records, we provide 24 new host-parasite association records (Supplementary Material 3). This large number is due to some of the captured host species had never had the parasitic fauna analyzed (Supplementary Material 3).

Consistent with previous studies, rodents showed high prevalence and mean intensity of infestation of ectoparasites of the order Mesostigmata (Barros-Battesti et al. 1998; Bittencourt and Rocha 2003; Gettinger et al. 2005; Lareschi 2010), followed by Phthiraptera. In contrast, only one species of Siphonaptera was recorded (*Polygenis (Polygenis) tripopsis*). This result contrasts with the majority of small mammals studies in Atlantic forest of southern and southeastern of Brazil and in Pampa and Chaco of Argentine, which found higher richness and abundance of the order Siphonaptera (Barros-Battesti et al. 1998; Bittencourt and Rocha 2003; Lareschi 2006; Pinto et al. 2009; Lareschi 2010; Nava and Lareschi 2012), even in studies with sampling effort considerably lower than ours. Although fleas are able to quickly leave the host body during a stressful situation (like capture or manipulation), we believe that it was not the case, since the methods we used are the same as those used in many studies. Thus, this could be an ecological and/or biogeographic phenomena of the group, which still needs further evaluation (see Wells et al. 2011).

Laelapidae mites are noticeably host-specific to some Neotropical small-mammal species (e.g. Gettinger 1987, 1992a; Martins-Hatano et al. 2002; Lareschi and Galliari 2014). For example, species of the genus *Androlaelaps*, *Gigantolaelaps* and *Laelaps* occurring in association with a small mammal are completely host-specific, each ectoparasite species infesting only one particular host species (Gettinger 1987, 1992a; Lareschi and Galliari 2014). In addition, within lice species (Anoplura), the most frequent strategy is also a high specificity in relation to their hosts (Durden and Musser 1994). In the present study most Laelapidae or Phthiraptera occurred on a single host species or, in a few cases, two host species but of the same genus. This can be a result of the coevolution process between host-parasite or host

switching followed by speciation (Gettinger 1987, 1992a; Gettinger et al. 2011; Lareschi and Galliari 2014). These interrelationships directly reflect the high value observed for complementary specialization index at network level ( $H2' = 0.91$ ) and the high specificity values for the host species, indicating that each host species has a particular parasitic fauna.

The  $d'$  index showed low scores of specificity for some ectoparasite species ( $dp$ ) that were captured on a single host species (e.g. *L. fonsecai*, *L. thori*, *M. heteronychus*). However, these three species were found parasitizing the rodent *R. macrurus*, which was the second most abundant host in the sampling, which explains the low values of  $d'$  observed for them (see 'Data analyses'). The species *A. fahrenheiti* was the only among the Laelapidae mites that parasitized more than two species of rodents. This pattern had already been reported in other studies (Barros-Battesti et al. 1998; Bittencourt and Rocha 2003), reflecting a low specificity value for this species ( $dp = 0.40$ ). However, Furman (1972a) mentioned the need for a taxonomic revision of the species because the taxon could be a complex of species, as observed recently for the group *A. rotundus* (Lareschi and Galliari 2014). The Macronyssidae mite, *Ornithonyssus* sp., was another species that showed to be a host generalist ( $dp = 0.57$ ), but the generalist pattern of some species of this genus has already been widely reported (Nieri-Bastos et al. 2011).

Variations in the intensity of parasite-host relationships can be determined by evolutionary processes, since some parasites synchronize their reproduction and/or activity with that of their hosts (Price 1980; Marshall 1981; Blanco and Frías 2001). In other words, some parasites might have evolved the ability to detect changes in their host populations to increase their reproductive rates. Consequently this increases the chances of dispersing during periods in which the hosts would be more gregarious, either during copulation (horizontal transmission) or during the birth and parental care of offspring (vertical transmission) (Clayton and Tompkins 1994). Some studies suggest that small mammals have their reproductive cycles determined primarily by resources supply in the environment (e.g. Julien-Laferrrière and Atramentowicz 1990; Bergallo and Magnusson 1999), which in turn are determined by seasonal variations in temperature and precipitation (Bergallo and Magnusson 1999, Mendel et al. 2008). Thus, the birth of offspring coincides with the period of greatest food supply in the environment, mostly flowers, fruits and arthropods, which in the Cerrado occurs during the rainy season (Oliveira 1998; Pinheiro et al. 2002). However, only five species of ectoparasites have shown seasonal variations in the prevalence and mean intensity of infestation, four of them had higher indices during the dry season, being three specific of *R. macrurus*, which showed a substantial increase in abundance during rainy season. This pattern

contrasts with that expected, since when we observed an increase in the abundance of the host, there was a reduction in their infestation levels. Thus, the seasonality factor apparently does not affect the majority of small mammals species and consequently the abundance of ectoparasites; and factors independent of the host abundance could be affecting the seasonal variation of some ectoparasites species.

Most of studies have suggested that males of small mammals tend to have higher rates of infestation than females (e.g. Khokhlova et al. 2011, Krasnov et al. 2005, 2011, Kiffner et al. 2014, Kowalski et al. 2015). This is attributed to the fact that in mammals males have larger home ranges and higher frequencies of displacement and contact with other individuals, due to competitive activities or breeding activity (e.g. Moore and Wilson 2002; Cáceres 2003). In addition, steroid hormones, particularly testosterone, cause immunosuppression, which would increase the susceptibility to parasitism (e.g. Folstad and Karter 1992; Roberts et al. 2004). However, this might not be a general pattern that applies to all host species (e.g. Schalk and Forbes 1997; Kiffner et al. 2013), as observed in the present study. We found higher rates of prevalence and mean intensity of infestation in males only for two host species, *C. callosus* and *R. macrurus*, and no one for females.

The present study provides new distributional data for several ectoparasites species associated with small mammals of Cerrado in central-western Brazil, as well as several new records of host-parasite association. We also provide further information about the population dynamics of ectoparasites in relation to seasonality and sex of hosts, contributing to the understanding of these interrelationships. Furthermore, the observation that there is a high specificity in ectoparasite-host relationship, combined with great degradation of the Cerrado biome, suggests that many species can be affected or even become extinct due to the processes of co-extinction host/parasite. Our results reinforces the need for more studies in this savannah region of central South America in order to evaluate how the ectoparasites are maintained and/or affected in these fragmented landscapes and to improve our knowledge about epidemiology and disease transmissions.

## References

Altizer S, Harvell D, Friedle E (2003) Rapid evolutionary dynamics and disease threats to biodiversity. *Trends Ecol Evol* 18:589-596

- Alvares CA, Stape JL, Sentelhas PC, Gonçalves JLM, Sparovek G (2014) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol Z* 22:711-728
- Amaral HLC, Bergmann FB, Santos PRS, Krüger RF, Graciolli G (2012) Community of arthropod ectoparasites of two species of *Turdus* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Turdidae) in southern Rio Grande do Sul, Brazil. *Parasitol Res* 112:621-628
- Anderson RM, Gordon DM (1982) Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* 85:373-398
- Anderson RM, May RM (1979) Population biology of infectious diseases: part I. *Nature* 280:361-367
- Barros-Battesti DM, Arzua M, Linardi PM, Botelho JR, Sbalqueiro IJ (1998) Interrelationship between ectoparasites and wild rodents from Tijucas do Sul, State of Paraná, Brazil. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 93:719-725
- Bergallo HG, Magnusson WE (1999) Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *J Mammal* 80:472-486
- Bittencourt EB, Rocha CFD (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. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 98:793-798
- Blanco G, Frías O (2001) Symbiotic feather mites synchronize dispersal and population growth with host sociality and migratory disposition. *Ecography* 24:113-120
- Blüthgen N (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. *Basic Appl Ecol* 11:185-195
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:1-12
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *J Parasitol* 83:575-583
- Cáceres NC (2003) Use of the space by the opossum *Didelphis aurita* Wied-Newied (Mammalia, Marsupialia) in a mixed forest fragment of southern Brazil. *Rev Bras Zoo* 20:315-322.
- Cáceres NC, Carmignotto AP, Fischer EA, Santos CF (2008) Mammals from Mato Grosso do Sul state, Brazil. *Check List* 4:321-335
- Clayton DH, Tompkins DM (1994) Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proc R Soc Lond B* 256:211-217
- Daniels TJ, Fish D (1990) Spatial distribution and dispersal of unfed larval *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) in southern New York. *Environ Entomol* 19:1029-1033

- Davidson WR, Siefren DA, Creekmore LH (1994) Seasonal and annual abundance of *Amblyomma americanum* (Acari: Ixodidae) in Central Georgia. *J Med Entomol* 31:67-71
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *R News* 8:8-11
- Durden LA, Musser GG (1994) The mammals hosts of the sucking lice (Anoplura) of the world: a host-parasite list. *Bull Soc Vec Ecol* 19:130-168
- Ferris, GF (1921) Contributions towards a monograph of the sucking lice. Part II. Stanford Univ Publ, Univ Ser, Biol Sci 2:52-133
- Ferris, GF (1922) Contributions towards a monograph of the sucking lice. Part III. Stanford Univ Publ, Univ Ser, Biol Sci. II:134-178
- Folstad I, Karter AJ (1992) Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *Am Nat* 139:603-622
- Fonseca F (1935/36) Notas de Acarologia XX. Espécies novas de acarídeos do gênero *Laelaps*, parasitas de ratos do Brasil (Acari: Laelaptidae). *Mem Inst Butantan* 10:33-37
- Fonseca F (1939) Novos estudos sobre o gênero *Laelaps* Kock, 1836 (Acari: Laelapidae). *Mem Inst Butantan* 12:103-123
- Fonseca F (1957/58) Notas de Acarologia XLIV. Inquérito sobre a fauna acarológica de parasitas no nordeste do Brasil. *Mem Inst Butantan* 28:99-186
- Furman DP (1972a) Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela. *Brigham Young Univ Sci Bull (Biol Ser)* 27:1-58
- Furman DP (1972b) New species of *Laelaps* (Acarina: Laelapidae) from Venezuela. *J Med Entomol* 9:36-46
- Gettinger D (1987) Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the Cerrado Province of central Brazil. *J Med Entomol* 24: 559-565
- Gettinger D (1992a) Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in central Brazil. *J Med Entomol* 29: 71-77
- Gettinger D (1992b) Three new species of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) associated with small mammals in central Brazil. *J Med Entomol* 29:66-70
- Gettinger D, Dick C, Owen R (2011) Host associations between laelapine mites (Mesostigmata: Laelapidae) and palustrine rodents in Paraguay: a study of host specificity and cryptic species. *Syst Appl Acarol* 16:145-159
- Gettinger D, Ernest KA (1995) Small-mammal community structure and the specificity of ectoparasite associations in central Brazil. *Rev Bras Biol* 55:331-341

- Gettinger D, Martins-Hatano F, Lareschi M, Malcolm JR (2005) Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials. *J Parasitol* 91:45-48
- Johnson PT (1972) Sucking lice of Venezuelan rodents, with remarks on related species (Anoplura). *Brigham Young Univ Sci Bull (Biol Ser)* 17:1-62
- Julien-Laferrière D, Atramentowicz M (1990) Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). *Biotropica* 22:404-415
- Kettle DS (1985) *Medical and Veterinary Entomology*. Wiley-Interscience, New York
- Khokhlova IS, Serobyán V, Degen AA, Krasnov BR (2011) Discrimination of host sex by a haematophagous ectoparasite. *Anim Behav.* 81:275-281.
- Kiffner C, Stanko M, Morand S, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Laudisoit A, Leirs H, Hawlena H, Krasnov BR (2013) Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent–flea associations from three biomes. *Oecologia* 173:1009-1022
- Kiffner C, Stanko M, Morand S, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Laudisoit A, Leirs H, Hawlena H, Krasnov BR (2014) Variable effects of host characteristics on species richness of flea infracommunities in rodents from three continents. *Parasitol Res* 113:2777-1788
- Kim KC (1965) A review of the *Hoplopleura hesperomydis* complex (Anoplura, Hoplopleuridae). *J Parasitol* 51:881-887
- Kim KC (1985) *Coevolution of parasitic arthropods and mammals*. Wiley-Interscience, New York
- Klink CA, Machado RB (2005) Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conserv Biol* 19:707-713
- Korallo NP, Vinarski MV, Krasnov BR, Shenbrot GI, Mouillot D, Poulin R (2007) Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Divers Distrib* 13:353-360
- Kowalski K, Bogdziewicz M., Eichert U, Rychlik L (2015) Sex differences in flea infections among rodent hosts: is there a male bias? *Parasitol Res* 114: 337-341
- Krasnov BR, Morand S, Hawlena H, Khokhlova IS, Shenbrot GI (2005) Sex-biased parasitism, seasonality and sexual size dimorphism in desert rodents. *Oecologia* 146:209-217.
- Krasnov BR, Stanko M, Matthee S, Laudisoit A, Leirs H, Khokhlova IS, Korallo-Vinarskaya NP, Vinarski MV, Morand S (2011) Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. *Oecologia* 166:1099-1110
- Lareschi M (2006) The relationship of sex and ectoparasite infestation in the water rat *Scapteromys aquaticus* (Rodentia: Cricetidae) in La Plata, Argentina. *Rev Biol Trop* 54:673-679

- 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. *Neotrop Entomol* 39:818-822
- Lareschi M, Galliari C (2014) Multivariate discrimination among cryptic mites of the genus *Androlaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) parasitic of sympatric akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) in northeastern Argentina: possible evidence of host switch followed by speciation, with the description of two new species. *Exp Appl Acarol* 64:479-99.
- Lareschi M, Krasnov BR (2010) Determinants of ectoparasite assemblage structure on rodent hosts from South American marshlands: the effect of host species, locality and season. *Med Vet Entomol* 24:284-292
- Lehmann T (1993) Ectoparasites: direct impact on host fitness. *Parasitol Today* 9:8-13
- Linardi PM, Guimarães LR (2000) Sifonápteros do Brasil. MZUSP, FAPESP, São Paulo, Brazil
- Marshall AG (1981) The ecology of ectoparasitic insects. Academic Press, London
- Martins-Hatano F, Gettinger D, Bergallo HG (2002) Ecology and host specificity of laelapine mites (Acari: Laelapidae) of small mammals in an Atlantic Forest area of Brazil. *J Parasitol* 88:36-40
- Mendel SM, Vieira MV, Cerqueira R (2008) Precipitation, litterfall, and the dynamics of density and biomass in the black-eared opossum, *Didelphis aurita*. *J Mammal* 89:159-167
- Moore SL, Wilson K (2002) Parasites as viability cost of sexual selection in natural population of mammals. *Science* 297:2015-2018
- Morand S, Krasnov BR, Poulin R (2006) Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management. Springer, Tokyo
- Moyer BR, Drown DM, Clayton DH (2002) Low humidity reduces ectoparasite pressure: implications for host life history evolution. *Oikos* 97:223-228
- Nava S, Lareschi M (2012) Ecological characterization of a community of arthropods parasitic of Sigmodontine Rodents in the Argentinean Chaco. *J Med Entomol* 49:1276-1282
- Nieri-Bastos FA, Labruna MB, Marcili A, Durden LA, Mendoza-Uribe L, Barros-Battesti DM (2011) Morphological and molecular analysis of *Ornithonyssus* spp. (Acari: Macronyssidae) from small terrestrial mammals in Brazil. *Exp Appl Acarol* 55:305-327
- Oliveira PE (1998) Phenology and reproductive biology of Cerrado species. In: Sano SM, Almeida SP (eds) Cerrado: Environment and Flora. EMBRAPA, Planaltina, Brazil



- Patefield A (1981) An efficient method of generating  $r \times c$  tables with given row and column totals. *Appl Stat* 30:91-97
- Pillar VP (2006) MULTIV, Multivariate exploratory analysis, randomization testing and bootstrap resampling. User's guide v. 24. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil
- Pinheiro F, Diniz IR, Coelho D, Bandeira MPS (2002) Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecol* 27:132-136
- Pinto IS, Botelho JR, Costa LP, Leite YLR, Linardi PM (2009) Siphonaptera associated with wild mammals from the Central Atlantic Forest Biodiversity Corridor in southeastern Brazil. *J Med Entomol* 46:1146-1151
- Poulin R (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press, Princeton.
- Price P (1980) *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press, Princeton
- R Development Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. Vienna: R Foundation for Statistical Computing. Available: <http://www.R-project.org>.
- Roberts ML, Buchanan KL, Evans MR (2004) Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Anim Behav* 68:227-239
- Schalk G, Forbes MR (1997) Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *Oikos* 78:67-74
- Sikes RS, Gannon WL, The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists – ASM (2011) Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J Mammal* 92:235-253.
- Thomas F, Guégan JF, Michalakis Y, Renaud F (2000) Parasites and host life-history traits: implications for community ecology and species co-existence. *Int J Parasitol* 30: 669-674
- Tompkins DM, Begon M (1999) Parasites can regulate wildlife populations. *Parasitol Today* 15:311-313
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro, Brazil
- Voss RS, Lunde DP, Jansa AS (2005) On the contents of *Gracilinanus* Gardner and Creighton 1989, with the description of a previously unrecognized clade of small didelphid marsupials. *Am Mus Novit* 3482:1-34
- Voss RS, Jansa SA (2009) Phylogenetic relationships and classification of didelphid marsupials, an extant radiation of New World metatherian mammals. *Bull Am Mus Nat Hist* 322: 1-177

- Weksler M, Percequillo AR, Voss RS (2006) Ten new genera of Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). *Am Mus Novit* 3537:1-29
- Wells K, Lakim MB, Beaucournu JC (2011) Host specificity and niche partitioning in leaf-small mammals networks in Bornean rainforests. *Med Vet Entomol* 25:311-319
- Werneck FL (1948) Os Malófagos de Mamíferos. Parte I: Amblycera e Ischnocera (Philopteridae e parte de Trichodectidae). *Rev Bras Biol (Special Issue)*. 243 pp.
- Wilson DE, Reeder DM (2005) *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. 3rd ed. Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Zuk M, McKean KA (1996) Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *Int J Parasitol* 26:1009-1024

## Supplementary material

**Supplementary Material 1.** Prevalence (P; %), mean abundance (MA), mean intensity of infestation (MI) of ectoparasites species collected from small mammals in fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil. Nr: number of records.

Host: <b>Order</b> and species	No. non-infested / No. infested individuals	Parasites species	Nr	P%	MA	MI
<b>Didelphimorphia</b>						
<i>Didelphis albiventris</i>	127/1	<i>Ornithonyssus</i> sp. Sambon, 1928 <sup>a</sup>	1	0.78	0.01	1.00
<i>Gracilinanus agilis</i>	393/6	<i>Ornithonyssus brasiliensis</i> (Fonseca, 1939) <sup>a</sup>	2	0.25	0.01	2.00
		<i>Ornithonyssus</i> sp. <sup>a</sup>	24	1.25	0.06	4.80
<i>Monodelphis domestica</i>	3/5	<i>Androlaelaps</i> sp. Berlese, 1903 <sup>b</sup>	75	62.50	9.37	15.00
		<i>Cummingsia peramydis</i> Ferris, 1922 <sup>c</sup>	2	12.50	0.25	2.00
<i>Thylamys macrurus</i>	124/1	<i>Ornithonyssus wernecki</i> (Fonseca, 1935) <sup>a</sup>	1	0.80	0.01	1.00
<b>Rodentia</b>						
<i>Calomys callosus</i>	4/19	<i>Ornithonyssus</i> sp. <sup>a</sup>	34	8.70	1.48	17.00
		<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> (Berlese, 1911) <sup>b</sup>	8	17.39	0.35	2.00
		<i>Laelaps mazzai</i> Fonseca, 1939 <sup>b</sup>	694	82.61	30.17	36.53
		<i>Laelaps pilifer</i> Tipton, Altman & Keenan, 1967 <sup>b</sup>	3	4.35	0.13	3.00
		<i>Hoplopleura</i> cf. <i>cooki</i> Kim, 1965 <sup>d</sup>	7	13.04	0.30	2.33
<i>Cerradomys maracajuensis</i>	1/4	<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> <sup>b</sup>	1	20.00	0.20	1.00
		<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i> Fonseca, 1939 <sup>b</sup>	30	80.00	6.00	7.50
		<i>Laelaps differens</i> Fonseca, 1936 <sup>b</sup>	108	60.00	21.6	36.00
<i>Cerradomys scotti</i>	0/13	<i>Gigantolaelaps vitzthumi</i> <sup>b</sup>	185	100.00	14.23	14.23
		<i>Laelaps differens</i> <sup>b</sup>	124	53.85	9.54	17.71
		<i>Hoplopleura quadridentata</i> (Neumann, 1909) <sup>d</sup>	26	23.08	2.00	8.67
<i>Hylaeamys megacephalus</i>	0/28	<i>Ornithonyssus</i> sp. <sup>a</sup>	1	3.57	0.04	1.00
		<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> <sup>b</sup>	534	89.29	19.07	21.36
		<i>Gigantolaelaps oudemansi</i> Fonseca, 1939 <sup>b</sup>	1572	100.00	56.14	56.14
		<i>Polygenis (Polygenis) tripopsis</i> Guimarães, 1948 <sup>h</sup>	4	10.71	0.14	2.00
<i>Nectomys rattus</i>	1/1	<i>Androlaelaps fahrenheitzi</i> <sup>b</sup>	4	50.00	2.00	4.00
		<i>Gigantolaelaps goyanensis</i> Fonseca, 1939 <sup>b</sup>	4	50.00	2.00	4.00

		<i>Laelaps manguinhos</i> Fonseca, 1936 <sup>b</sup>	6	50.00	3.00	6.00
		<i>Hoplopleura quadridentata</i> <sup>d</sup>	15	50.00	7.50	15.00
<i>Oecomys cleberi</i>	2/5	<i>Ornithonyssus pereirai</i> (Fonseca, 1935) <sup>a</sup>	1	14.29	0.14	1.00
		<i>Gigantolaelaps canestrinii</i> Fonseca, 1959 <sup>b</sup>	48	71.43	6.86	9.00
<i>Oecomys mamorae</i>	0/25	<i>Androlaelaps fahrenheiti</i> <sup>b</sup>	22	4.00	0.88	22.00
		<i>Gigantolaelaps mattogrossensis</i> (Fonseca, 1935) <sup>b</sup>	538	96.00	21.52	22.42
		<i>Gigantolaelaps oudemansi</i> <sup>b</sup>	145	76.00	5.80	7.63
		<i>Laelaps crinigera</i> Furman, 1972 <sup>b</sup>	18	20.00	0.72	3.60
		<i>Laelaps furmani</i> Gettinger, 1992 <sup>b</sup>	70	64.00	2.80	4.37
		<i>Pterophthirus</i> sp. Ewing, 1923 <sup>e</sup>	18	8.00	0.72	9.00
<i>Oecomys roberti</i>	1/2	<i>Gigantolaelaps canestrinii</i> <sup>b</sup>	3	33.33	1.00	3.00
		<i>Laelaps pilifer</i> <sup>b</sup>	2	33.33	0.67	2.00
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	0/2	<i>Gigantolaelaps wolffsohni</i> (Oudemans, 1910) <sup>b</sup>	3	100.00	1.50	1.50
		<i>Laelaps paulistanensis</i> Fonseca, 1936 <sup>b</sup>	11	100.00	5.50	5.50
<i>Rhipidomys macrurus</i>	19/156	<i>Androlaelaps fahrenheiti</i> <sup>b</sup>	12	6.29	0.07	1.09
		<i>Laelaps fonsecai</i> Gettinger, 1992 <sup>b</sup>	1508	81.14	8.62	10.62
		<i>Laelaps thori</i> Fonseca, 1939 <sup>b</sup>	219	33.71	1.25	3.71
		<i>Mysolaelaps heteronychus</i> Fonseca, 1959 <sup>b</sup>	1054	66.86	6.02	9.01
		<i>Hoplopleura angulata</i> Ferris, 1921 <sup>d</sup>	42	13.14	0.24	1.83
<i>Thrichomys fosteri</i>	1/86	<i>Ornithonyssus matogrosso</i> (Fonseca, 1954) <sup>a</sup>	405	45.98	4.65	10.12
		<i>Ornithonyssus pereirai</i> <sup>a</sup>	21	10.34	0.24	2.33
		<i>Ornithonyssus</i> sp. <sup>a</sup>	13	2.30	0.15	6.50
		<i>Androlaelaps projecta</i> Furman, 1972 <sup>b</sup>	1	1.15	0.01	1.00
		<i>Tur lativentralis</i> (Fonseca 1936 <sup>b</sup>	3875	97.70	44.54	45.59
		<i>Ctenophthirus cercomydis</i> Ferris, 1922 <sup>f</sup>	64	24.14	0.74	3.05
		<i>Gyropus lenti</i> Werneck, 1936 <sup>g</sup>	1610	81.61	18.51	22.68

**Order** and Family of Ectoparasites: **Mesostigmata**: a – Macronyssidae and b – Laelapidae; **Phthiraptera**: c – Trimenoponidae, d – Hoplopleuridae, e – Haematopinidae, f – Polyplacidae and g – Gyropidae; **Siphonaptera**: h – Rhopansyllidae.

**Supplementary Material 2.** Interaction frequencies of ectoparasites and their hosts in fragments of Cerrado in the Mato Grosso do Sul state, Brazil. Interaction frequencies are given as the number of individuals infested with ectoparasite species. *dp*=specialized index for ectoparasites; *dh*= specialized index for host; H1 to H23=Abbreviation for host species; P1 to P47= Abbreviation for ectoparasite species.

Order/ Species	Rodentia											Didelphimorphia				Total	Dp
	H1	H2	H3	H4	H5	H6	H7	H8	H9	H10	H11	H12	H13	H14	H15		
	<i>Calomys callosus</i>	<i>Cerradomys maracajuensis</i>	<i>Cerradomys scotti</i>	<i>Hylaeamys megacephalus</i>	<i>Nectomys rattus</i>	<i>Oecomys cleberi</i>	<i>Oecomys mamorae</i>	<i>Oecomys roberti</i>	<i>Oligoryzomys nigripes</i>	<i>Rhipidomys macrurus</i>	<i>Thrichomys fosteri</i>	<i>Didelphis albiventris</i>	<i>Gracilinanus agilis</i>	<i>Monodelphis domestica</i>	<i>Thylamys macrurus</i>		
Number of captured host individuals	23	5	13	28	2	7	25	3	2	175	87	128	399	8	125	1030	-
Number of infested host individuals	19	4	13	28	1	5	25	2	2	156	86	1	6	5	1	354	-
<b>Mesostigmata</b>																	
P1- <i>Androlaelaps</i> sp.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	5	0.96
P2- <i>Androlaelaps fahrenheitzi</i>	4	1	0	25	1	0	1	0	0	11	0	0	0	0	0	43	0.40
P3- <i>Androlaelaps projecta</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0.07
P4- <i>Gigantolaelaps canestrinii</i>	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	0	0	6	0.94
P5- <i>Gigantolaelaps goyanensis</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.76
P6- <i>Gigantolaelaps mattogrossensis</i>	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	24	0.70
P7- <i>Gigantolaelaps oudemansi</i>	0	0	0	28	0	0	19	0	0	0	0	0	0	0	0	47	0.67
P8- <i>Gigantolaelaps wolffsohni</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0.88
P9- <i>Gigantolaelaps vitzthumi</i>	0	4	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	17	0.84
P10- <i>Laelaps fonsecai</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	142	0	0	0	0	0	142	0.47
P11- <i>Laelaps thori</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	59	0	0	0	0	0	59	0.30
P12- <i>Laelaps pilifer</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0.64
P13- <i>Laelaps crinigera</i>	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0.46
P14- <i>Laelaps manguinhos</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0.76
P15- <i>Laelaps mazzai</i>	19	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19	0.88
P16- <i>Laelaps furmani</i>	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0.30

P17- <i>Laelaps differens</i>	0	3	7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0.73
P18- <i>Laelaps paulistanensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	2	0.88
P19- <i>Mysolaelaps heteronychus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	117	0	0	0	0	0	117	0.42
P20- <i>Tur lativentralis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	85	0	0	0	0	85	0.55
P21- <i>Ornithonyssus matogrosso</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	40	0.41
P22- <i>Ornithonyssus</i> sp.	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	5	0	0	11	0.57
P23- <i>Ornithonyssus wemecki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1.00
P24- <i>Ornithonyssus brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0.69
P25- <i>Ornithonyssus pereirai</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	9	0	0	0	0	10	0.27
<b>Phthiraptera</b>																	
P26- <i>Cummingsia peramydis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0.69
P27- <i>Hoplopleura angulata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	0	0	0	0	0	23	0.22
P28- <i>Hoplopleura quadridentata</i>	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0.62
P29- <i>Ctenophthirus cercomydis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	21	0.33
P30- <i>Hoplopleura</i> cf. <i>cooki</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.57
P31- <i>Gyropus lenti</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	71	0	0	0	0	71	0.51
P32- <i>Pterophthirus</i> sp.	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0.38
<b>Siphonaptera</b>																	
P33- <i>Polygenis (Polygenis) tripopsis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0.41
<i>Dh</i>	0.85	0.61	0.91	0.79	0.72	0.88	0.87	0.74	1.00	0.95	0.98	0.52	0.85	1.00	1.00	-	-

**Supplementary Material 3.** Distribution, new association records and taxonomic comments of recorded ectoparasites.

Through the data obtained in this study, we provide the following associations of Laelapidae with hosts species, which have not yet been previously reported: *Androlaelaps fahrenheitzi* and *Laelaps pilifer* on *Calomys callosus*; *A. fahrenheitzi*, *Laelaps differens* and *Gigantolaelaps vitzthumi* on *Cerradomys maracajuensis*; *Gigantolaelaps canestrinii* on *Oecomys cleberi*, *L. pilifer* and *Gigantolaelaps canestrinii* on *Oecomys roberti*; *A. fahrenheitzi*, *Laelaps crinigera*, *Laelaps furmani*, *Gigantolaelaps mattogrossensis* and *Gigantolaelaps oudemansi* on *Oecomys mamorae*; *Androlaelaps projecta* and *Tur lativentralis* on *Thrichomys fosteri*. We have not found any reference in the literature about the occurrence of ectoparasites species above in the Mato Grosso do Sul state, Brazil.

Among the Laelapidae we highlight the record of *Androlaelaps projecta*. This species was described by Furman (1972) from five specimens from Venezuela, which were parasitizing rodents (*Sciurus granatensis*, *Zygodontomys brevicauda* and *Heteromys anomalus*) and a bird unidentified. Later Whitaker Jr and Dietz (1978) recorded this species for the first time in Brazil, in Minas Gerais state from two individuals collected in rodent *Thalpomys lasiotis* (= *Akodon reinhardtii*), being these the only known records for this species until to now. Thus, this record is the second for this species in Brazil.

Still about the Laelapidae, recently several new species of the *Androlaelaps* genus has been described from small mammals of South America (e.g. Lareschi and Gettinger 2009; Lareschi and Velazco 2013; Lareschi and Galliari 2014). Some of these descriptions have been made from specimens collected on marsupial of the *Monodelphis* genus (Gettinger and Martins-Hatano 2003; Gettinger et al. 2005). In this study, the samples of *Androlaelaps* collected on *Monodelphis domestica*, is not morphologically similar to any other *Androlaelaps* taxa already described, suggesting it could be new one.

Between the Macronyssidae, the only species recorded in Mato Grosso do Sul state was *Ornithonyssus matogrosso*. This species is known only by type series which was obtained from specimens collected on *T. fosteri* (= *T. pachyurus*) in a region near of the sampled area of this study (Fonseca 1954). *Ornithonyssus brasiliensis*, *Ornithonyssus pereirai* and *Ornithonyssus wernecki* are reported for the first time in Mato Grosso do Sul state, expanding considerably their distribution areas known in Brazil (see Nieri-Bastos et al. 2011). In addition, host/ectoparasite associations of *O. brasiliensis* on *Gracilinanus agilis*; *O. wernecki* on *Thylamys macrurus* and *O. pereirai* on *T. fosteri*, *O. cleberi* and *O. mamorae* are reported

for the first time. *Ornithonyssus brasiliensis* and *O. pereirai* parasitize a wide variety of rodents and marsupials species, including co-generic species cited in the present study, on the other hand *O. wernecki* seems to be specific of the marsupials being previously recorded only on genus *Didelphis* (Nieri-Bastos et al. 2011).

For Phthiraptera, the occurrences of the *Hoplopleura angulata* on *Rhipidomys macrurus*; *Hoplopleura quadridentata* on *Cerradomys scotti* and *Pterophthirus* sp. on *O. mamorae* are new host-parasite association records. So far, for the gender *Pterophthirus* five species have been described: *P. audax* (Ferris, 1921), *P. alata* (Ferris, 1921), *P. imitans* Werneck, 1942, *P. splendida* (Johnson, 1972) and *P. wernecki* Guimaraes, 1950. However, the morphological characteristics of specimens collected (thoracic sternal plate form, sternal plate of second abdominal segment form, chaetotaxy paratergal plates and aedeagus form) differ from the above mentioned species. Thus, the specimens identified as belonging to this genus may be a morphological variation of any of these species or a taxon not described yet.

Werneck (1984) described the subspecies *Gyropus lenti distinctus* from specimens collected on *T. fosteri*, distinguishing it from *Gyropus lenti lenti* that parasite other species of the genus *Thrichomys*. The main character which differs these subspecies is related to the shape of the male paramers, while the morphology of females of both subspecies is very similar (see Werneck 1984; Valim 2010). In our samples we observed males of both subspecies parasitizing *T. fosteri*, however as we captured mainly females, we opt to consider only the specific level *Gyropus lenti* in the analyzes. However is important to emphasize that we observed both taxa occurring in sympatric, therefore they should not be recognized as forms or geographical races of the same species (Mayr 1969, 1970), what highlight the need of a taxonomic revision of these subspecies status.

We also documented the first association's record of the flea specie, *Polygenis (Polygenis) tripopsis* on *Hylaeamys megacephalus* rodent. Although this host parasites mainly mammals of the order Rodentia (approximately 90% of cases), it is generalist in relation to hosts, also parasitizing other mammalian orders such as Didelphimorphia (*Didelphis* sp.), Cingulata (*Dasyus novemcinctus*) and Primates (*Cebus* sp.) (Linardi and Guimaraes 2000).

These results reinforce the importance of studies in poorly sampled regions and highlights the need to carry out systematic studies to elucidate the observed taxonomic problems.

## References



- Ferris GF (1921) Contributions towards a monograph of the sucking lice. Part II. Stanford Univ Publ, Univ Ser, Biol Sci 2:52-133
- Fonseca F (1954) Notas de Acarologia XXXVI. Aquisições novas para a fauna brasileira de ácaros hematófagos (Acari: Macronyssidae). Mem Inst Butantan 1:79-92
- Furman DP (1972) Laelapid mites (Laelapidae: Laelapinae) of Venezuela. Brigham Young Univ Sci Bull (Biol Ser) 27:1-58
- Gettinger D, Martins-Hatano F (2003) A new species of neotropical laelapine mite (Acari: Parasitiformes, Laelapidae) from the marsupial *Monodelphis americana*. J Parasitol 89:909-912
- Gettinger D, Martins-Hatano F, Lareschi M, Malcolm JR (2005) Laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with small mammals from Amazonas, Brazil, including a new species from marsupials. J Parasitol 91:45-48
- Guimarães LR (1950) Sobre uma nova espécie de *Pterophthirus* Ewing, 1923 (Anoplura). Pap Avul Zool 9:83-88
- Johnson PT (1972) Sucking lice of Venezuelan rodents, with remarks on related species (Anoplura). Brigham Young Univ Sci Bull (Biol Ser) 17:1-62
- Lareschi M, Galliani C (2014) Multivariate discrimination among cryptic mites of the genus *Androlaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) parasitic of sympatric akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) in northeastern Argentina: possible evidence of host switch followed by speciation, with the description of two new species. Exp Appl Acarol 64:479-99
- Lareschi M, Gettinger D (2009) A new species of *Androlaelaps* (Acari: Parasitiformes) from the Akodontine rodent *Deltamys kempii* Thomas, 1919, in La Plata river basin, Argentina. J Parasitol 95:1352-1355
- Lareschi M, Velazco PM (2013) Laelapinae Mites (Acari: Parasitiformes: Laelapidae) Parasitic of Sigmodontine rodents from northern Peru, with the description of a new species from *Akodon aerosus* (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae). J Parasitol 99:189-193
- Linardi PM, Guimarães LR (2000) Sifonápteros do Brasil. MZUSP, FAPESP, São Paulo, Brazil
- Mayr E (1969) Principles of systematic zoology. McGraw-Hill, New York
- Nieri-Bastos FA, Labruna MB, Marcili A, Durden LA, Mendoza-Uribe L, Barros-Battesti DM (2011) Morphological and molecular analysis of *Ornithonyssus* spp. (Acari: Macronyssidae) from small terrestrial mammals in Brazil. Exp Appl Acarol 55:305-327
- Valim MP (2010) Sistemática e análise cladística das espécies do gênero *Gyropus* Nitzsch (Phthiraptera, Amblycera, Gyropidae). Tese de Doutorado. Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Brazil

Werneck FL (1942) "*Pterophthirus imitans*" n. sp. (Anoplura, Haematopinidae). Rev Bras Biol 2:317-320

Werneck FL (1948) Os Malófagos de Mamíferos. Parte I: Amblycera e Ischnocera (Phlopteridae e parte de Trichodectidae). Rev Bras Biol (Special Issue) 243 pp

Whitaker Jr JO, Dietz JM (1987) Ectoparasites and other associates of some mammals from Minas Gerais, Brazil. Entomol News 98:189-197

### CAPÍTULO III



**Ectoparasitas de pequenos mamíferos: fatores determinantes da estrutura de comunidade na savana da América do Sul**

---

**Ectoparasitas de pequenos mamíferos: fatores determinantes da estrutura de comunidade na savana da América do Sul<sup>1</sup>**

Jonas Sponchiado<sup>1,3\*</sup>, Geruza L. Melo<sup>2,3</sup>, Nilton C. Cáceres<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, CCBS, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, CP 549, Campo Grande, MS, 79070-900, Brazil

<sup>3</sup> Laboratório de Ecologia e Biogeografia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

\*Author for correspondence

Phone: +55 55 33172900

E-mail: jsponchiado@yahoo.com.br

---

<sup>1</sup> Esse capítulo segue as normas da revista *Parasitology*.

## Resumo

O presente estudo tem por objetivo avaliar a contribuição de características dos hospedeiros (roedores e marsupiais) na organização das comunidades de ectoparasitas presentes em fragmentos de Cerrado, no centro oeste do Brasil. Verificamos qual o efeito da identidade, sexo, massa e estrato vertical utilizado pelo hospedeiro, além do papel da sazonalidade sobre a composição, riqueza e abundância total de ectoparasitas. O esforço total de amostragem foi de 22.032 armadilhas-noite considerando 54 fragmentos florestais. As análises de partição de variância e de componentes principais foram utilizadas para verificar a existência de relações significativas entre as variáveis resposta e preditoras. Um total de 1.040 hospedeiros pertencentes a 20 espécies, sendo oito marsupiais e 12 roedores foi amostrado, sendo que 563 espécimes de hospedeiros estavam parasitados. A identidade do hospedeiro foi a variável mais importante na estruturação das comunidades de ectoparasitas, como esperado, sendo os ácaros os que mais contribuíram para o padrão geral. A massa corporal dos hospedeiros teve papel determinante sobre a riqueza e abundância de espécies de carrapatos. Os piolhos foram pouco influenciados pelos fatores analisados, à exceção da riqueza de espécies que foi influenciada pela identidade dos hospedeiros. A estratificação vertical e a sazonalidade tiveram influência fraca, enquanto o sexo do hospedeiro não teve influência sobre a organização dessas comunidades. Os resultados obtidos estão intimamente relacionados com as características evolutivas das espécies envolvidas, bem como com as características ambientais locais da região estudada.

**Palavras-chave:** Didelphimorphia, Rodentia, Savana, partição de variância, ácaros, carrapatos, piolhos.

## 1. Introdução

O estudo dos fatores que determinam a composição e estrutura das comunidades naturais é um dos temas centrais da ecologia (ver Ricklefs e Schluter, 1993). De forma geral, as comunidades são arranjos de espécies agrupados com base nas características morfológicas, ecológicas e evolutivas do pool de espécies regional de acordo com as características ambientais e inter-relações entre espécies (Cornwell e Ackerly, 2009). Para comunidades de parasitas as mesmas premissas são válidas, porém, as relações são mais complexas, uma vez que além das características intrínsecas dos parasitas e das características ambientais, as características morfológicas, ecológicas e evolutivas dos seus hospedeiros têm um papel preponderante sobre a organização das comunidades (May e Anderson 1990, Krasnov et al. 1998).

Diversos fatores têm sido apontados como responsáveis pela organização estrutural das comunidades de parasitas (Combes, 2001; Morand e Poulin, 1998), entre eles, a identidade do hospedeiro é tida como o fator preponderante (Bell e Burt, 1991; Guégan e Huguény, 1994; Poulin e Valtonen, 2002; Krasnov *et al.* 2005, 2008, 2014; Lareschi e Krasnov, 2010). Em menor proporção, outras relações têm sido observadas, como por exemplo, o efeito do espaço (Poulin, 2003; Krasnov *et al.* 2005, 2014; Lareschi e Krasnov, 2010), do clima (Krasnov *et al.* 2005, 2008; Lareschi e Krasnov, 2010), tamanho do hospedeiro (Guégan e Huguény, 1994; Poulin, 1995; Muñoz e Cribb, 2005; Harrison *et al.* 2010) e sexo do hospedeiro (Zuk e McKean, 1996; Klein, 2004; Krasnov *et al.* 2011).

No entanto, a maioria dos estudos que procuram compreender estas relações priorizam comunidades de endoparasitas, enquanto que aqueles realizados com ectoparasitas focam-se principalmente em um único grupo [pulgas em Krasnov *et al.* (2006, 2014) e ácaros Gamasida em Krasnov *et al.* (2008)] e/ou abrangem uma grande escala geográfica (Krasnov *et al.* 2006, 2008, 2012, 2014; Cruz *et al.* 2012; Linardi e Krasnov, 2013). Assim, estudos regionais que avaliam toda a comunidade de ectoparasitas associados a hospedeiros são raros (mas ver Lareschi e Krasnov, 2010). Outro fator importante a ser considerado é que embora inúmeras relações tenham sido observadas, o grau de importância de cada um dos fatores pode variar entre diferentes regiões biogeográficas e entre diferentes táxons, uma vez que cada região apresenta um conjunto único de espécies e de características ambientais, bem como apresentam diferenças nos níveis de especialização parasita-hospedeiro e diferenças na história destas associações (Marshall, 1981; Korralo *et al.* 2007; Krasnov *et al.* 2012).

Dessa forma existem algumas lacunas a serem preenchidas, entre as quais: 1) que fatores podem influenciar a comunidade de ectoparasita em escala regional, onde não há grande variação ambiental (vegetação, clima, etc.); 2) os padrões até então encontrados em uma ampla escala espacial também podem ser observados em menor escala; 3) as comunidades compostas por diferentes grupos de ectoparasitas respondem de maneira semelhante a determinados fatores, do que se analisarmos cada grupo separadamente. Neste sentido o presente estudo tem por objetivo avaliar a contribuição de características dos hospedeiros (roedores e marsupiais) na organização das comunidades de ectoparasitas presentes em fragmentos de Cerrado, no centro oeste do Brasil. Especificamente verificamos qual o efeito relativo da identidade, sexo e massa do hospedeiro, bem como da porção do estrato vertical utilizado pelos mesmos e da sazonalidade das capturas sobre a composição, riqueza e abundância total de ectoparasitas. Esperamos que as características dos hospedeiros (identidade, sexo e massa) tenham papel preponderante na organização das comunidades de ectoparasitas, uma vez que o estudo foi realizado em uma menor escala espacial e a variação geográfica/ambiental deverá ser pouco perceptível. Adicionalmente, cada grande grupo de ectoparasita será analisado separadamente, segundo efeito das mesmas variáveis. Ectoparasitas pertencentes a diferentes táxons diferem em suas histórias de vida e no grau de associação com os hospedeiros e, portanto, parasitas que estão intimamente associados com o hospedeiro (por exemplo, ácaros e piolhos) tenderão a ser mais influenciados por suas características, enquanto que parasitas que passam a maior parte de suas vidas fora do hospedeiro (por exemplo, carrapatos) serão mais influenciados pelas características do ambiente (estrato vertical e sazonalidade).

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Área de estudo**

O estudo foi conduzido em 54 fragmentos de Cerrado (savana florestada), localizados na bacia hidrográfica do Rio Paraguai na borda do Pantanal, estado do Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. Os fragmentos estão inseridos entre as coordenadas 20°17' e 21°15'S, e 54°53' e 56°31'W, sendo 162 km a distância máxima entre eles. A matriz circundante da grande maioria dos fragmentos é formada, principalmente por pastagens exóticas (*Brachiaria* spp.), a qual é utilizada para a criação de gado.

De acordo com a classificação de Köppen, a região de estudo está localizada em uma zona tropical de transição entre o clima Am (monção) e Aw (com inverno seco). A temperatura média anual varia de 22 a 24°C e a pluviosidade anual está entre 1.300 e 1.600 mm, com ~1000 mm caindo de outubro a março (estação chuvosa) e ~400 mm caindo de Abril a Setembro (estação seca) (Alvares *et al.* 2014).

## 2.2. Coleta de Dados

Cada fragmento recebeu 20 armadilhas distribuídas ao longo de dois transectos, que distavam pelos menos 300 m entre si e pelo menos 50 m da borda do fragmento. Em cada transecto foram instaladas 10 armadilhas alternadamente no solo (grade: 33 x 12 x 12 cm) e no sub-bosque (Sherman: 30 x 9 x 7 cm) a 1.5 m de altura. Realizamos quatro fases de campo de cinco ou seis noites consecutivas cada, duas na estação chuvosa (Fevereiro / Março de 2012 e Novembro / Dezembro 2012) e duas na estação seca (Julho / Agosto 2012 e Junho / Julho de 2013). O esforço total de amostragem foi de 408 armadilhas/noite em cada fragmento e 22.032 armadilhas/noite considerando todos os fragmentos.

Os pequenos mamíferos capturados foram identificados, medidos, sexados, marcados com brincos numerados (Fish and small animal tag size 1, National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) e liberados no mesmo ponto da captura. Quando não foi possível a identificação no campo, o indivíduo era eutanasiado para posterior identificação em laboratório. As técnicas de campo foram aprovadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (protocolo 30808-2) e estão em conformidade com as diretrizes publicadas pela American Society of Mammalogists para o uso de mamíferos silvestres em pesquisas (Sikes *et al.* 2011).

Cada pequeno mamífero capturado foi colocado individualmente em um saco plástico, até a coleta dos ectoparasitas. Para evitar contaminação das amostras, os sacos plásticos e os materiais usados para remover os ectoparasitas, tais como pincéis, bandejas de plástico e pinças, foram substituídos, lavados ou cuidadosamente verificados após o uso. A pele de cada animal foi sistematicamente examinada e todos os ectoparasitas foram removidos. Os ectoparasitas de cada pequeno mamífero capturado foram armazenados em etanol absoluto em recipientes individualmente identificados. As identificações foram feitas com base em bibliografias específicas, comparação do material com os tipos depositados na coleção de Acari do Instituto Butantan e métodos moleculares (ver Sponchiado *et al.* 2015a, b).

Espécimes testemunhos de ácaros e piolhos coletados no presente estudo foram depositados na coleção do Instituto Butantan, São Paulo (IBSP); espécimes testemunhos de



carrapatos foram depositados na Coleção Nacional de Carrapatos (CNC) da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade de São Paulo; e espécimes testemunhos de pulgas foram depositados na coleção do Departamento de Parasitologia da Universidade Federal de Minas Gerais (ICB / UFMG). Espécimes testemunhos dos pequenos mamíferos coletados foram depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal de Santa Maria e na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Mato Grosso.

### 2.3. Análise de Dados

Em todas as análises consideramos apenas a primeira captura de cada hospedeiro. Além disso, analisamos apenas as espécies de hospedeiros que tiveram pelo menos uma espécie de parasita registrada.

A análise de partição de variância (Desdevises *et al.* 2003) foi aplicada para quantificar o quanto cada variável preditora explica a variável resposta quando todas as preditoras são analisadas simultaneamente. Esta análise computa regressões múltiplas multivariadas de um número de variáveis independentes, sobre um número de variáveis dependentes, envolvendo uma série de regressões lineares seguidas por subtrações (Raia *et al.* 2010). Esta análise possibilita extrair a porção da variância explicada por cada variável preditora tanto isoladamente quanto em conjunto com as outras variáveis (interação). Utilizamos como variável dependente a composição da comunidade de ectoparasitas de cada hospedeiro capturado (variável quantitativa) e como variáveis independentes (todas relacionadas ao hospedeiro): identidade (variável categórica: “espécie”), uso do estrato vertical da vegetação (variável categórica: se capturado no solo ou sub-bosque), massa (variável quantitativa medida em gramas), sexo (variável categórica: macho ou fêmea) e sazonalidade (variável categórica: se capturado na estação seca ou chuvosa).

Como a análise de partição de variância permite a utilização de apenas quatro variáveis independentes, nós realizamos regressões prévias a fim de verificar a relação de cada uma das variáveis independentes sobre a variável dependente. Assim, nós utilizamos na análise de partição de variância apenas as quatro variáveis independentes que apresentaram maior relação com a variável dependente considerando o valor de  $R^2$ . Para os dados de composição de espécies de parasitas, nesta seleção prévia, nós realizamos análises de ordenação (PCoA - dissimilaridades de Bray-Curtis) a fim de sintetizar a estrutura da comunidade em eixos ortogonais e utilizamos o primeiro e segundo eixo nas regressões.

Repetimos as mesmas análises para os dados de riqueza e abundância total de toda a comunidade de ectoparasitas e para os dados de composição, riqueza e abundância total das

principais ordens de ectoparasitas capturados. Para as análises que incluíam a composição e a riqueza, excluímos os ectoparasitas que não foram identificados até nível específico, pois poderiam conter mais de uma espécie (larvas de *Amblyomma* sp. e protoninfas de *Ornithonyssus* sp.). No entanto todos os ectoparasitas foram considerados para as análises de abundância total. Para as matrizes de composição de ectoparasitas utilizamos a transformação de hellinger para corrigir a assimetria entre as abundâncias das espécies (Legendre e Gallagher, 2001), já os dados de abundância total foram logaritimizados ( $\log x+1$ ) a fim de diminuir sua dispersão.

Posteriormente, aplicamos uma análise de componentes principais (PCA) a fim de observar padrões gerais de relacionamento entre os ectoparasitas e as variáveis que obtiveram maior poder de explicação nas análises de partição de variância. Para tanto, nós agrupamos as abundâncias das espécies de ectoparasitas por famílias (Ixodidae, Argasidae, Laelapidae, Macronyssidae e Rhopansyllidae). Exceções foram as espécies de piolhos que, devido ao baixo número de indivíduos capturados para cada família, foram agrupados na ordem Phthiraptera. Nestas análises nós consideramos apenas os hospedeiros parasitados com pelo menos uma espécie de ectoparasita. Os dados de abundância das famílias/ordem foram logaritimizados ( $\log x+1$ ) a fim de diminuir sua dispersão.

Todas as análises foram executadas usando o pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2011) através do programa R Development Core Team (2012).

### 3. Resultados

Capturamos um total de 1.040 pequenos mamíferos pertencentes a 20 espécies, sendo oito marsupiais e 12 roedores. Entre estes, 563 espécimes (de quatro espécies de marsupiais e 11 espécies de roedores) estavam parasitados. As espécies *Calomys tener* (Winge, 1887), *Cryptonanus agricolai* (Moojen, 1943), *Marmosa constantiae* (Thomas, 1904), *Marmosa murina* (Linnaeus, 1758) e *Philander opossum* (Linnaeus, 1758) foram capturadas em pequeno número e não apresentaram nenhuma espécie de ectoparasita. Foram identificadas 40 espécies de ectoparasitas pertencentes a quatro ordens (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) e 10 famílias (Laelapidae, Macronyssidae, Ixodidae, Argasidae, Hoplopleuridae, Polyplacidae, Trimenoponidae, Gyropidae, Haematopinidae e Rhopansyllidae), perfazendo um total de 16.398 exemplares (Tabela 1, Apêndice 1).

Tabela 1. Riqueza e abundância de ectoparasitas coletados sobre pequenos mamíferos de fragmentos de Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil. Entre parênteses encontra-se o número de hospedeiros parasitados / não parasitados.

	Mesostigmata		Ixodida		Phthiraptera		Siphonaptera		Total	
	Riq	Abu	Riq	Abu	Riq	Abu	Riq	Abu	Riq	Abu
<b>Identidade do Hospedeiro (563/467)</b>	<b>24</b>	<b>11380</b>	<b>8</b>	<b>3230</b>	<b>7</b>	<b>1784</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>40</b>	<b>16398</b>
Didelphimorphia (221/439)	3	103	8	3128	1	2	-	-	12	3233
<i>Didelphis albiventris</i> (108/20)	1	1	7	2457	-	-	-	-	8	2458
<i>Gracilinanus agilis</i> (70/329)	1	26	2	420	-	-	-	-	3	446
<i>Monodelphis domestica</i> (5/3)	1	75	1	1	1	2	-	-	3	78
<i>Thylamys macrurus</i> (38/87)	1	1	2	250	-	-	-	-	3	251
Rodentia (342/28)	21	11277	5	102	6	1782	1	4	32	13165
<i>Calomys callosus</i> (19/4)	4	739	1	2	1	7	-	-	6	748
<i>Cerradomys maracajuensis</i> (4/1)	3	139	-	-	-	-	-	-	3	139
<i>Cerradomys scotti</i> (13/0)	2	309	1	1	1	26	-	-	4	336
<i>Hylaeamys megacephalus</i> (28/0)	3	2107	1	33	-	-	1	4	4	2144
<i>Nectomys rattus</i> (2/0)	3	14	1	2	1	15	-	-	5	31
<i>Oecomys cleberi</i> (5/2)	2	49	-	-	-	-	-	-	2	49
<i>Oecomys mamorae</i> (25/0)	4	793	-	-	1	18	-	-	5	811
<i>Oecomys roberti</i> (2/1)	2	5	-	-	-	-	-	-	2	5
<i>Oligoryzomys nigripes</i> (2/0)	2	14	-	-	-	-	-	-	2	14
<i>Rhipidomys macrurus</i> (156/19)	4	2793	3	17	1	42	-	-	8	2852
<i>Thrichomys fosteri</i> (86/1)	4	4315	4	47	2	1674	-	-	10	6036

<b>Estratificação vertical (563/467)</b>	<b>24</b>	<b>11380</b>	<b>8</b>	<b>3230</b>	<b>7</b>	<b>1784</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>40</b>	<b>16398</b>
Solo (297/86)	21	7955	8	2673	6	1690	1	4	36	12322
Alto (266/381)	17	3425	4	557	5	94	-	-	26	4076
<b>Massa do hospedeiro (563/467)</b>	<b>24</b>	<b>11380</b>	<b>8</b>	<b>3230</b>	<b>7</b>	<b>1784</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>40</b>	<b>16398</b>
<100g (370/451)	23	6947	5	756	7	145	1	4	36	7852
100 a 400g (120/11)	13	3812	5	651	2	1343	-	-	20	5806
401 a 750g (73/5)	4	621	7	1823	2	296	-	-	13	2740
<b>Sazonalidade das captura (563/467)</b>	<b>24</b>	<b>11380</b>	<b>8</b>	<b>3230</b>	<b>7</b>	<b>1784</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>40</b>	<b>16398</b>
Estação Seca (264/258)	19	5906	7	2146	4	578	-	-	30	8630
Estação Chuvosa (299/209)	20	5474	5	1084	7	1206	1	4	33	7768
<b>Sexo do hospedeiro (563/467)</b>	<b>24</b>	<b>11380</b>	<b>8</b>	<b>3230</b>	<b>7</b>	<b>1784</b>	<b>1</b>	<b>4</b>	<b>40</b>	<b>16398</b>
Macho (289/249)	21	5687	7	2028	7	418	1	3	36	8136
Fêmea (274/218)	22	5693	7	1202	5	1366	1	1	35	8262

A partir das análises de regressão observamos que a variável preditora “sexo do hospedeiro” foi a que apresentou menor relação com os dados de composição, riqueza e abundância de espécies, quando consideramos toda a comunidade, e para os dados de composição, riqueza e abundância de ácaros e carrapatos quando estes grupos foram analisados separadamente (Apêndice 2). Dessa forma, esta variável foi excluída das análises de partição de variância para estes grupos. A variável que apresentou menor relação com os dados de composição, riqueza e abundância de piolhos foi “sazonalidade das capturas” e consequentemente ela foi excluída das análises posteriores (Apêndice 2).

Através da análise de partição de variância observamos que a “identidade do hospedeiro” é o principal fator responsável pela organização das comunidades de ectoparasitas, dentre as variáveis aqui elencadas. Assim, quando todos os fatores são considerados em conjunto (em interação), a “identidade” se mostrou influente tanto para dados de composição, riqueza ou abundância total das comunidades de ectoparasitas (Adj.  $R^2 = 0.52, 0.64$  e  $0.62$  respectivamente; Tabela 2). Esse padrão permanece consistente se o fator “identidade” é considerado como componente único (fator puro) para cada variável resposta (Adj.  $R^2 = 0.46, 0.50$  e  $0.42$ , respectivamente; Figura 1). Por sua vez, observamos que a interação múltipla entre a “identidade do hospedeiro”, “estratificação vertical” e “massa do hospedeiro” exerce certa influência sobre a organização da comunidade, explicando 2% da composição, 8% da riqueza e 13% da abundância de espécies de ectoparasitas (Tabela 2, Figura 1). No entanto, quando analisados isoladamente, “massa do hospedeiro” e “sazonalidade das capturas” têm uma pequena, mas significativa contribuição na organização das comunidades, enquanto que o fator “estratificação vertical” não é significativo (Figura 1, Tabela 2).

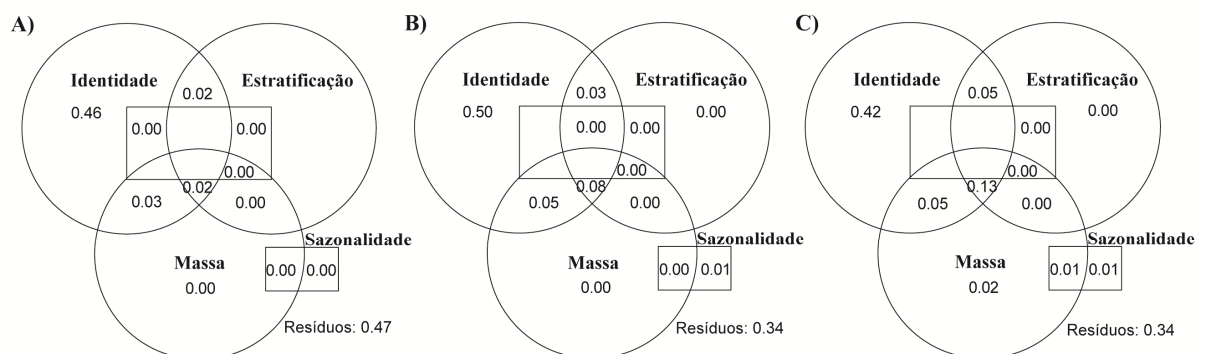


Figura 1. Análise de Partição de Variância para toda a comunidade de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) associados a pequenos mamíferos. A: Composição; B: Riqueza e C: Abundância de espécies. Valores  $<0$  não são mostrados.

Tabela 2. Análise de Partição de Variância da comunidade de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, centro-oeste do Brasil. A Composição, Riqueza e Abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a identidade do hospedeiro, estratificação vertical, massa do hospedeiro e sazonalidade das capturas foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito resultados significativos.

	Composição					Riqueza					Abundância				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Identidade	14	0.529	0.522	81.308	<b>&lt;0.005</b>	14	0.642	0.637	130.10	<b>&lt;0.005</b>	14	0.629	0.624	53.354	<b>&lt;0.005</b>
Estratificação	1	0.037	0.036	39.830	<b>&lt;0.005</b>	1	0.112	0.111	129.09	<b>&lt;0.005</b>	1	0.183	0.182	169.87	<b>&lt;0.005</b>
Massa	1	0.052	0.051	56.326	<b>&lt;0.005</b>	1	0.132	0.132	156.81	<b>&lt;0.005</b>	1	0.194	0.193	139.74	<b>&lt;0.005</b>
Sazonalidade	1	0.005	0.004	5.156	<b>&lt;0.005</b>	1	0.001	0.001	1.376	0.230	1	0.001	-0.001	0.359	0.495
Identidade + Estratificação	15	0.529	0.523	76.088	<b>&lt;0.005</b>	15	0.644	0.639	122.23	<b>&lt;0.005</b>	15	0.632	0.627	50.184	<b>&lt;0.005</b>
Identidade + Massa	15	0.535	0.528	77.762	<b>&lt;0.005</b>	15	0.650	0.645	125.40	<b>&lt;0.005</b>	15	0.653	0.648	54.003	<b>&lt;0.005</b>
Identidade + Sazonalidade	15	0.532	0.525	76.840	<b>&lt;0.005</b>	15	0.659	0.6541	130.72	<b>&lt;0.005</b>	15	0.650	0.645	51.536	<b>&lt;0.005</b>
Estratificação + Massa	2	0.071	0.069	39.426	<b>&lt;0.005</b>	2	0.161	0.160	98.713	<b>&lt;0.005</b>	2	0.249	0.247	107.30	<b>&lt;0.005</b>
Estratificação + Sazonalidade	2	0.043	0.041	23.236	<b>&lt;0.005</b>	2	0.112	0.110	64.603	<b>&lt;0.005</b>	2	0.183	0.182	86.246	<b>&lt;0.005</b>
Massa + Sazonalidade	2	0.057	0.055	30.954	<b>&lt;0.005</b>	2	0.134	0.132	79.338	<b>&lt;0.005</b>	2	0.195	0.193	69.992	<b>&lt;0.005</b>
Identidade + Estratificação + Massa	16	0.535	0.528	72.944	<b>&lt;0.005</b>	16	0.651	0.645	117.84	<b>&lt;0.005</b>	16	0.655	0.649	50.687	<b>&lt;0.005</b>
Identidade +	16	0.533	0.525	72.175	<b>&lt;0.005</b>	16	0.660	0.655	122.95	<b>&lt;0.005</b>	16	0.652	0.647	48.559	<b>&lt;0.005</b>

Estratificação + Sazonalidade															
Identidade + Massa + Sazonalidade	16	0.537	0.530	73.564	<b>&lt;0.005</b>	16	0.664	0.658	124.97	<b>&lt;0.005</b>	16	0.669	0.663	51.647	<b>&lt;0.005</b>
Estratificação + Massa + Sazonalidade	3	0.077	0.074	28.399	<b>&lt;0.005</b>	3	0.169	0.159	66.032	<b>&lt;0.005</b>	3	0.249	0.246	72.122	<b>&lt;0.005</b>
Todas	17	0.538	0.530	69.262	<b>&lt;0.005</b>	17	0.664	0.659	117.72	<b>&lt;0.005</b>	17	0.669	0.664	48.630	<b>&lt;0.005</b>
Somente Identidade	14		0.456	72.113	<b>&lt;0.005</b>	14		0.499	108.12	<b>&lt;0.005</b>	14		0.418	36.177	<b>&lt;0.005</b>
Somente Estratificação	1		-0.001	0.737	0.590	1		0.001	1.256	0.275	1		0.001	0.644	0.480
Somente Massa	1		0.005	11.122	<b>&lt;0.005</b>	1		0.004	12.276	<b>&lt;0.005</b>	1		0.017	28.594	<b>&lt;0.005</b>
Somente Sazonalidade	1		0.002	5.343	<b>&lt;0.005</b>	1		0.014	41.128	<b>&lt;0.005</b>	1		0.015	9.175	<b>0.010</b>

O grau de importância de cada fator diferiu entre as ordens quando analisamos separadamente a composição, a riqueza e a abundância total das principais ordens de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida e Phthiraptera). Os Mesostigmata seguiram o padrão geral de toda a comunidade, tendo a identidade do hospedeiro (fator puro) como determinante na organização do grupo (composição - Adj.  $R^2 = 0.68$ ; riqueza - Adj.  $R^2 = 0.73$  e abundância - Adj.  $R^2 = 0.75$ ) e uma pequena influência da sazonalidade. A “estratificação vertical” e “massa do hospedeiro” quando analisados isoladamente não foram significativos (Apêndice 3). Quando analisamos as interações entre fatores, a relação entre a “identidade do hospedeiro” e a “estratificação vertical” foi a que apresentou maior contribuição, sendo que estes fatores explicaram juntos 3% da composição, 1% da riqueza e 6% da abundância das espécies de ectoparasitas (Apêndice 3).

Para os Ixodida, os fatores analisados não tiveram grande influência sobre a composição de espécies do grupo, sendo que quando analisados individualmente apenas a “identidade do hospedeiro” (Adj.  $R^2 = 0.09$ ) e a “massa do hospedeiro” (Adj.  $R^2 = 0.01$ ) foram significativos, porém com uma baixa porcentagem de explicação. Por outro lado, o fator “identidade do hospedeiro” isoladamente (Adj.  $R^2 = 0.13$ ), a interação entre a “massa” e a “identidade do hospedeiro” (Adj.  $R^2 = 0.44$ ) e a interação entre a “identidade do hospedeiro”, “estratificação vertical” e a “massa do hospedeiro” (Adj.  $R^2 = 0.44$ ) foram importantes para determinar a riqueza de carrapatos. Já para a abundância das espécies, os fatores que mais influenciaram isoladamente foram a “identidade” (Adj.  $R^2 = 0.13$ ) e “massa do hospedeiro” (Adj.  $R^2 = 0.10$ ) e as interações entre a “massa” e a “identidade do hospedeiro” que explicaram 17 % da variação dos dados e a interação entre a “identidade do hospedeiro”, “estratificação vertical” e a “massa do hospedeiro” que explicaram 10% da variação dos dados (Apêndice 3).

Os piolhos também apresentaram padrão semelhante aquele apresentado por toda a comunidade, tendo o fator “identidade do hospedeiro” papel preponderante na organização do grupo (composição - Adj.  $R^2 = 0.43$ ; riqueza - Adj.  $R^2 = 0.49$  e abundância - Adj.  $R^2 = 0.46$ , fator puro), no entanto o efeito não foi tão pronunciado como para os ácaros. Por outro lado, os demais fatores não foram significativos quando analisados separadamente. A interação mais importante foi entre os fatores “identidade do hospedeiro”, “estratificação vertical” e “massa do hospedeiro”, que explicam 4% da variação da composição, 5 % da variação da riqueza e 4% da variação da abundância das espécies de Phthiraptera (Apêndice 3).

Quando as abundâncias das espécies de ectoparasitas de cada hospedeiro foram agrupadas por família (exceto piolhos, que foram agrupados na ordem) e ordenamos através



de uma análise de componentes principais, o primeiro eixo explicou 59,52%, enquanto que o segundo eixo explicou 15,05% da variação dos dados. No eixo 1 há uma separação entre os hospedeiros parasitados principalmente por carrapatos (Ixodidae e Argasidae), daqueles parasitados por ácaros (Laelapidae, Macronyssidae), piolhos (Phthiraptera) e pulgas (Rhopanopsyllidae). No eixo 2 há uma separação entre os hospedeiros parasitados por Ixodidae, Macronyssidae e Phthiraptera daqueles parasitados por Argasidae. Quando consideramos as famílias dos hospedeiros (Didelphidae, Cricetidae e Echimyidae), observamos que os marsupiais Didelphidae são parasitados principalmente por carrapatos, enquanto que os roedores (Cricetidae e Echimyidae) são parasitados por ácaros, piolhos e pulgas (essa diferenciação se dá pelo eixo 1 da PCA; Figura 2a). Por outro lado, quando categorizamos os hospedeiros com base em suas capturas (solo ou sub-bosque), a separação se dá pelo eixo 2, com hospedeiros capturados no solo sendo mais parasitados por Ixodidae, Macronyssidae e Phthiraptera e aqueles capturados no alto sendo parasitados por Argasidae (Figura 2b). Da mesma forma, quando consideramos a massa dos hospedeiros, a divisão também se dá pelo eixo 2, com indivíduos hospedeiros de maior massa estando relacionados aos Ixodidae, Macronyssidae e Phthiraptera (Figura 2c). Também categorizamos os dados com base na sazonalidade (capturas na estação seca ou chuvosa) bem como o sexo dos hospedeiros, porém a distribuição dos dados não apresentou nenhum padrão evidente, como já evidenciado pela análise de partição de variância.

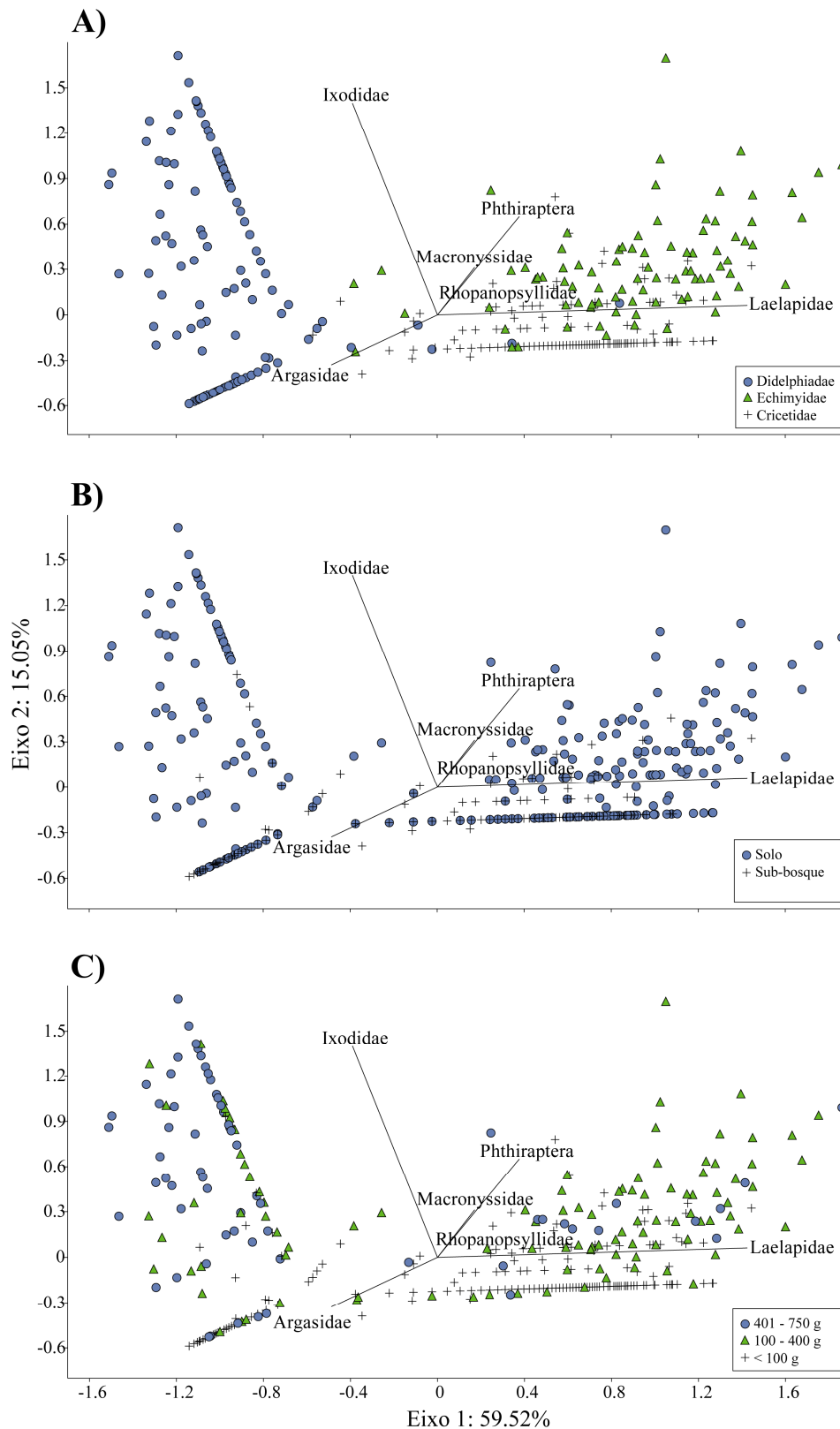


Figura 2. Padrões de relacionamento entre os ectoparasitas e as variáveis que obtiveram maior poder de explicação nas análises de Partição de Variância. A: Identidade do hospedeiro; B: Estratificação vertical e C: Massa do hospedeiro. Os biplots são compostos por um diagrama de ordenação (PCA) da composição das comunidades de ectoparasitas agrupados por famílias/ordem presentes em cada hospedeiro.

## 4. Discussão

Nossos dados evidenciam que a organização da comunidade de ectoparasitas relacionados a pequenos mamíferos é determinada principalmente pela “identidade do hospedeiro”, sendo este fator importante para os dados de composição, riqueza e abundância quando todas as espécies de ectoparasitas foram consideradas. Isso indica que a estrutura da comunidade, no geral, mantém-se constante entre os indivíduos de uma determinada espécie de hospedeiro, mas diferem entre espécies de hospedeiros. Este padrão é consistente mesmo quando removemos a influência interativa dos demais fatores analisados. Este resultado já era esperado, visto que inúmeros estudos observaram um padrão semelhante para diferentes grupos de ectoparasitas (Krasnov *et al.* 2005, 2008, 2014; Lasreschi e Krasnov, 2007). Na área de estudo encontramos uma forte especificidade na relação ectoparasita/hospedeiro, onde praticamente cada espécie de ectoparasita possui o seu hospedeiro específico e conseqüentemente cada hospedeiro possui uma fauna parasitária particular (Sponchiado *et al.* 2015b). Este padrão é observado principalmente entre os ácaros Laelapidae, grupo dominante na comunidade. Assim, quando analisamos somente os ácaros, a importância da identidade do hospedeiro se mostrou ainda mais relevante. Este padrão também foi observado para piolhos, porém em menor proporção. Isso é atribuído principalmente ao processo de coevolução ou coadaptação de parasitas e hospedeiros, o que contribui para que uma dada espécie de ectoparasita se torne adaptada a uma ou várias características de uma espécie hospedeira em particular, em detrimento das outras espécies da comunidade (Ward, 1992; Poulin, 1998; Combes, 2001).

No entanto, uma comunidade de ectoparasitas de um determinado hospedeiro não é composta somente por espécies específicas, mas também por espécies generalistas, como por exemplo, os carrapatos (Sponchiado *et al.* 2015a,b). Por este motivo, quando consideramos este grupo de ectoparasitas isoladamente, o grau de importância deste fator foi menor, ou praticamente nulo. Mesmo assim, de maneira geral, a PCA evidencia uma clara distinção entre os grupos de ectoparasitas relacionados aos roedores, daqueles relacionados aos marsupiais. Carrapatos em geral parasitam principalmente marsupiais enquanto que piolhos e ácaros (Laelapidae e Macronyssidae) parasitam principalmente roedores. Estes resultados ressaltam ainda mais a importância do caráter evolutivo sobre a organização da comunidade de ectoparasitas.

Outra hipótese é a de que os hospedeiros de maior tamanho corporal apresentam maior riqueza e abundância de ectoparasitas em relação aos hospedeiros menores (e.g. Guégan e

Hugueny, 1994; Muñoz e Cribb, 2005; Harrison *et al.* 2010). Em parte este padrão é atribuído ao fato de que quanto maior for o hospedeiro, maior é a superfície corporal e conseqüentemente a dimensão e quantidade de nichos disponíveis (Korallo *et al.* 2007). Além disso, teoricamente hospedeiros maiores em tamanho têm necessidades energéticas mais elevadas. Neste sentido, necessitam percorrer maiores distancias na busca por recursos alimentares (McNab, 1963; Mace e Harvey, 1983). Visto que muitas espécies de ectoparasitas apresentam estágios de vida fora do hospedeiro (Bush *et al.* 2001), quanto maior a mobilidade dos hospedeiros, maiores são as chances de infestação por uma grande variedade de ectoparasitas, seja pela disponibilidade no ambiente ou pela troca com outros hospedeiros (Nunn *et al.* 2003). Embora o fator “massa do hospedeiro” quando relacionado a outros fatores mostrou-se importante na maioria dos casos, esperávamos encontrar uma relação mais forte, principalmente para a riqueza e a abundância de espécies de ectoparasitas, porém este não foi o padrão observado. Na verdade, para que estas premissas sejam válidas (de que quanto maior área de vida e tamanho corporal, mais rica e abundante é a fauna de ectoparasitas) é necessário ter uma acentuada variação intra e interespecífica no tamanho corporal dos hospedeiros e/ou uma baixa especificidade na relação parasita/hospedeiro. Nos nossos dados a variação corporal interespecífica não é tão acentuada e em geral a comunidade de ectoparasitas analisada tem uma alta especificidade, justificando assim a fraca relação da composição, riqueza e abundância de espécies de ectoparasitas com a massa dos hospedeiros.

Por sua vez, como os carrapatos apresentam baixa especificidade na relação parasita/hospedeiro, esta característica conseqüentemente aumenta a importância do fator “massa do hospedeiro” na organização da comunidade. Durante as fases iniciais de desenvolvimento, larvas e ninfas de carrapatos [estágios que frequentemente parasitam pequenos mamíferos (Saraiva *et al.* 2012; Szabó *et al.* 2013)], passam grande parte do seu tempo no ambiente. Estes artrópodes apresentam principalmente o comportamento de tocaia (Needham e Teel 1991), permanecendo sobre a vegetação à espera do seu hospedeiro potencial, onde a altura em que os carrapatos ficam na vegetação está diretamente correlacionada com a altura do seu hospedeiro preferencial (Szabó *et al.* 2009). Assim, quanto maior for o hospedeiro e/ou maior for a distância percorrida por este, maiores são as chances de acolher novos carrapatos. Corroborando estes resultados, no gráfico da PCA é possível observar que hospedeiros com maior tamanho estiveram mais relacionados, principalmente a carrapatos (Ixodidae), além de piolhos e ácaros (Macronyssidae), os quais quando comparados aos ácaros Laelapidae, também apresentam menor especificidade.

Por outro lado, observamos que a sazonalidade influencia significativamente a composição, riqueza e abundância de ectoparasitas de toda a comunidade e também de ácaros e carrapatos quando analisados separadamente (à exceção da composição para carrapatos), entretanto, todas estas relações são fracas. Pequenos mamíferos têm seus ciclos reprodutivos determinados principalmente pela oferta de recursos no ambiente, que por sua vez são determinados por variações sazonais de temperatura e precipitação (Julien-Laferrière e Atramentowicz, 1990; Bergallo e Magnusson, 1999; Mendel *et al.* 2008). Assim, a maioria das espécies de pequenos mamíferos concentra sua reprodução e nascimento de filhotes nos períodos em que há um aumento na oferta de recursos alimentares no ambiente, o que ocorre durante a estação chuvosa (Oliveira, 1998; Pinheiro *et al.* 2002). Por sua vez, alguns ectoparasitas sincronizam a sua reprodução e / ou atividade com a de seus hospedeiros (Price, 1980; Marshall, 1981; Blanco e Frías, 2001). Em outras palavras, alguns parasitas podem ter evoluído a capacidade de detectar mudanças nas populações de hospedeiros para aumentar as suas taxas de reprodução. Consequentemente, isso aumenta as chances de dispersão durante os períodos em que os hospedeiros estariam mais gregários ou em maiores densidades populacionais, seja durante a cópula (transmissão horizontal) ou durante o nascimento e cuidado parental de filhotes (transmissão vertical) (Clayton e Tompkins, 1994). Por outro lado, determinadas condições climáticas podem favorecer a reprodução e o desenvolvimento de alguns grupos de ectoparasitas. Por exemplo, algumas espécies de carrapatos podem sincronizar o período de incubação dos ovos com os meses de primavera e verão (estação chuvosa), quando as temperaturas mais elevadas e a maior umidade diminuem o período de incubação e aumentam a eclodibilidade dos ovos (Labruna *et al.* 2009). Dessa forma, variações sazonais podem causar um aumento ou a diminuição das taxas reprodutivas das espécies de ectoparasitas. Mesmo que não seja válido para todas as espécies ou grupos taxonômicos, essas mudanças tem um efeito significativo que interfere no padrão geral da estrutura da comunidade, embora de maneira fraca.

Inúmeros estudos citam a importância do ambiente e do espaço na estruturação das comunidades de ectoparasitas (e.g. Krasnov *et al.* 2005, 2006; Vinarski *et al.* 2007; Lareschi e Krasnov, 2010). No entanto, a maioria deles avalia a distribuição das espécies ao longo de uma gradiente horizontal e/ou que abrange uma grande escala geográfica. Visto que os fragmentos amostrados são relativamente homogêneos quanto à estrutura da vegetação, encontram-se próximos geograficamente e a fauna de pequenos mamíferos é muito semelhante, optamos por verificar se a estratificação vertical das espécies de hospedeiro tem influencia sobre as comunidades de parasitas. Entretanto este fator parece causar pouca

influência sobre a estrutura da comunidade de ectoparasitas. Independentemente do local onde cada espécie de hospedeiro foi capturada (se no solo ou no sub-bosque), a fauna parasitária manteve-se constante. Embora a análise de PCA indique que carrapatos Argasidae foram capturados principalmente em indivíduos que utilizavam o sub-bosque e os carrapatos Ixodidae, piolhos e ácaros Macronyssidae foram capturados principalmente em indivíduos que utilizavam o solo, ainda assim eles tenderam a ser mais específicos de marsupiais e roedores, respectivamente, justificando a maior interação entre taxonomia e estrato vertical nas análises. Apenas para exemplificar, os marsupiais *Gracilinanus agilis*, *Didelphis albiventris* e *Thylamys macrurus* e o roedor *Rhipidomys macrurus* ocupam nichos espaciais similares, isto é, utilizam de forma semelhante o sub-bosque e ocupam os mesmos tipos de abrigos (ocos de árvores) (Vieira e Camargo, 2012). Porém, enquanto que as três espécies de marsupiais foram frequentemente parasitadas por Argasidae, apenas três indivíduos da espécie de roedor estavam parasitadas por esta família de carrapatos. Isto mostra que apesar de coexistirem, outro fator que não a estratificação vertical (ou seja, a identidade do hospedeiro, como um exemplo) está contribuindo para que marsupiais, mesmo ocupando nicho semelhante ao de roedores, tenham assembleias de ectoparasitas majoritariamente diferentes desses últimos.

A exemplo do fator estratificação vertical, o sexo dos hospedeiros parece pouco interferir na estruturação da comunidade de ectoparasitas. Na verdade, esta variável foi incluída apenas para as análises da comunidade de piolhos. No entanto, nenhuma relação significativa foi observada, quando o fator foi analisado separadamente para esse grupo. Incluímos esta variável nas análises, uma vez que diversos estudos sugerem que machos de pequenos mamíferos tendem a apresentar maiores índices de infestação do que fêmeas (e.g. Khokhlova et al. 2011, Krasnov et al. 2011, Kiffner et al. 2014, Kowalski et al. 2015). Isto é atribuído ao fato de que os machos geralmente apresentam maiores áreas de vida e maiores frequências de deslocamento e de contato com outros indivíduos (Moore e Wilson, 2002; Cáceres, 2003), o que aumentaria as chances deles serem parasitados mais intensamente por ectoparasitos em relação às fêmeas. Além disso, alguns hormônios andrógenos, principalmente a testosterona, causam imunossupressão, o que aumentaria a suscetibilidade ao parasitismo (e.g. Folstad e Karter, 1992; Roberts et al. 2004). Embora possa ser válido para algumas espécies de hospedeiros, nossos resultados indicam que este não é um padrão geral que se aplica a todas as espécies, o que também já é apontado em alguns estudos prévios (eg. Schalk e Forbes, 1997; Kiffner et al. 2013).

Em resumo, nossos resultados mostram que a identidade do hospedeiro tem papel preponderante na organização da comunidade de ectoparasitas de pequenos mamíferos do Cerrado. Quando analisados separadamente, cada ordem de ectoparasitas respondeu de forma distinta às variáveis analisadas. Os ácaros foram os que mais contribuíram para o padrão geral, uma vez que estes dominam a comunidade em termos de riqueza de espécies. Por este mesmo motivo também apresentaram a identidade do hospedeiro como principal responsável pela organização da sua estrutura de comunidade. A massa corporal dos hospedeiros tem um papel determinante sobre a riqueza e abundância de espécies de carrapatos. A composição, a riqueza e a abundância de piolhos também são influenciadas pela identidade dos hospedeiros, porém em menor proporção se comparado aos ácaros. Os fatores estratificação vertical e sazonalidade, embora significativos em alguns casos, têm pouca influência, enquanto o sexo dos hospedeiros parece não ter influência sobre a organização das comunidades na área de estudo. Entretanto, como mencionado anteriormente, é preciso considerar que os resultados obtidos neste estudo estão intimamente relacionados às características evolutivas das espécies envolvidas, bem como das características ambientais locais. Dessa forma, é possível que o grau de importância de cada um dos fatores possa variar dependendo da região e dos grupos amostrados.

## Referencias

- Alvares, C. A., Stape, J. L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J. L. M. and Sparovek, G.** (2014). Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift* **22**, 711-728.
- Bell, G. and Burt, A.** (1991). The comparative biology of parasite species diversity: intestinal helminths of freshwater fishes. *Journal of Animal Ecology* **60**, 1046-1063.
- Bergallo, H. G. and Magnusson, W. E.** (1999). Effects of climate and food availability on four rodent species in southeastern Brazil. *Journal of Mammalogy* **80**, 472-486.
- Blanco, G. and Frías, O.** (2001). Symbiotic feather mites synchronize dispersal and population growth with host sociality and migratory disposition. *Ecography* **24**, 113-120.
- Bush, A. O., Fernández, J. C., Esch, G. W. and Seed, J. R.** (2001). *Parasitism: The diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Clayton, D. H. and Tompkins, D. M.** (1994). Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proceedings of the Royal Society of London B* **256**, 211-217.

- Combes, C.** (2001). *Parasitism. The Ecology and Evolution of Intimate Interactions*. University of Chicago Press, Chicago.
- Cornwell, W. K. and Ackerly, D. D.** (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109-126.
- Cruz, L. D., Fernandes, F. R. and Linhares, A. X.** (2012). Similarities among ectoparasite fauna of sigmodontine rodents: phylogenetic and geographical influences. *Parasitology* **139**, 1749-1756.
- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L. and Morand, S.** (2003). Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* **57**, 2647-2652.
- Folstad, I. and Karter, A. J.** (1992). Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. *American Naturalist* **139**, 603-622.
- Guégan, J. F. and Hugueny, B.** (1994). A nested parasite species subset pattern in tropical fish: host as major determinant of parasite infracommunity structure. *Oecologia* **100**, 184-189.
- Harrison, A., Scantlebury, M. and Montgomery, W. I.** (2010). Body mass and sex-biased parasitism in wood mice *Apodemus sylvaticus*. *Oikos* **119**, 1099-1104.
- Julien-Laferrrière, D. and Atramentowicz, M.** (1990). Feeding and reproduction of three didelphid marsupials in two Neotropical forests (French Guiana). *Biotropica* **22**, 404-415.
- Khokhlova, I. S., Serobyana, V., Degen, A. A., and Krasnov, B. R.** (2011). Discrimination of host sex by a haematophagous ectoparasite. *Animal Behavior* **81**, 275-281.
- Kiffner, C., Stanko, M., Morand, S., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., Laudisoit, A., Leirs, H., Hawlena, H. and Krasnov, B. R.** (2013). Sex-biased parasitism is not universal: evidence from rodent–flea associations from three biomes. *Oecologia* **173**, 1009-1022.
- Kiffner, C., Stanko, M., Morand, S., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I., Laudisoit, A., Leirs, H., Hawlena, H., and Krasnov, B. R.** (2014). Variable effects of host characteristics on species richness of flea infracommunities in rodents from three continents. *Parasitology Research* **113**, 2777-1788.
- Klein, S. L.** (2004). Hormonal and immunological mechanisms mediating sex differences in parasite infection. *Parasite Immunology* **26**, 247-264.
- Korallo, N. P., Vinarski, M. V., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D. and Poulin, R.** (2007). Are there general rules governing parasite diversity? Small mammalian hosts and gamasid mite assemblages. *Diversity and Distributions* **13**, 353-360.
- Kowalski, K., Bogdziewicz, M., Eichert, U., and Rychlik, L.** (2015). Sex differences in flea infections among rodent hosts: is there a male bias? *Parasitology Research* **114**, 337-341.



- Krasnov, B. R., Korallo-Vinarskaya, N. P., Vinarski, M. V., Shenbrot, G. I., Mouillot, D. and Poulin, R.** (2008). Searching for general patterns in parasite ecology: host identity vs. environmental influence on gamasid mite assemblages in small mammals. *Parasitology* **135**, 229-242.
- Krasnov, B. R., Mouillot, D., Khokhlova, I. S., Shenbrot, G. I. and Poulin, R.** (2012). Compositional and phylogenetic dissimilarity of host communities drives dissimilarity of ectoparasite assemblages: geographical variation and scale-dependence. *Parasitology* **139**, 338-347.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Medvedev, S. and Vatschenok, V.** (1998). Habitat Dependence of a Parasite-host relationship: flea (Siphonaptera) assemblages in two gerbil species of the Negev Desert. *Journal of Medical Entomology* **35**, 303-313.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Khokhlova, I. S., Stanko, M., Morand, S. and Mouillot, D.** (2014). Assembly rules of ectoparasite communities across scales: combining patterns of abiotic factors, host composition, geographic space, phylogeny and traits. *Ecography* **37**, 001-014.
- Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I., Mouillot, D., Khokhlova, I. S. and Poulin, R.** (2005). Spatial variation in species diversity and composition of flea assemblages in small mammalian hosts: geographic distance or faunal similarity? *Journal of Biogeography* **32**, 633-644.
- Krasnov, B. R., Stanko, M., Matthee, S., Laudisoit, A., Leirs, H., Khokhlova, I. S., Korallo-Vinarskaya, N. P., Vinarski, M. V. and Morand, S.** (2011). Male hosts drive infracommunity structure of ectoparasites. *Oecologia* **166**, 1099-1110.
- Krasnov, B. R., Stanko, M., Miklisova, D. and Morand, S.** (2006). Habitat variation in species composition of flea assemblages on small mammals in central Europe. *Ecological Research* **21**, 460-469.
- Labruna, M. B., Terassini, F. A. and Camargo, L. M. A.** (2009). Notes on population dynamics of *Amblyomma* ticks (Acari: Ixodidae) in Brazil. *Journal of Parasitology* **95**, 1016-1018.
- Lareschi, M. and 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.
- Linardi, P. M. and Krasnov, B. R.** (2013). Patterns of diversity and abundance of fleas and mites in the Neotropics: host-related, parasite-related and environment-related factors. *Medical and Veterinary Entomology* **27**, 49-58.
- Mace, G. M. and Harvey, P. H.** (1983). Energetic constraints on home-range size. *American Naturalist* **121**, 120-132.
- Marshall, A. G.** (1981). *The Ecology of Ectoparasite Insects*. Academic Press, London

- May, R. M. and Anderson, R. M.** (1990). Parasite-host coevolution. *Parasitology* **100**, S89-S101.
- McNab, B. K.** (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* **97**, 133-140.
- Mendel, S. M., Vieira, M. V. and Cerqueira, R.** (2008). Precipitation, litterfall, and the dynamics of density and biomass in the black-eared opossum, *Didelphis aurita*. *Journal of Mammalogy* **89**, 159-167.
- Moore, S. L. and Wilson, K.** (2002). Parasites as viability cost of sexual selection in natural population of mammals. *Science* **297**, 2015-2018.
- Morand, S. and Poulin, R.** (1998). Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology* **12**, 717-727.
- Muñoz, G. and Cribb, T. H.** (2005). Infracommunity structure of parasites of *Hemigymnus melapterus* (Pisces: Labridae) from Lizard Island, Australia: the importance of habitat and parasite body size. *Journal of Parasitology* **91**, 38-44.
- Needham, G. R. and Teel, P. D.** (1991). Off-host physiological ecology of ixodid ticks. *Annual Review of Entomology* **36**, 659-681.
- Nunn, C. L., Altizer, S., Jones, K. E. and Sechrest, W.** (2003). Comparative tests of parasites species richness in primates. *American Naturalist* **162**, 597-614.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H. and Wagner, H.** (2011). *Vegan: community Ecology Package*. R Package 2.0., 3.
- Oliveira, P. E.** (1998). Phenology and reproductive biology of Cerrado species. In *Cerrado: Environment and Flora* (eds. Sano, S. M. and Almeida, S. P.), pp 169-194. EMBRAPA, Planaltina, Brazil.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D. and Bandeira, M. P. S.** (2002). Seasonal pattern of insect abundance in the Brazilian Cerrado. *Austral Ecology* **27**, 132-136.
- Poulin, R.** (1995). Ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* **65**, 283-302.
- Poulin, R.** (1998). *Evolutionary ecology of parasites. From individuals to communities*. Chapman and Hall, London.
- Poulin, R.** (2003). The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *Journal of Biogeography* **30**, 1609-1615.
- Poulin, R. and Valtonen, E. T.** (2002). The predictability of helminth community structure in space: a comparison of fish populations from adjacent lakes. *International Journal for Parasitology* **30**, 1235-1243.

- Price, P.** (1980). *Evolutionary biology of parasites*. Princeton University Press. Princeton.
- Raia, P., Carotenuto, F., Meloro, C., Piras, P. and Pushkina, D.** (2010). The shape of contention: Adaptation, history, and contingency in ungulate mandibles. *Evolution* **64**, 1489-1503.
- R Development Core Team.** (2012). *R: A language and environment for statistical computing*. Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available at: <http://www.R-project.org>
- Ricklefs, R. E. and Schluter, D.** (1993). *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Roberts, M. L., Buchanan, K. L. and Evans, M. R.** (2004). Testing the immunocompetence handicap hypothesis: a review of the evidence. *Animal Behavior* **68**, 227-239.
- Saraiva, D. G., Fournier, G. F. S. R., Martins, T. F., Leal, K. P. G., Vieira, F. N., Câmara, E. M. V. C., Costa, C. G., Onofrio, V. C., Barros-Battesti, D. M., Guglielmone, A. A. and Labruna, M. B.** (2012). Ticks (Acari: Ixodidae) associated with small terrestrial mammals in the state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *Experimental and Applied Acarology* **58**, 159-166.
- Schalk, G. and Forbes, M. R.** (1997). Male biases in parasitism of mammals: effects of study type, host age, and parasite taxon. *Oikos* **78**, 67-74.
- Sikes, R. S., Gannon, W. L. and The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists – ASM.** (2011). Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *Journal of Mammalogy* **92**, 235-253.
- Sponchiado, J., Melo, G. L., Martins, T. F., Krawczak, F. S., Labruna, M. B. and Cáceres, N. C.** (2015a). Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Experimental and Applied Acarology* **65**, 389-401.
- Sponchiado, J., Melo, G. L., Landulfo, G. A., Jacinavicius, F. C., Barros-Battesti, D. M. and Cáceres, N. C.** (2015b). Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Experimental and Applied Acarology*, no prelo.
- Szabó, M. P., Labruna, M. B., Garcia, M. V., Pinter, A., Castagnolli, K. C., Pacheco, R. C., Castro, M. B., Veronez, V. A., Magalhães, G. M., Vogliotti, A. and Duarte, J. M.** (2009). Ecological aspects of the free-living ticks (Acari: Ixodidae) on animal trails within Atlantic rainforest in south-eastern Brazil. *Annals of Tropical Medicine and Parasitology* **103**, 57-72.
- Szabó, M. P., Nieri-Bastos, F. A., Spolidorio, M. G., Martins, T. F., Barbieri, A. M., Labruna, M. B.** (2013). In vitro isolation from *Amblyomma ovale* (Acari: Ixodidae) and

ecological aspects of the Atlantic rainforest *Rickettsia*, the causative agent of a novel spotted fever rickettsiosis in Brazil. *Parasitology* **140**, 719-728.

**Vieira, E. M. and Camargo, N. F.** (2012). Uso do espaço vertical por marsupiais brasileiros. In *Marsupiais do Brasil: biologia, ecologia e conservação 2ed* (ed. Cáceres, N. C.), pp 347-363. UFMS, Campo Grande, Brazil.

**Vinarski, M. V., Korralo, N. P., Krasnov, B. R., Shenbrot, G. I. and Poulin, R.** (2007). Decay of similarity of gamasid mite assemblages parasitic on Palaeartic small mammals: geographic distance, host-species composition or environment. *Journal of Biogeography* **34**, 1691-1700.

**Ward, S. A.** (1992). Assessing functional explanations of host specificity. *American Naturalist* **139**, 883-891.

**Zuk, M. and McKean, K. A.** (1996). Sex differences in parasite infections: patterns and processes. *International Journal for Parasitology*, **26**, 1009-1024.

## Apêndices

Apêndice 1. Espécies de ectoparasitas coletados sobre pequenos mamíferos de fragmentos de Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil. Entre parênteses, ao lado das espécies de ectoparasitas, encontra-se o número de hospedeiros parasitados.

Hospedeiro (parasitado / não parasitado)	Mesostigmata		Ixodida		Phthiraptera					Siphonaptera
	Laelapidae	Macronyssidae	Ixodidae	Argasidae	Gyropidae	Trimenoponidae	Hoplopleuridae	Polyplacidae	Haematopinidae	Rhophanopsyllidae
<b>Didelphidae</b>										
<i>Didelphis albiventris</i> (108/20)	-	<i>Ornithonyssus</i> sp. (1)	<i>Amblyomma coelebs</i> (57) <i>A. dubitatum</i> (1) <i>A. parkeri</i> (1) <i>A. parvum</i> (2) <i>A. ovale</i> (3) <i>A. sculptum</i> (38) <i>Amblyomma</i> sp. (70)	<i>Ornithodoros mimon</i> (48)	-	-	-	-	-	-
<i>Gracilinanus agilis</i> (70/329)	-	<i>O. brasiliensis</i> (1) <i>Ornithonissus</i> sp. (5)	<i>Amblyomma</i> sp. (9)	<i>O. mimon</i> (58)	-	-	-	-	-	-
<i>Monodelphis domestica</i> (5/3)	<i>Androlaelaps</i> sp.1 (5)	-	<i>Ixodes amarale</i> (1)	-	-	<i>Cummingsia peramydis</i> (1)	-	-	-	-
<i>Thylamys macrurus</i> (45/80)	-	<i>O. wernecki</i> (1)	<i>Amblyomma</i> sp. (5)	<i>O. mimon</i> (35)	-	-	-	-	-	-



---

<i>Oligoryzomys nigripes</i> (2/0)	<i>G. wolffsohni</i> (1) <i>L. paulistanensis</i> (1)	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Rhipidomys macrurus</i> (156/19)	<i>A. fahrenheiti</i> (11) <i>L. fonsecai</i> (142) <i>L. thori</i> (59) <i>Mysolaelaps heteronychus</i> (117)	-	<i>A. coelebs</i> (1) <i>A. sculptum</i> (1) <i>Amblyomma</i> sp. (7)	<i>O. mimon</i> (3)	-	-	<i>H. angulata</i> (23)	-	-
<b>Echimyidae</b>									
<i>Thrichomys fosteri</i> (86/1)	<i>A. projecta</i> (1) <i>Tur lativentralis</i> (85)	<i>O. matogrosso</i> (40) <i>O. pereirai</i> (9) <i>Ornithonissus</i> sp. (2)	<i>A. coelebs</i> (3) <i>A. dubitatum</i> (1) <i>A. ovale</i> (5) <i>A. sculptum</i> (2) <i>Amblyomma</i> sp. (16)	-	<i>Gyropus lenti</i> (71)	-	-	<i>Ctenophthirus cercomydis</i> (21)	-

---

Apêndice 2. Análise de Regressão entre composição, riqueza e abundância da comunidade de ectoparasitas com os fatores estruturadores analisados. Em negrito as quatro variáveis que apresentaram maior valor de  $R^2$  e foram utilizadas nas análises de Partição de Variância. E1 e E2: Dois primeiros eixos da PCoA.

Ectoparasitas	Identidade		Massa		Estratificação		Sexo		Sazonalidade	
	$R^2$	P	$R^2$	P	$R^2$	P	$R^2$	P	$R^2$	P
Comunidade	<b>E1:0.460</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.271</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.088</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	E1:0.000	E1:0.392	<b>E1:0.004</b>	<b>E1:0.029</b>
Composição	<b>E2:0.541</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.001</b>	<b>E2:0.631</b>	<b>E2:0.026</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	E2:0.000	E2:0.418	<b>E2:0.013</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>
Comunidade Riqueza	<b>0.637</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.290</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.109</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.000	0.243	<b>0.001</b>	<b>0.211</b>
Comunidade Abundância	<b>0.624</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.343</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.182</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.001	0.596	<b>0.001</b>	<b>0.547</b>
Ácaros Composição	<b>E1:0.850</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.083</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.019</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	E1:0.001	E1:0.182	<b>E1:0.019</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>
	<b>E2:0.925</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.087</b>	<b>E2:0.334</b>	<b>E2:0.184</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	E2:0.010	E2:<0.001	<b>E2:0.000</b>	<b>E2:0.346</b>
Ácaros Riqueza	<b>0.743</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.061</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.007</b>	<b>0.003</b>	0.001	0.168	<b>0.008</b>	<b>0.002</b>
Ácaros Abundância	<b>0.807</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.105</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.065</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.001	0.152	<b>0.004</b>	<b>0.023</b>
Carrapatos Composição	<b>E1:0.285</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.139</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.078</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	E1:0.001	E1:0.176	<b>E1:0.010</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>
	<b>E2:0.161</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.109</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.065</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	E2:0.000	E2:0.451	<b>E2:0.001</b>	<b>E2:0.170</b>
Carrapatos Riqueza	<b>0.406</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.229</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.116</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.001	0.155	<b>0.013</b>	<b>&lt;0.001</b>
Carrapatos Abundância	<b>0.390</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.207</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.101</b>	<b>&lt;0.001</b>	0.002	0.072	<b>0.010</b>	<b>&lt;0.001</b>
Piolhos Composição	<b>E1:0.691</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.145</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.091</b>	<b>E1:&lt;0.001</b>	<b>E1:0.007</b>	<b>E1:0.005</b>	E1:0.001	E1:0.215
	<b>E2:0.207</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.016</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.024</b>	<b>E2:&lt;0.001</b>	<b>E2:0.003</b>	<b>E2:0.038</b>	E2:0.005	E2:0.010
Piolhos Riqueza	<b>0.583</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.120</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.077</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.004</b>	<b>0.019</b>	0.002	0.089
Piolhos Abundância	<b>0.558</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.110</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.080</b>	<b>&lt;0.001</b>	<b>0.006</b>	<b>0.006</b>	0.000	0.272



Apêndice 3. Resultados das Análises de Partição de variância para cada grupo de ectoparasitas (ácaros, carrapatos e piolhos).

Tabela. Análise de Partição de Variância da comunidade de ácaros (Mesostigmata) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, centro-oeste do Brasil. A Composição, Riqueza e Abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a identidade do hospedeiro, estratificação vertical, massa do hospedeiro e sazonalidade das capturas foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito os resultados significativos.

	Composição					Riqueza					Abundância				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Identidade	14	0.749	0.745	216.20	<0.005	14	0.746	0.743	213.25	<0.005	14	0.810	0.807	94.017	<0.005
Estratificação	1	0.049	0.048	52.896	<0.005	1	0.008	0.007	8.634	<b>0.015</b>	1	0.066	0.065	104.19	<0.005
Massa	1	0.032	0.031	33.867	<0.005	1	0.001	-0.001	0.293	0.665	1	0.009	0.008	17.452	<0.005
Sazonalidade	1	0.005	0.004	5.346	<0.005	1	0.009	0.008	9.760	<0.005	1	0.005	0.004	0.118	0.695
Identidade + Estratificação	15	0.749	0.745	201.94	<0.005	15	0.746	0.743	198.87	<0.005	15	0.810	0.807	87.700	<0.005
Identidade + Massa	15	0.749	0.745	201.74	<0.005	15	0.746	0.743	198.84	<0.005	15	0.810	0.807	87.891	<0.005
Identidade + Sazonalidade	15	0.751	0.747	203.84	<0.005	15	0.752	0.748	205.07	<0.005	15	0.816	0.814	91.145	<0.005
Estratificação + Massa	2	0.063	0.061	34.554	<0.005	2	0.010	0.008	4.977	<b>0.025</b>	2	0.068	0.066	52.721	<0.005
Estratificação + Sazonalidade	2	0.055	0.053	29.982	<0.005	2	0.017	0.015	8.666	<0.005	2	0.069	0.067	52.668	<0.005
Massa + Sazonalidade	2	0.037	0.035	19.740	<0.005	2	0.010	0.008	5.033	<b>0.010</b>	2	0.014	0.012	8.771	<0.005
Identidade + Estratificação + Massa	16	0.749	0.745	189.24	<0.005	16	0.746	0.742	186.26	<0.005	16	0.810	0.807	82.329	<0.005
Identidade + Estratificação + Sazonalidade	16	0.751	0.747	191.20	<0.005	16	0.752	0.748	192.23	<0.005	16	0.816	0.813	85.365	<0.005
Identidade + Massa + Sazonalidade	16	0.751	0.747	191.06	<0.005	16	0.752	0.748	192.23	<0.005	16	0.816	0.813	85.401	<0.005
Estratificação + Massa + Sazonalidade	3	0.069	0.066	25.363	<0.005	3	0.018	0.015	6.119	<b>0.010</b>	3	0.071	0.068	35.573	<0.005
Todas	17	0.751	0.747	179.89	<0.005	17	0.752	0.748	180.85	<0.005	17	0.816	0.813	80.298	<0.005
Somente Identidade	14		0.681	198.37	<0.005	14		0.734	214.47	<0.005	14		0.745	81.508	<0.005
Somente Estratificação	1		0.001	1.072	0.275	1		-0.001	0.457	0.510	1		-0.000	0.000	0.999
Somente Massa	1		-0.001	0.522	0.765	1		-0.001	0.468	0.505	1		-0.001	0.243	0.615
Somente Sazonalidade	1		0.002	8.376	<0.005	1		0.006	24.674	<0.005	1		0.006	21.348	<0.005

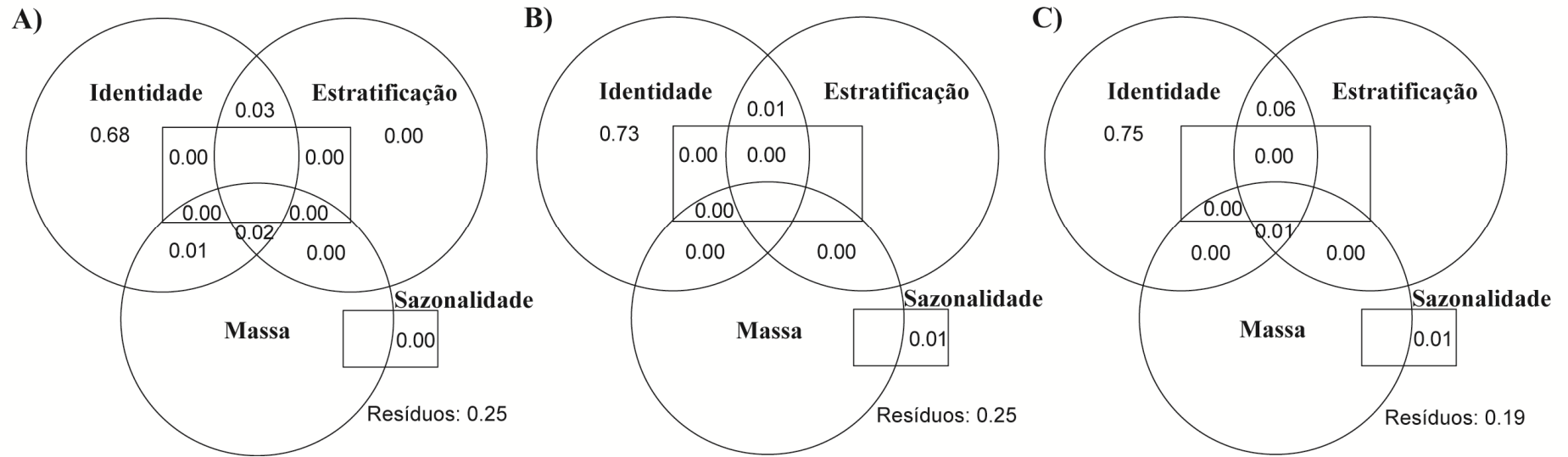


Figura. Análise de Partição de Variância para os ácaros (Mesostigmata). A: Composição; B: Riqueza e C: Abundância de espécies. Valores <0 não são mostrados.

Tabela. Análise de Partição de Variância da comunidade de carrapatos (Ixodida) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, centro-oeste do Brasil. A Composição, Riqueza e Abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a identidade do hospedeiro, estratificação vertical, massa do hospedeiro e sazonalidade das capturas foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito os resultados significativos.

	Composição					Riqueza					Abundância				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Identidade	14	0.172	0.161	15.091	<0.005	14	0.415	0.407	51.342	<0.005	14	0.398	0.390	24.494	<0.005
Estratificação	1	0.022	0.021	23.637	<0.005	1	0.117	0.116	136.35	<0.005	1	0.102	0.101	65.427	<0.005
Massa	1	0.087	0.086	97.653	<0.005	1	0.317	0.316	476.32	<0.005	1	0.332	0.331	400.55	<0.005
Sazonalidade	1	0.004	0.003	4.137	<b>0.010</b>	1	0.014	0.013	14.82	<0.005	1	0.011	0.010	60.929	<b>0.015</b>
Identidade + Estratificação	15	0.174	0.162	14.234	<0.005	15	0.421	0.413	49.229	<0.005	15	0.408	0.400	23.862	<0.005
Identidade + Massa	15	0.190	0.178	15.850	<0.005	15	0.450	0.442	55.374	<0.005	15	0.467	0.459	38.948	<0.005
Identidade + Sazonalidade	15	0.177	0.165	14.537	<0.005	15	0.441	0.432	53.251	<0.005	15	0.418	0.410	24.500	<0.005
Estratificação + Massa	2	0.089	0.088	50.407	<0.005	2	0.320	0.319	241.76	<0.005	2	0.332	0.331	201.31	<0.005
Estratificação + Sazonalidade	2	0.027	0.025	14.412	<0.005	2	0.138	0.136	81.91	<0.005	2	0.118	0.116	38.419	<0.005
Massa + Sazonalidade	2	0.091	0.089	51.182	<0.005	2	0.330	0.329	253.12	<0.005	2	0.342	0.341	206.35	<0.005
Identidade + Estratificação + Massa	16	0.190	0.177	14.883	<0.005	16	0.453	0.444	52.429	<0.005	16	0.471	0.462	36.687	<0.005
Identidade + Estratificação + Sazonalidade	16	0.178	0.165	13.732	<0.005	16	0.445	0.437	50.847	<0.005	16	0.426	0.417	23.743	<0.005
Identidade + Massa + Sazonalidade	16	0.192	0.180	15.089	<0.005	16	0.468	0.460	55.741	<0.005	16	0.478	0.469	37.147	<0.005
Estratificação + Massa + Sazonalidade	3	0.093	0.090	35.087	<0.005	3	0.335	0.333	172.22	<0.005	3	0.343	0.341	137.98	<0.005
Todas	17	0.193	0.179	14.216	<0.005	17	0.470	0.461	52.817	<0.005	17	0.480	0.472	35.086	<0.005
Somente Identidade	14		0.089	8.930	<0.005	14		0.128	18.446	<0.005	14		0.130	9.576	<0.005
Somente Estratificação	1		-0.001	0.383	0.785	1		0.001	3.681	<b>0.050</b>	1		0.002	10.699	0.225
Somente Massa	1		0.014	18.220	<0.005	1		0.025	47.222	<0.005	1		0.054	157.78	<0.005
Somente Sazonalidade	1		0.002	3.057	0.055	1		0.017	32.739	<0.005	1		0.009	60.364	<b>0.020</b>

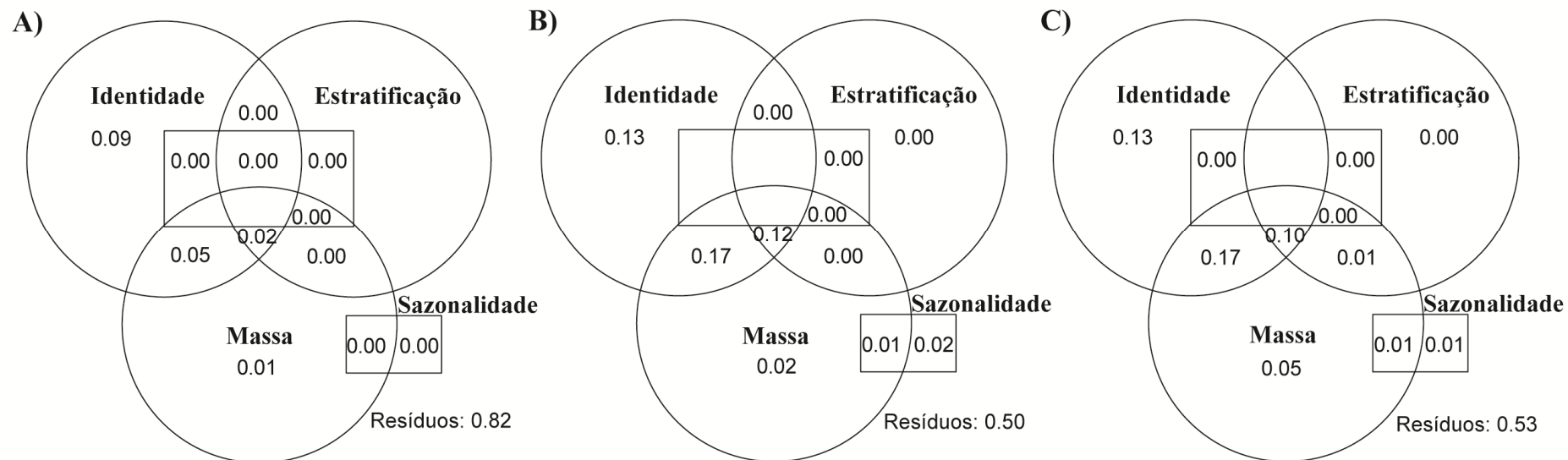


Figura. Análise de Partição de Variância para os carrapatos (Ixodida). A: Composição; B: Riqueza e C: Abundância de espécies. Valores <0 não são mostrados.

Tabela. Análise de Partição de Variância da comunidade de piolhos (Phthiraptera) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, centro-oeste do Brasil. A Composição, Riqueza e Abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a identidade do hospedeiro, estratificação vertical, massa do hospedeiro e sexo dos hospedeiros foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito os resultados significativos.

	Composição					Riqueza					Abundância				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Identidade	14	0.528	0.522	81.146	< <b>0.005</b>	14	0.589	0.583	103.72	< <b>0.005</b>	14	0.564	0.558	10.499	<b>0.020</b>
Estratificação	1	0.067	0.066	73.449	< <b>0.005</b>	1	0.078	0.077	86.43	< <b>0.005</b>	1	0.081	0.080	19.811	< <b>0.005</b>
Massa	1	0.062	0.061	67.881	< <b>0.005</b>	1	0.061	0.060	67.019	< <b>0.005</b>	1	0.055	0.055	16.82	<b>0.010</b>
Sexo	1	0.007	0.006	7.539	< <b>0.005</b>	1	0.005	0.004	5.557	<b>0.015</b>	1	0.007	0.006	4.5785	<b>0.010</b>
Identidade + Estratificação	15	0.528	0.521	75.734	< <b>0.005</b>	15	0.589	0.583	96.773	< <b>0.005</b>	15	0.564	0.557	9.8021	<b>0.015</b>
Identidade + Massa	15	0.528	0.521	75.679	< <b>0.005</b>	15	0.589	0.583	96.807	< <b>0.005</b>	15	0.565	0.559	9.79	<b>0.010</b>
Identidade + Sexo	15	0.528	0.521	75.757	< <b>0.005</b>	15	0.589	0.583	96.873	< <b>0.005</b>	15	0.564	0.557	9.8426	<b>0.025</b>
Estratificação + Massa	2	0.085	0.083	47.775	< <b>0.005</b>	2	0.092	0.090	52.062	< <b>0.005</b>	2	0.091	0.090	12.159	< <b>0.005</b>
Estratificação + Sexo	2	0.073	0.071	40.409	< <b>0.005</b>	2	0.082	0.080	45.86	< <b>0.005</b>	2	0.087	0.085	12.04	< <b>0.005</b>
Massa + Sexo	2	0.069	0.067	37.957	< <b>0.005</b>	2	0.066	0.064	36.428	< <b>0.005</b>	2	0.062	0.060	10.68	< <b>0.005</b>
Identidade + Estratificação + Massa	16	0.528	0.521	70.954	< <b>0.005</b>	16	0.589	0.583	90.76	< <b>0.005</b>	16	0.566	0.559	9.1804	<b>0.020</b>
Identidade + Estratificação + Sexo	16	0.529	0.521	71.017	< <b>0.005</b>	16	0.589	0.583	90.784	< <b>0.005</b>	16	0.564	0.557	9.2319	< <b>0.005</b>
Identidade + Massa + Sexo	16	0.528	0.521	70.974	< <b>0.005</b>	16	0.589	0.583	90.853	< <b>0.005</b>	16	0.565	0.559	9.2201	<b>0.015</b>
Estratificação + Massa + Sexo	3	0.091	0.089	34.430	< <b>0.005</b>	3	0.097	0.094	36.546	< <b>0.005</b>	3	0.097	0.095	9.5488	< <b>0.005</b>
Todas	17	0.529	0.521	66.802	< <b>0.005</b>	17	0.590	0.583	85.507	< <b>0.005</b>	17	0.566	0.559	8.6808	<b>0.020</b>
Somente Identidade	14		0.432	67.086	< <b>0.005</b>	14		0.489	86.827	< <b>0.005</b>	14		0.464	8.2912	<b>0.020</b>
Somente Estratificação	1		-0.001	0.547	0.680	1		0.000	0.576	0.460	1		0.000	0.1724	0.625
Somente Massa	1		-0.001	0.225	0.935	1		0.000	1.028	0.335	1		0.002	0.008	0.880
Somente Sexo	1		-0.001	0.702	0.645	1		0.000	1.184	0.290	1		0.000	0.727	0.445

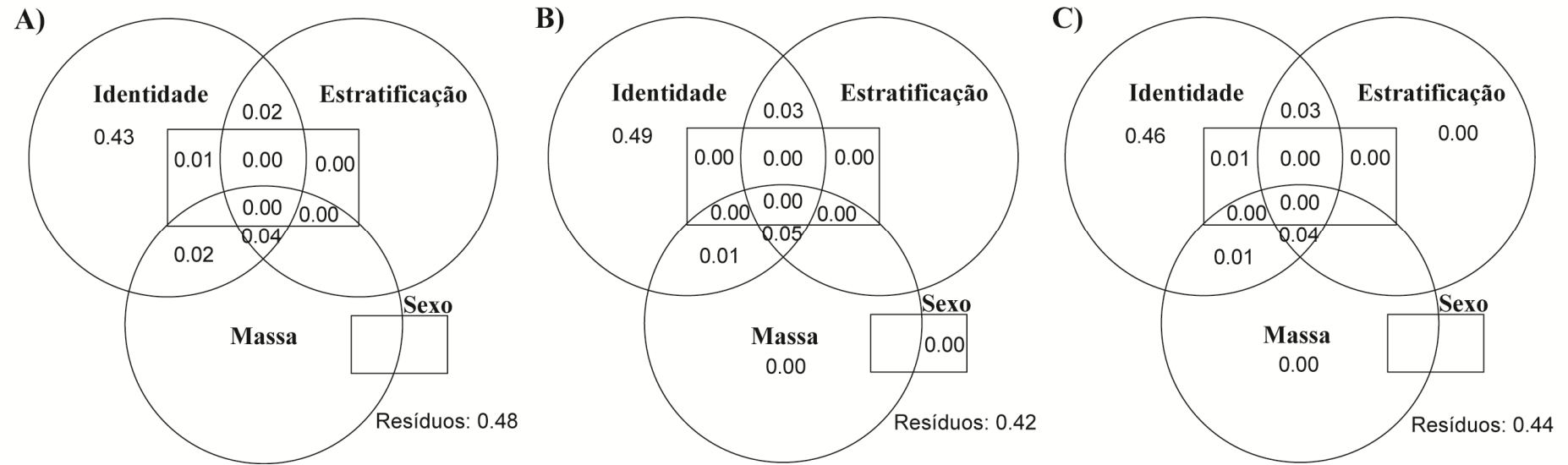


Figura. Análise de Partição de Variância para os piolhos (Phthiraptera). A: Composição; B: Riqueza e C: Abundância de espécies. Valores <0 não são mostrados.

## CAPÍTULO IV



**Efeito da paisagem e do tamanho de área sobre comunidades de ectoparasitas de pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado, oeste do Brasil**

**Efeito da paisagem e do tamanho de área sobre comunidades de ectoparasitas de pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado, oeste do Brasil<sup>2</sup>**

Jonas Sponchiado<sup>1,3\*</sup>, Geruza L. Melo<sup>2,3</sup>, Nilton C. Cáceres<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, CCNE, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

<sup>2</sup> Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, CCBS, Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, CP 549, Campo Grande, MS, 79070-900, Brazil

<sup>3</sup> Laboratório de Ecologia e Biogeografia, Departamento de Biologia, Universidade Federal de Santa Maria, Av. Roraima 1000, Camobi, Santa Maria, RS, 97110-970, Brazil

\*Author for correspondence

Phone: +55 55 33172900

E-mail: jsponchiado@yahoo.com.br

---

<sup>3</sup> Esse capítulo segue as normas da revista *Biological Conservation*.



## Resumo

A perda de habitat e a fragmentação são apontadas como as principais causas da perda da biodiversidade no mundo. Assim o objetivo deste estudo é avaliar o efeito da fragmentação sobre as comunidades de ectoparasitas associadas a pequenos mamíferos do Cerrado do Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. Para tanto, analisamos o efeito da paisagem e do tamanho de área sobre a riqueza, composição, abundância e prevalência de toda a comunidade de ectoparasitas, bem como de carrapatos, piolhos e ácaros isoladamente. Amostramos seis paisagens de 22.000 ha, sendo duas com 10%, duas com 30% e duas com 50% de vegetação natural remanescente. Em cada paisagem, amostramos de sete a nove fragmentos florestais, variando de 12.4 a 774.1 ha, totalizando 49 áreas (unidades amostrais). Utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) e partição de variância para verificar a significância das relações entre as comunidades de ectoparasitas e as preditoras ambientais (paisagem e área), além da composição ou abundância de hospedeiros e o espaço geográfico. Um total de 938 espécimes de pequenos mamíferos foi amostrado, sendo que 489 destes estavam parasitados. Quarenta espécies de ectoparasitas pertencentes às ordens Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera foram identificadas. Usando GLM, a quantidade de vegetação na paisagem foi mais importante do que o tamanho de área para explicar a variação nas comunidades de ectoparasitas. Carrapatos foram afetados positivamente pela fragmentação (para abundância), piolhos foram afetados negativamente (para riqueza, abundância e prevalência), e ácaros não foram afetados. A riqueza e abundância de carrapatos presentes no marsupial *Didelphis albiventris* aumentaram apenas com a diminuição da quantidade de vegetação na paisagem. Porém, a riqueza de ectoparasitas sobre o roedor *Thrichomys fosteri* aumentou com a quantidade de vegetação na paisagem e com o tamanho de área, enquanto a abundância de ectoparasitas nessa espécie foi relacionada positivamente apenas com a paisagem. Conclusões sobre o efeito da paisagem e do tamanho de área sobre a riqueza, a abundância e a prevalência de ectoparasitas de pequenos mamíferos não devem ser extrapoladas para toda a comunidade, uma vez que cada grupo de ectoparasita responde de maneira distinta à fragmentação. Quando se considera a composição de espécies de ectoparasitas e de espécies hospedeiras, observa-se que as comunidades de ectoparasitas são influenciadas principalmente pela composição de hospedeiros, mas também pela interação desta variável com a paisagem (principalmente), tamanho de área, e espaço (em menor escala).

**Palavras-chave:** Didelphimorphia, Rodentia, savana, ácaros, carrapatos, piolhos, perda de habitat, fragmentação florestal.

## 1. Introdução

O Cerrado é o segundo bioma brasileiro em extensão territorial (2.031.990 km<sup>2</sup>), ficando atrás apenas da Amazônia. Proporcionalmente a seu tamanho, este bioma possui uma alta diversidade de flora e fauna, sendo considerada a savana mais rica do mundo e um *hotspot* para conservação da biodiversidade devido ao alto grau de endemismo e nível de ameaça pela conversão de áreas naturais em áreas alteradas (Myers et al., 2000; Mittermeier et al., 2004). Estimativas sugerem que a perda da vegetação natural já tenha atingido mais de 50% de sua área original e que cerca de 80% de sua área se encontra sob alguma forma de uso pelo homem, o que produz consequências diretas à sua diversidade (Machado et al., 2004; Mittermeier et al., 2004; Klink e Machado, 2005).

A perda de habitat e a fragmentação são as principais causas da perda da biodiversidade no mundo (Fahrig, 2003). Neste sentido, o tamanho de área tem sido utilizado como um dos principais preditores da riqueza de espécies em ambientes fragmentados. Sendo que a relação espécie área, que remonta à teoria de biogeografia de ilhas (MacArthur e Wilson, 1967), já foi documentada para inúmeros grupos taxonômicos, tanto plantas (Piessens et al., 2004; Galanes e Thomlinson, 2009) quanto invertebrados (Bush et al., 2013; Öckinger et al., 2012) e vertebrados (Parris, 2006; Pardini et al., 2010; Uezu e Metzger, 2011). No entanto, além do tamanho de área, a quantidade de vegetação na paisagem, na qual a área está inserida, exerce forte influência sobre a diversidade de espécies presente nos remanescentes (Pardini et al., 2010; Fahrig, 2013), principalmente em paisagens mais fragmentadas. Este efeito é maior nestas paisagens, visto que abaixo de um determinado limiar de fragmentação (em torno de 30% de vegetação natural remanescente), a distância entre fragmentos pode aumentar de forma exponencial levando ao maior isolamento das populações (Andrén, 1994; Pardini et al., 2010).

Analisando o efeito do tamanho de área sobre a comunidade de pequenos mamíferos do Cerrado há uma relação positiva entre essa variável preditora e a riqueza de espécies, sendo que algumas espécies de pequenos mamíferos desapareceram de fragmentos menores (Cáceres et al., 2010). Por sua vez, considerando o efeito do tamanho de área e da cobertura de vegetação da paisagem, observou-se que espécies de pequenos mamíferos do Cerrado respondem de maneira distinta à fragmentação, sendo que a riqueza, abundância e diversidade de espécies especialistas diminuem em paisagens mais fragmentadas, enquanto que a abundância de generalistas aumenta nestas paisagens (G.L. Melo, dados não publicados). Neste mesmo estudo, o tamanho de área não teve relação com a riqueza de espécies, porém

influenciou negativamente a abundância de espécies generalistas, a qual aumentou em fragmentos menores, enquanto que a diversidade de espécies especialistas variou positivamente, aumentando em áreas maiores.

Considerando que a fragmentação afeta os pequenos mamíferos, é esperado que as comunidades de ectoparasitas associadas a estes também sejam afetadas. Neste sentido, é plausível imaginar que a estratégia de história de vida de cada espécie ou táxon de ectoparasita desempenhe um papel preponderante na forma como estes respondem aos efeitos da fragmentação (Froeschke et al., 2013). Uma vez que cada grupo de ectoparasita possui diferentes histórias de vida e o tempo que permanecem sobre os hospedeiros é diferenciado, provavelmente as respostas destes em função dos gradientes de fragmentação serão distintas. Em termos gerais, piolhos sugadores (Anoplura) são ectoparasitas permanentes e geralmente são específicos a um determinado hospedeiro (Durden and Musser, 1994), enquanto que carrapatos, em sua maioria, são generalistas e utilizam os hospedeiros temporariamente para se alimentar (Durden, 2006). Por sua vez, os ácaros Mesostigmata apresentam história de vida intermediária entre estes dois grupos, uma vez que as fêmeas geralmente ficam sobre os hospedeiros, enquanto os machos adultos e estágios imaturos geralmente permanecem nos abrigos dos seus hospedeiros (Dowling, 2006; Martins-Hatano et al., 2013), porém a grande maioria das espécies de ácaros tende a ser específico a uma determinada espécie hospedeira (Gettinger, 1987, 1992; Lareschi e Galliari, 2014; Sponchiado et al., 2015b). Devido a sua relação direta com os seus hospedeiros, ectoparasitas permanentes ou específicos responderão ao gradiente de fragmentação de acordo com os seus hospedeiros, podendo até mesmo ocorrer a co-extinção (Moir et al., 2010). Por sua vez, ectoparasitas que dependem de vários hospedeiros para completar o seu ciclo de vida também poderão sofrer as consequências da fragmentação. Se a riqueza e abundância de espécies hospedeiras diminuïrem nas paisagens mais fragmentadas, talvez a disponibilidade de espécies de hospedeiros intermediários ou definitivos não seja suficiente para manter uma população viável de uma determinada espécie de ectoparasita, como observado em ilhas (Gouy de Bellocq et al., 2002).

Além de afetar de forma direta a diversidade de ectoparasitas locais, a fragmentação pode contribuir para o surgimento e disseminação de doenças infecciosas (Allan et al., 2003; Jones et al., 2008; Patz et al., 2008). O “efeito de diluição” (Ostfeld e Keesing, 2000) prevê que em ambientes preservados há uma maior diversidade de espécies e um equilíbrio entre hospedeiros eficientes e ineficientes como reservatórios de patógenos. Assim, ocorre uma diluição nas chances de disseminação de determinado patógeno devido à presença destes hospedeiros ineficientes em áreas preservadas. Por sua vez, a fragmentação pode,

eventualmente, favorecer apenas hospedeiros eficientes, favorecendo concomitantemente a disseminação de determinado patógeno através dos seus ectoparasitas.

Em termos globais, poucos estudos têm investigado como ectoparasitas de vertebrados são influenciados pela fragmentação do habitat (e.g. Bush et al., 2013; Froeschke et al., 2013; Renwick e Lambin, 2013; van der Mescht et al., 2013). Se considerarmos apenas a Região Neotropical, este número é ainda menor (Ogrzewalska et al., 2011). Além disso, geralmente estes estudos avaliam apenas uma escala da paisagem, ou focam-se em um único grupo de ectoparasitas ou em uma única espécie hospedeira. Em virtude deste cenário e considerando a intensa fragmentação a que o bioma Cerrado está sendo submetido e sua importância para a preservação da biodiversidade, o objetivo do presente estudo é avaliar o efeito da fragmentação sobre as comunidades de ectoparasitas associadas a pequenos mamíferos de Cerrado do Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. Para tanto, iremos analisar o efeito da paisagem e do tamanho de área sobre a riqueza, composição, abundância e prevalência de toda a comunidade de ectoparasitas, bem como de carrapatos, piolhos e ácaros isoladamente. Nossa hipótese é de que em áreas maiores ou nas paisagens com maior cobertura vegetal haverá maior riqueza, abundância e prevalência de ectoparasitas associados aos pequenos mamíferos em comparação às áreas menores e/ou paisagens mais fragmentadas, uma vez que a fragmentação tende a levar à perda de espécies de hospedeiros no Cerrado (Cáceres et al., 2010; G.L. Melo, dados não publicados) e conseqüentemente de seus ectoparasitas específicos. Devido principalmente à variação na história de vida e nível de associação dos diferentes grupos de ectoparasitas, esperamos que a riqueza, abundância e prevalência de ácaros, carrapatos e piolhos variem de maneira distinta frente ao gradiente de fragmentação.

## **2. Material e Métodos**

### **2.1. Área de estudo**

Amostramos seis paisagens de 22.000 ha cada com diferentes porcentagens de cobertura vegetal natural: duas com aproximadamente 10, duas com aproximadamente 30 e duas com aproximadamente 50 % de vegetação natural remanescente no Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil (Figura 1). As paisagens estão inseridas entre as coordenadas 20°17' a 21°15'S e 54°53' a 56°31'W. Em cada paisagem amostramos de sete a nove fragmentos florestais, sendo que o tamanho variou de 12.4 ha a 774.1 ha ( $\bar{x} = 204.0 \pm 209.88$  ha). Apesar de haver predominância de fragmentos menores nas paisagens com menor porcentagem de

vegetação e fragmentos maiores nas paisagens com maior porcentagem de vegetação, amostramos a maior diversidade possível de tamanhos em cada uma das paisagens, de forma que não houvesse diferença no tamanho médio de fragmento entre paisagens (Tabela S1). A distância de cada fragmento amostrado ao fragmento mais próximo também não diferiu entre paisagens (Tabela S2). Ao todo, foram amostrados 49 fragmentos, sendo 18 nas paisagens de 10 % (nove em cada), 16 nas paisagens de 30 % (oito em cada) e 15 nas paisagens de 50 % (sete e oito fragmentos em cada).

As paisagens são semelhantes em termos de topografia, relevo e clima, porém diferem quanto à distância média entre fragmentos, que é maior nas paisagens mais fragmentadas e menor nas menos fragmentadas (Tabela S3). Na verdade este padrão é esperado uma vez que, conforme se aumenta o grau de fragmentação, conseqüentemente se aumenta o isolamento dos fragmentos remanescentes (Andrén, 1994). A matriz predominante em todas as paisagens é formada, quase que exclusivamente, por pastagens compostas por espécies exóticas (*Brachiaria* spp.), que é utilizada para a criação de gado.

A vegetação natural da região é composta principalmente por cerrado *stricto sensu*, cerradão, e mata de galeria, sendo as áreas de campo naturais raras ou inexistentes. As áreas amostradas são compostas por um mosaico de cerradão e cerrado *stricto sensu*, sendo evitadas as matas de galeria para a instalação das transecções uma vez que não estavam presentes em todos os fragmentos, além de apresentarem uma fauna particular de pequenos mamíferos (Johnson et al., 1999).

De acordo com a classificação de Köppen, a região de estudo está localizada em uma zona tropical de transição entre o clima Am (monção) e Aw (com inverno seco). A temperatura média anual varia de 22 a 24°C e a pluviosidade anual está entre 1.300 e 1.600 mm, sendo ~1000 mm distribuídos de outubro a março (estação chuvosa) e ~400 mm de abril a setembro (estação seca) (Alvares et al., 2014).

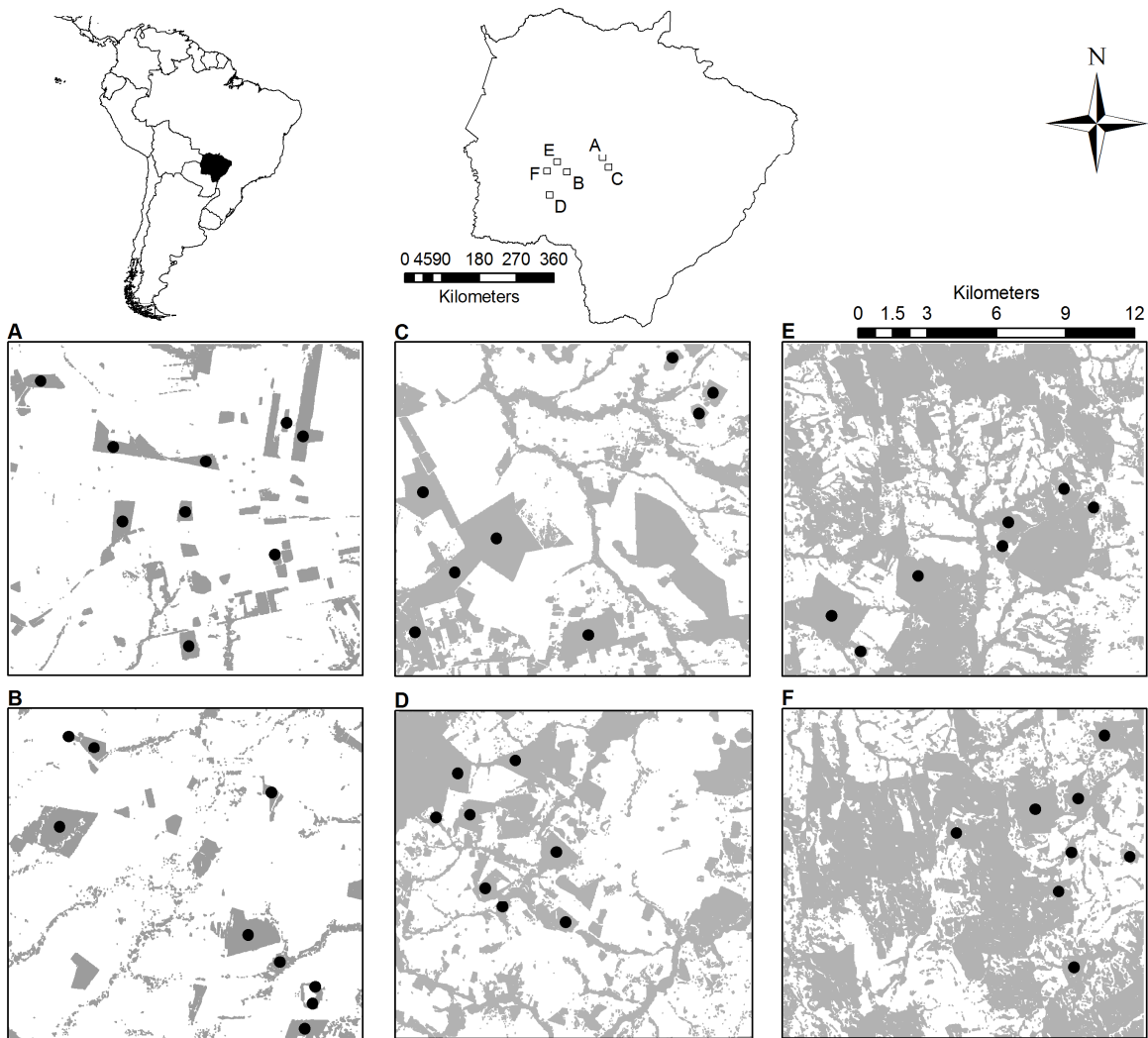


Figura 1. Localização da área de estudo na América do Sul e no estado do Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. Em destaque as paisagens com diferentes porcentagens de vegetação, sendo que a cor cinza representa as áreas de Cerrado nativo e a área branca representa a vegetação não nativa (usualmente pastagens). A e B – 10%, C e D – 30% e E e F – 50% de vegetação nativa remanescente. Os pontos representam os fragmentos amostrados em cada paisagem.

## 2.2. Análise da Paisagem

Para seleção das paisagens classificamos imagens atuais da região sul do Cerrado, onde predominam áreas de Cerradão e Cerrado *stricto sensu*, em mapas temáticos a partir de dados orbitais provenientes do sensor TM/Landsat-7. Mediante interpretação visual e classificação matricial, as áreas de vegetação natural remanescente foram vetorizadas, corrigidas e editadas em cartas temáticas. As imagens do sensor TM foram selecionadas com base em critérios sazonais, além dos efeitos de sombreamento e iluminação do sensor. Sobre as bandas 3, 4 e 5, em composição colorida, aplicamos pré-processamentos de realce de

imagem e correção geométrica. A partir das imagens classificadas, selecionamos doze paisagens igualmente distribuídas entre as diferentes porcentagens de cobertura vegetal, e sorteamos duas de cada para amostragem de pequenos mamíferos.

Nas paisagens sorteadas, selecionamos os fragmentos florestais de tal forma que abrangessem a maior variação possível quanto ao tamanho. Além do critério do tamanho de área, a amostragem foi restrita aos fragmentos aos quais obtivemos licença dos proprietários para acesso a área, já que todas as paisagens estão inseridas em propriedades privadas.

Todas as análises da paisagem foram realizadas no *software* Spring (Camara et al. 1996).

### 2.3. Coleta de dados

Cada fragmento recebeu 20 armadilhas distribuídas ao longo de dois transectos, os quais distavam pelos menos 300 m entre si e pelo menos 50 m da borda do fragmento. Em cada transecto foram instaladas 10 armadilhas alternadamente no solo (grade: 33 x 12 x 12 cm) e no sub-bosque (Sherman: 30 x 9 x 7 cm) de 1,5 a 2,5 m de altura. Realizamos quatro fases de campo de cinco ou seis noites consecutivas em cada paisagem, duas na estação chuvosa (Fevereiro / Março de 2012 e Novembro / Dezembro 2012) e duas na estação seca (Julho / Agosto 2012 e Junho / Julho de 2013). O esforço total de amostragem foi de 408 armadilhas-noite em cada fragmento e 19.992 armadilhas-noite considerando todos os fragmentos.

Os pequenos mamíferos capturados foram identificados, medidos, sexados, marcados com brincos numerados (Fish and small animal tag size 1, National Band and Tag Co., Newport, Kentucky) e liberados no mesmo ponto da captura. Quando não foi possível a identificação no campo, o indivíduo hospedeiro era eutanasiado para posterior identificação em laboratório. As técnicas de campo foram aprovadas pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) (protocolo 30808-2) e estão em conformidade com as diretrizes publicadas pela American Society of Mammalogists para o uso de mamíferos silvestres em pesquisas (Sikes et al. 2011).

Cada pequeno mamífero capturado foi colocado individualmente em um saco plástico, até a coleta dos ectoparasitas. Para evitar contaminação das amostras, os sacos plásticos e os materiais usados para remover os ectoparasitas, tais como pincéis, bandejas de plástico e pinças, foram substituídos, lavados ou cuidadosamente verificados após o uso. A pele de cada animal foi sistematicamente examinada e todos os ectoparasitas foram removidos. Os ectoparasitas de hospedeiro capturado foram armazenados em etanol absoluto em recipientes

individualmente identificados. As identificações foram feitas com base em bibliografias específicas, comparação do material com os tipos depositados na coleção de Acari do Instituto Butantan e métodos moleculares (ver Sponchiado et al. 2015a, b).

Espécimes testemunhos de ácaros e piolhos coletados no presente estudo foram depositados na coleção do Instituto Butantan, São Paulo (IBSP); espécimes testemunhos de carrapatos foram depositados na Coleção Nacional de Carrapatos (CNC) da Faculdade de Medicina Veterinária da Universidade de São Paulo; e espécimes testemunhos de pulgas foram depositados na coleção do Departamento de Parasitologia da Universidade Federal de Minas Gerais (ICB / UFMG). Espécimes testemunhos dos pequenos mamíferos coletados foram depositados na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal de Santa Maria e na Coleção de Mamíferos da Universidade Federal do Mato Grosso.

#### 2.4. Análise de dados

Primeiramente, utilizamos modelos lineares generalizados (GLM) para verificar o efeito da fragmentação, através do tamanho de área ( $\log x$ ) e da cobertura vegetal (variáveis preditoras) sobre as comunidades de ectoparasitas. Consideramos como unidade amostral cada fragmento florestal amostrado. As variáveis respostas analisadas foram: riqueza, abundância ( $\log x+1$ ) e prevalência (número de hospedeiros parasitados, dividido pelo número de hospedeiros capturados), de carrapatos, ácaros, piolhos e total. Ainda, analisamos a riqueza, abundância e prevalência de carrapatos presentes em *Didelphis albiventris* e riqueza, abundância e prevalência de todos ectoparasitas presentes em *Thrichomys fosteri*, já que somente para eles havia amostras suficientes. A análise destas duas espécies de hospedeiros isoladamente da comunidade é justificada pelo fato de serem as mais afetadas pela fragmentação na região de estudo, sendo que a primeira é positivamente relacionada, enquanto que a segunda é negativamente relacionada com a fragmentação (Cáceres et al., 2010; G.L. Melo, dados não publicados).

Como a abundância e a riqueza de espécies não podem assumir valores negativos e não têm distribuição normal quando os valores são próximos de zero, os erros dos modelos para abundância e riqueza de espécies foram ajustados utilizando uma distribuição de Poisson. Para a prevalência, utilizamos uma distribuição binomial, já que os dados são restritos a valores entre 0 e 1. Para os modelos onde a variável resposta apresentou sobredispersão, utilizamos distribuição quasipoisson ou quasibinomial (Crawley, 2007).

Como vários modelos apresentaram sobredispersão, não foi possível realizar seleção de modelos através do Critério Informação de Akaike (AIC - Burnham e Anderson, 1998).



Assim, realizamos manualmente a simplificação dos modelos, através da comparação do modelo global (quantidade de vegetação na paisagem + tamanho de área) com os modelos simplificados (quantidade de vegetação na paisagem ou tamanho de área) utilizando como critério de exclusão a variável preditora com maior valor de *p*. A cada simplificação comparamos os modelos em questão, através de teste F (para modelos com sobredispersão) ou Chi-square (modelos sem sobredispersão). Desta forma, o modelo final para cada variável resposta é o modelo que melhor explica a variação nos dados, mas obedecendo ao critério de parcimônia (Crawley, 2007).

Considerando que o espaço geográfico e a composição de espécies de hospedeiros também podem influenciar a riqueza, abundância e prevalência de ectoparasitas entre unidades amostrais, sejam atuando isoladamente ou em conjunto com as preditoras de interesse (quantidade de vegetação na paisagem e tamanho de área), realizamos uma análise de partição de variância (Desdevises et al., 2003). Esta análise computa regressões múltiplas multivariadas de um número de variáveis independentes, sobre um número de variáveis dependentes, envolvendo uma série de regressões lineares seguidas por subtrações (Raia et al. 2010). Esta análise possibilita extrair a porção da variância explicada por cada variável preditora tanto isoladamente quanto em conjunto com as outras variáveis (interação). Nesta análise, utilizamos apenas as variáveis respostas que apresentaram relação significativa com as preditoras nos modelos lineares acima citados.

Finalmente, uma análise de partição de variância foi utilizada para verificar o efeito da fragmentação, espaço geográfico e composição de hospedeiros sobre a composição de ectoparasitas, utilizando as mesmas variáveis preditoras mencionadas acima. Utilizamos a transformação de hellinger para a matriz de composição de ectoparasitas e para a matriz de composição de hospedeiros, quando estas foram utilizadas, para corrigir a assimetria entre as abundâncias das espécies (Legendre e Gallagher, 2001).

Todas as análises foram conduzidas no programa R (R Development Core Team, 2013) com o auxílio dos pacotes Vegan (Oksanen et al., 2012).

### **3. Resultados**

Capturamos um total de 938 espécimes de pequenos mamíferos pertencentes a 20 espécies, oito marsupiais e 12 roedores. Entre estes, 489 espécimes de quatro espécies de marsupiais e de 11 espécies de roedores estavam parasitados. Foram identificadas 40 espécies

de ectoparasitas pertencentes a quatro ordens (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) e 10 famílias (Laelapidae, Macronyssidae, Ixodidae, Argasidae, Hoplopleuridae, Polyplacidae, Trimenoponidae, Gyropidae, Haematopinidae e Rhopanopsyllidae), perfazendo um total de 13.713 exemplares. Dados detalhados sobre a composição de espécies e as interações ectoparasita-hospedeiro são apresentados em Sponchiado et al. (2015a, 2015b). De maneira geral é possível observar uma diferença quanto ao número de espécies de ectoparasitas e espécies de hospedeiros registrados em cada uma das paisagens, sendo que paisagens mais fragmentadas (10%) apresentaram menor riqueza que as demais, enquanto que paisagens intermediárias (30%) apresentaram maior abundância, tanto de hospedeiros como de ectoparasitas. A prevalência foi constante entre todas as paisagens (Tabela 1).

### 3.1. Modelos lineares generalizados

Nos modelos lineares, a quantidade de vegetação na paisagem foi mais importante do que o tamanho de área para explicar a relação das variáveis respostas com a fragmentação, estando presente na maioria dos modelos. No entanto, os modelos para a riqueza, a abundância e a prevalência de ectoparasitas de toda a comunidade não foram significativos. Para carrapatos, apenas a abundância é afetada pela fragmentação, sendo que a mesma aumentou com a diminuição da quantidade de vegetação na paisagem (Tabela 2, Figura 2). Os piolhos foram afetados negativamente pela fragmentação, sendo que tanto a riqueza quanto a abundância foram maiores nas paisagens com maior quantidade de vegetação (Tabela 2, Figura 2). Já a prevalência de piolhos, além de estar relacionada positivamente com a quantidade de vegetação na paisagem, também é influenciada positivamente pelo tamanho de área. Os demais modelos não apresentaram significância com as variáveis de fragmentação, incluindo aqueles para ácaros (Tabela 2).

Em relação aos carrapatos presentes em *D. albiventris*, não encontramos relação com a fragmentação apenas para a prevalência destes ectoparasitas, porém a riqueza e abundância dos mesmos aumentaram com a diminuição da quantidade de vegetação na paisagem (Tabela 2). Para *T. fosteri*, houve relação positiva tanto com a quantidade de vegetação quanto com o tamanho de área em relação à riqueza, enquanto que a abundância de ectoparasitas foi relacionada positivamente apenas com a quantidade de vegetação na paisagem (Tabela 2). Não foi possível relacionar a prevalência de *T. fosteri* com a fragmentação, uma vez que todos os indivíduos capturados apresentaram ectoparasitas.

Tabela 1. Riqueza, abundância e prevalência de ectoparasitas de pequenos mamíferos capturados em seis paisagens (22500 ha cada) de Cerrado fragmentado com diferentes proporções de cobertura florestal (10, 30 e 50% de vegetação remanescente) no Mato Grosso do Sul, centro-oeste do Brasil. As letras de A a F correspondem às paisagens apresentadas na Figura 1.

	Paisagem			Paisagem			Paisagem			Total
	A 10 %	B 10 %	Total	C 30 %	D 30 %	Total	E 50 %	F 50 %	Total	
<b>Hospedeiros</b>										
Riqueza	8	8	11	10	12	15	12	12	15	20
Abundância	122	210	332	136	254	390	99	117	216	938
<b>Parasitas</b>										
Riqueza	15	13	19	16	27	32	21	22	30	39
Carrapatos	4	4	5	4	6	7	4	3	4	8
Ácaros	8	8	11	10	16	20	14	14	20	24
Piolhos	3	1	3	2	5	5	3	5	6	7
Abundância	1174	2374	3548	1117	4766	5883	2373	1909	4282	13713
Carrapatos	697	967	1664	315	534	849	98	300	398	2911
Ácaros	450	1389	1839	725	4094	4819	1330	1496	2826	9484
Piolhos	27	18	45	77	138	215	945	113	1058	1318
Prevalência	0.377	0.609	0.524	0.478	0.547	0.523	0.434	0.581	0.514	0.521
Carrapatos	0.279	0.309	0.298	0.309	0.185	0.228	0.151	0.333	0.250	0.258
Ácaros	0.123	0.329	0.253	0.221	0.437	0.361	0.313	0.316	0.315	0.312
Piolhos	0.025	0.048	0.039	0.110	0.106	0.108	0.162	0.111	0.134	0.089

Tabela 2. Resultado dos Modelos Lineares Generalizados (GLM) mais parcimoniosos que explicam a relação de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. As variáveis predictoras (modelos) analisadas foram: quantidade de vegetação na paisagem (10, 30 e 50 % de cobertura vegetal) e tamanho de área (log x). NA = Não analisado

	Riqueza			Abundância total			Prevalência		
	Modelo	T	P	Modelo	T	P	Modelo	t	P
<i>Parasitas</i>									
Carrapatos	Paisagem	-1.632	0.109	Paisagem	-2.905	0.006	Área	-0.377	0.708
Ácaros	Paisagem	1.695	0.097	Paisagem	0.983	0.331	Paisagem	1.610	0.114
Piolhos	Paisagem	2.897	0.006	Paisagem	3.102	0.003	Paisagem	2.914	0.006
							Área	2.468	0.017
Total	Paisagem	1.431	0.159	Paisagem	0.899	0.373	Paisagem	0.812	0.421
<i>Didelphis albiventris</i>									
Carrapatos	Paisagem	-3.005	>0.001	Paisagem	-3.538	>0.001	Área	-1.307	0.200
<i>Thrichomys fosteri</i>									
Total	Paisagem	3.441	0.001	Paisagem	3.743	>0.001	NA	NA	NA
	Área	3.045	0.004						

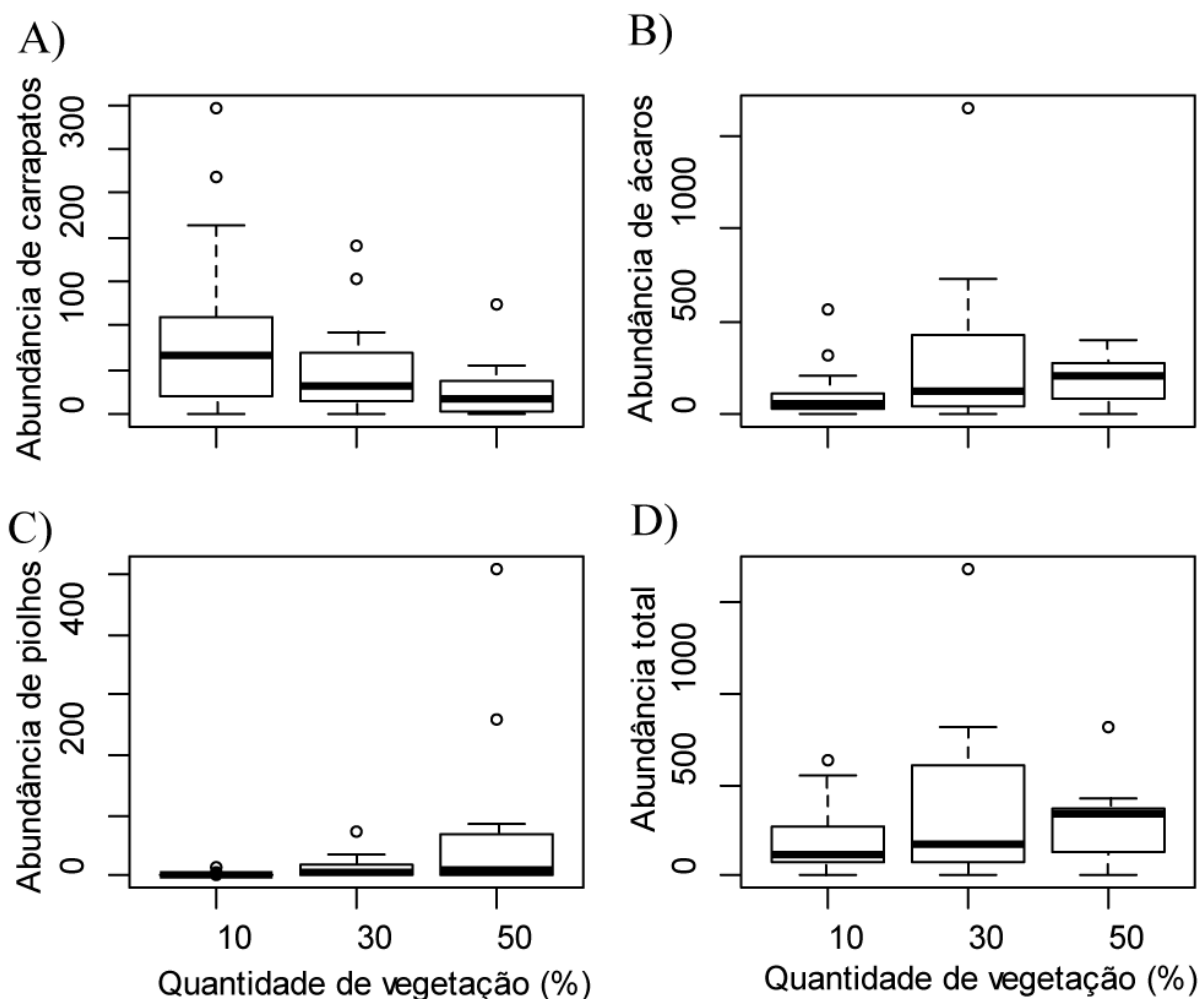


Figura 2. Abundância de A: carrapatos, B: ácaros, C: piolhos e D: total, entre as três categorias de quantidade de vegetação remanescente nas paisagens amostras de Cerrado no Mato Grosso do Sul, Brasil. A caixa de *boxplot* define o 1° e 3° quartis com a linha na mediana e a barra representa 1,5 vezes o valor dos quartis. Os círculos representam *outliers*.

### 3.2. Partição de variância

Com base na análise de partição de variância, verificamos que isoladamente os fatores tamanho de área e quantidade de vegetação na paisagem não apresentaram relação significativa com a riqueza e abundância de piolhos e a abundância de carrapatos. Apenas para a prevalência de piolhos, o tamanho de área foi significativo quando analisado isoladamente. Por outro lado, em interação com a composição de hospedeiros, a quantidade de vegetação na paisagem explicou 2% da variação da riqueza, 8% da abundância, 15% da prevalência de piolhos e 10% da variação na abundância de carrapatos (Figura 3; Tabela S4). Ainda, estes dois fatores em interação com o espaço explicaram 9% da riqueza e da

abundância de piolhos (Figura 3; Tabela S4). O tamanho de área de forma geral teve baixo efeito sobre a riqueza e abundância de ectoparasitas mesmo em interação com as demais variáveis. A exceção foi para a prevalência de piolhos, quando este em interação com a composição de hospedeiros, e estes dois em interação com a paisagem explicaram 12% e 13% da variação dos dados, respectivamente. Isoladamente, a composição de hospedeiros foi a variável que mais explicou a variação da riqueza (48%) e abundância de piolhos (42%), e a abundância de carrapatos (31%) (Figura 3; Tabela S4).

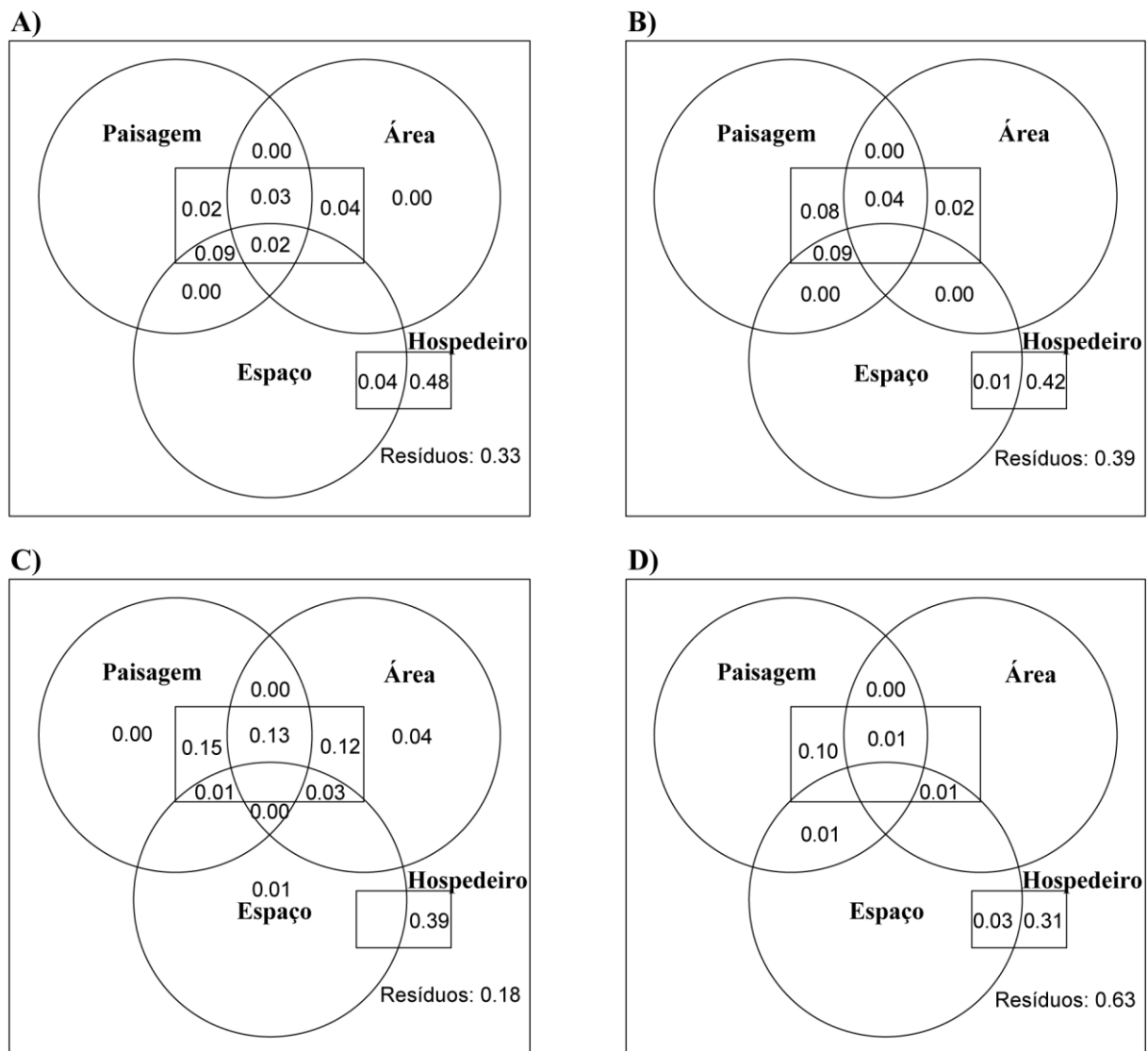


Figura 3. Análise de partição de variância para A: riqueza, B: abundância e C: prevalência de piolhos (Phthiraptera) e D: abundância de carrapatos (Ixodida) associados a pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado no Mato Grosso do Sul, Brasil. Paisagem: quantidade de vegetação remanescente na paisagem (10, 30 ou 50 % de cobertura vegetal); Área: tamanho da área; Espaço: coordenadas geográficas; Hospedeiro: Composição descrita com base na abundância de hospedeiros capturados.

Quando analisamos separadamente a riqueza e abundância de carrapatos de *D. albiventris*, encontramos padrões semelhantes aos observados acima. Porém, neste caso substituímos a variável dependente, composição de hospedeiros, pela abundância de *D. albiventris*. A interação entre a quantidade de vegetação na paisagem e a abundância do hospedeiro mostrou-se ainda mais relevante, explicando 16% da abundância e da riqueza de carrapatos. Por sua vez, a abundância de *D. albiventris* isoladamente explicou 36% da riqueza e 14% da abundância de carrapatos (Figura 4; Tabela S5).

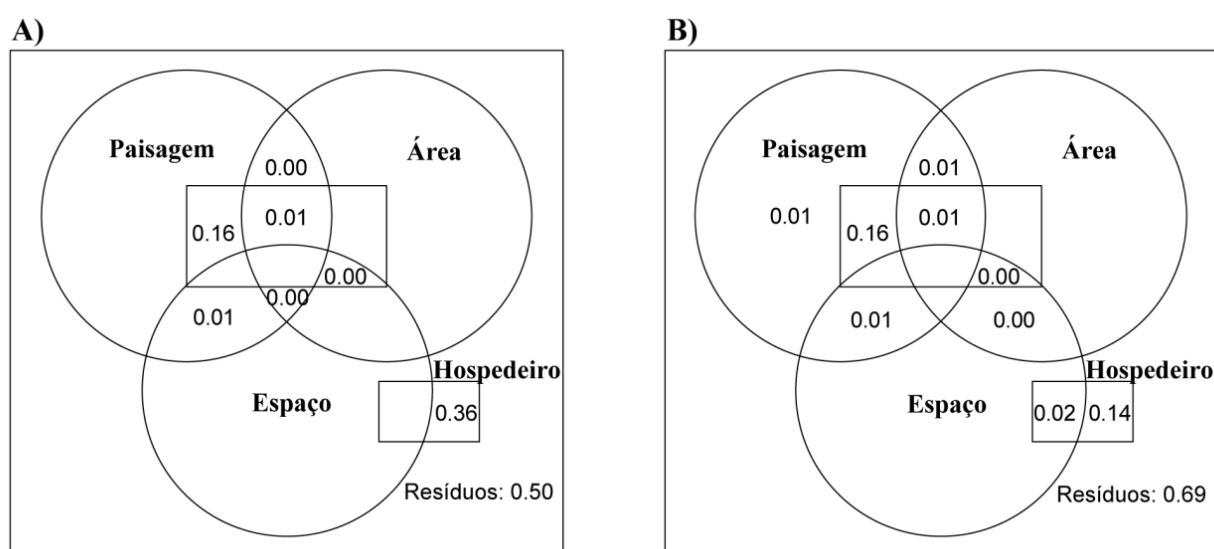


Figura 4. Análise de Partição de Variância para A: riqueza e B: abundância de carrapatos (Ixodida) associados à *Didelphis albiventris* em fragmentos de Cerrado no Mato Grosso do Sul, Brasil. Paisagem: quantidade de vegetação remanescente na paisagem (10, 30 ou 50 % de cobertura vegetal); Área: tamanho de área; Espaço: coordenadas geográficas; Hospedeiro: Abundância de *D. albiventris*.

Quando analisamos a riqueza e abundância de ectoparasitas presentes em *T. fosteri*, fica mais evidente a relevância dos fatores relacionados à fragmentação. Neste caso, tanto a quantidade de vegetação na paisagem quanto o tamanho de área apresentaram relação significativa quando analisados separadamente ou em interação com os demais fatores. Isoladamente a quantidade de vegetação na paisagem explicou 3% da riqueza e da abundância de ectoparasitas e o tamanho de área explicou 8% da riqueza e 5% da abundância de ectoparasitas. Em interação com a abundância do hospedeiro, a paisagem explicou três vezes mais as variações da riqueza e abundância de ectoparasitas do que fez o tamanho de área. A

abundância de *T. fosteri* isoladamente explicou 43% da riqueza e 47% da abundância de ectoparasitas (Figura 5; Tabela S6).

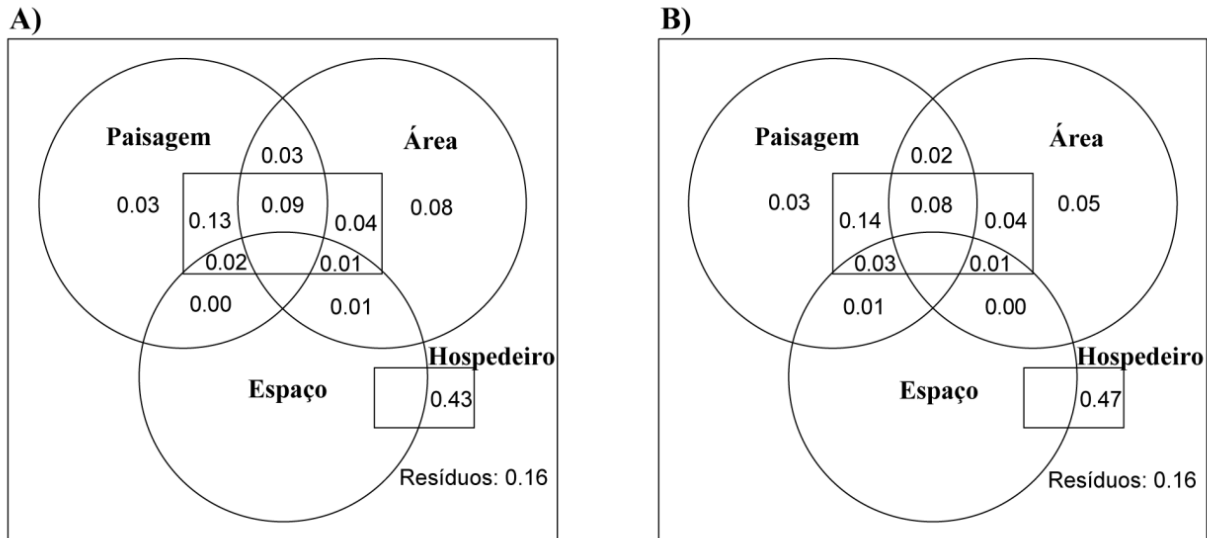


Figura 5. Análise de Partição de Variância para A: riqueza e B: abundância de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida e Phthiraptera) associados à *Thrichomys fosteri* em fragmentos de Cerrado no Mato Grosso do Sul, Brasil. Paisagem: quantidade de vegetação remanescente na paisagem (10, 30 ou 50 % de cobertura vegetal); Área: tamanho de área; Espaço: coordenadas geográficas; Hospedeiro: Abundância de *T. fosteri*.

Por fim, a análise de partição de variância para toda a comunidade de ectoparasitas evidenciou que a composição de espécies é influenciada principalmente pela composição de espécies de hospedeiros (44%), mas que as interações deste fator com a quantidade de vegetação na paisagem (11 %), com o espaço (7%), e com o tamanho de área (3%) também são relevantes (Figura 6; Tabela S7).



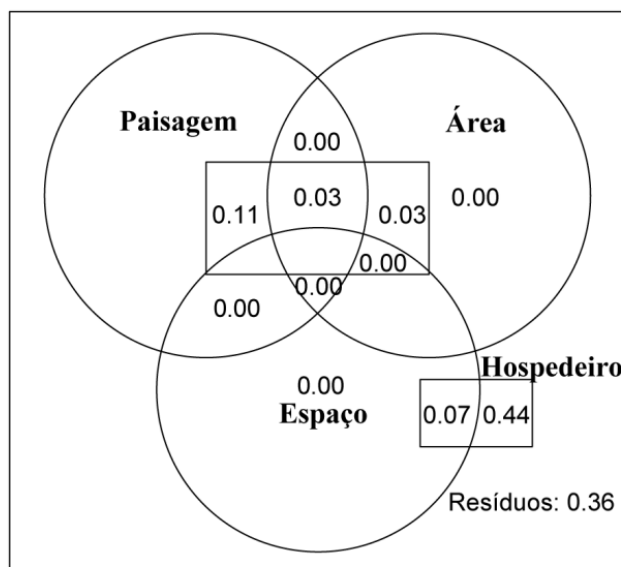


Figura 6. Análise de Partição de Variância para composição de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) (baseados em suas abundâncias) associados a pequenos mamíferos em fragmentos de Cerrado no Mato Grosso do Sul, Brasil. Paisagem: quantidade de vegetação remanescente na paisagem (10, 30 ou 50 % de cobertura vegetal); Área: tamanho de área; Espaço: coordenadas geográficas; Hospedeiro: composição descrita com base na abundância de hospedeiros capturados.

Isoladamente o fator espaço não apresentou relação significativa com nenhum dos conjuntos de dados analisados, tendo relevância, porém baixa, apenas em conjunto com as demais variáveis analisadas, particularmente em interação com a composição do hospedeiro.

#### 4. Discussão

No presente estudo, nós verificamos como a fragmentação (tamanho de área e quantidade de vegetação) atua sobre a comunidade de ectoparasitas associada a pequenos mamíferos do Cerrado brasileiro. Este é o primeiro estudo em grande escala nesse sentido e que engloba diferentes grupos de ectoparasitas. De maneira geral, os efeitos causados pela conversão de formações savânicas e campestres em paisagens antropizadas e o consequente efeito sobre a diversidade local tem sido em parte negligenciadas (Bond e Parr, 2010). Assim, o presente estudo visa preencher algumas destas lacunas.

Quando toda a comunidade de ectoparasitas foi analisada em conjunto, a riqueza, a abundância e a prevalência não são afetadas pela fragmentação, uma vez que estes padrões tendem a ser constantes entre as diferentes paisagens e/ou tamanhos de fragmento. De forma

geral, as espécies de pequenos mamíferos respondem de maneira distinta à fragmentação, uma vez que espécies generalistas aumentam a sua abundância nas paisagens mais fragmentadas enquanto que a riqueza e abundância de especialistas diminuem conforme aumenta o grau de fragmentação (Pardini et al., 2010). Analisando a riqueza e a abundância de espécies de hospedeiros capturadas nas mesmas áreas do presente estudo, G.L. Melo (dados não publicados) observou este mesmo padrão. Da mesma forma, ectoparasitas específicos de cada hospedeiro também podem estar variando de acordo com os seus hospedeiros. Assim, ao analisarmos padrões gerais da comunidade, como riqueza e abundância total, o efeito pode não ser perceptível, uma vez que a fragmentação pode estar atuando apenas sobre determinados grupos de ectoparasitas por intermédio de seus hospedeiros. Ainda, encontramos que a composição de espécies de ectoparasitas varia principalmente de acordo com a composição de espécies hospedeiras, mas que também há interação da composição de hospedeiros com a fragmentação (quantidade de vegetação na paisagem e tamanho de área) e o espaço. Este padrão reflete a alta especificidade dos ectoparasitas em relação aos hospedeiros na área de estudo (Sponchiado et al. 2015b), ou seja conforme varia a composição de espécies de hospedeiros ao longo do gradiente de fragmentação ou em relação a distância geográfica (efeito do espaço), da mesma forma haverá uma variação na composição da comunidade de ectoparasitas. Aliado a isto, quando analisamos cada grupo de ectoparasitas isoladamente, os padrões ficam mais claros, uma vez que carrapatos, piolhos e ácaros respondem de maneira distintas (por vezes oposta) à fragmentação, o que confirma nossa hipótese inicial.

A riqueza e a prevalência de carrapatos não variaram significativamente entre os fragmentos florestais ou entre as paisagens amostradas. Porém acreditamos que os resultados para a riqueza de espécies podem estar enviesados, uma vez que somente ninfas e adultos puderam ser identificados ao nível específico, enquanto que as larvas, que representam quase a metade dos registros do grupo, foram identificadas a nível de gênero e não foram consideradas nas análises. Por outro lado a quantidade de vegetação na paisagem exerce forte influência sobre a abundância de carrapatos, sendo que estes são mais abundantes nas paisagens mais fragmentadas. Este resultado fica mais evidente quando consideramos a abundância de carrapatos no marsupial *D. albiventris*. Porém este padrão está relacionado principalmente com a variação na composição de espécies hospedeiras, ou com a variação na abundância de *D. albiventris*. Em um estudo prévio nós observamos que carrapatos estão relacionados principalmente com marsupiais (J. Sponchiado, dados não publicados), que por sua vez são mais tolerantes à fragmentação (Magnus e Cáceres, 2012; Melo GL, dados não

publicados) sendo que algumas espécies, entre as quais *D. albiventris*, aumentam em abundância em áreas mais fragmentadas (G.L. Melo, dados não publicados). Por isso, há forte interação entre a composição de espécies hospedeiras (ou abundância de *D. albiventris*) e a abundância destes parasitas.

A relação da abundância dos hospedeiros com a abundância de carrapatos já foi observada em outros estudos (e.g. Deblinger et al., 1993; Ostfeld e Keesing, 2000; Randolph, 2004; Ogrzewalska et al., 2011). Esse padrão é esperado uma vez que o aumento da abundância dos hospedeiros possibilita um aumento nas chances dos carrapatos encontrarem um hospedeiro preferencial para completar o seu ciclo de vida. Conseqüentemente, isto contribui para o aumento do sucesso reprodutivo destes ectoparasitas e aumento das suas populações (Deblinger et al., 1993; Ostfeld e Keesing, 2000; Randolph, 2004). Neste sentido, há também a hipótese de que a maior abundância de carrapatos em paisagens mais fragmentadas pode estar relacionada à maior proximidade destes com os humanos e seus animais domésticos, os quais geralmente são utilizados como hospedeiros (Bush et al., 2013). Da mesma forma, há um aumento da disponibilidade de hospedeiros, mesmo que exóticos, e isso possibilitaria um maior sucesso reprodutivo dos carrapatos. No entanto, para que esta premissa seja válida, esperaríamos um maior efeito isolado da porcentagem de vegetação sobre a abundância destes ectoparasitas, o que não ocorreu. Independentemente das causas, o aumento do número de carrapatos em áreas mais fragmentadas é evidente e isso pode trazer conseqüências preocupantes, uma vez que eles transmitem uma grande variedade de patógenos que afetam os seres humanos e animais (Jongejan e Uilenberg, 2004). Um exemplo é a doença de Lyme que é transmitida por carrapatos; em estudo na América do Norte foi encontrado que tanto a densidade de carrapatos quanto a prevalência de infecção por este patógeno sobre estes ectoparasitas aumentaram significativamente em fragmentos menores (Allan et al., 2003). Nossos resultados mostram que a abundância de carrapatos, embora não tenha aumentado em fragmentos menores, aumentou significativamente nas paisagens mais fragmentadas. Visto que no Brasil os carrapatos são responsáveis pela transmissão de doenças importantes para a saúde pública, como a febre maculosa (Labruna 2009), fica evidente que mais estudos são necessários para avaliar como varia a abundância destes ectoparasitas, bem com a prevalência de patógenos nestas populações, em paisagens fragmentadas.

De maneira geral o grupo de ectoparasita mais afetado pela fragmentação foram os piolhos, uma vez que a riqueza, a abundância e a prevalência apresentaram variação ao longo do gradiente de fragmentação. Os três descritores da comunidade diminuem conforme diminui tanto a porcentagem de vegetação quanto o tamanho de área. A exemplo do que foi

observado para carrapatos, essa mudança está associada principalmente com a variação na composição de espécies hospedeiras. Analisando o efeito do tamanho de área sobre a diversidade de ectoparasitas de aves no sul da China, Bush et al. (2013) observaram que espécies de piolhos são perdidas conforme diminui o tamanho de área. Por possuírem ciclo de vida simples e direto e geralmente serem específicos a um determinado hospedeiro, os piolhos passam toda a sua vida no corpo destes e a transmissão geralmente se dá pelo contato físico entre indivíduos, seja durante a cópula, competição ou na interação com a prole (Clayton e Tompkins, 1994). Se por algum motivo as populações de hospedeiros venham a decrescer ou se tornarem isoladas, a intensidade deste tipo de interação diminui o que por sua vez causará efeito semelhante sobre as populações destes parasitas. Este parece ser o caso do presente estudo, uma vez que os piolhos são relacionados principalmente aos roedores, os quais são os mais afetados pela fragmentação (Pardini et al., 2010; Magnus e Cáceres, 2012; G.L. Melo, dados não publicados).

Na área de estudo, o roedor *T. fosteri* é o hospedeiro responsável pela maior abundância e riqueza de piolhos, além de ser a espécie de hospedeiro mais afetada pela fragmentação, uma vez que ela praticamente desaparece das paisagens mais fragmentadas e/ou dos fragmentos menores (Cáceres et al., 2010; G.L. Melo, dados não publicados). Por este motivo, quando analisamos o efeito da fragmentação sobre a riqueza e a abundância de ectoparasitas relacionados à esta espécie, além do efeito indireto da fragmentação através da abundância do hospedeiro, os ectoparasitas sofrem o efeito direto da quantidade de vegetação na paisagem e do tamanho de área, porém este é proporcionalmente mais fraco do que o efeito via hospedeiro. Em teoria, algumas espécies de ectoparasitas podem vir a se extinguir antes mesmo que os seus hospedeiros, uma vez que é necessária uma população mínima de hospedeiros para que populações de parasitas possam persistir (Bush et al., 2013). Este limiar é determinado por vários fatores, tais como as taxas e frequências de transmissão do parasita e as taxas de reprodução e mortalidade do hospedeiro e do parasita (Roberts et al., 2001). Assim, se o tamanho da população do hospedeiro cai abaixo deste limiar crítico, os parasitas devem se extinguir, mesmo que o hospedeiro persista (Lyles e Dobson, 1993). Por outro lado, como analisamos toda a fauna de ectoparasitas associados a *T. fosteri*, o efeito direto da fragmentação também pode ser resultado da variação na riqueza e abundância das espécies de ectoparasitas generalistas em relação aos hospedeiros (e.g. carrapatos). Assim estes ectoparasitas podem estar variando independentemente da variação na abundância de *T. fosteri* simplesmente em resposta ao gradiente de fragmentação ou em relação à abundância

de outros hospedeiros preferencias, neste caso os marsupiais como mencionado anteriormente.

Os ácaros foram os ectoparasitas mais diversificados registrados em nosso estudo. Com base nos resultados observamos que a fragmentação não afeta a riqueza, a abundância e a prevalência deste grupo de ectoparasitas, sendo que na maioria dos casos encontramos maiores índices nas paisagens intermediárias em cobertura vegetal (30%). A ausência de relação com a fragmentação pode estar relacionada ao fato de que, em paisagens com níveis intermediários de fragmentação, a maior heterogeneidade ambiental permita a coexistência tanto da fauna de pequenos mamíferos afetada pela fragmentação, quanto à fauna de mamíferos beneficiada pela fragmentação (hipótese do distúrbio intermediário, Connell, 1978). Conseqüentemente, isso aumentaria a riqueza de parasitas nestes locais, visto que na área de estudo há uma alta especificidade na relação parasita-hospedeiro, principalmente quando consideramos as espécies de ácaros (Sponchiado et al., 2015b). Apesar do efeito da fragmentação não ser tão evidente nos ácaros, como encontrado para carrapatos e piolhos, provavelmente algumas espécies deste grupo podem estar sendo perdidas nas paisagens em decorrência da co-extinção local (Moir et al., 2010; Colwell et al., 2012), visto que a fragmentação leva à perda de algumas espécies de hospedeiros, principalmente nas paisagens com menor cobertura florestal (G.L. Melo, dados não publicados).

Por sua vez a distância geográfica tem pouca influência sobre a comunidade de ectoparasitas. Como as paisagens amostradas são semelhantes em termos de topografia, relevo, clima, tipo de vegetação, estão relativamente próximas uma das outras (distância máxima 180 km) e estão inseridas em uma única bacia hidrográfica (bacia do rio Paraguai) é esperado que biogeograficamente a fauna de hospedeiros e de ectoparasitas seja mais semelhante entre todas elas. Assim, embora haja às vezes interação entre hospedeiros e os locais onde eles estão situados geograficamente, as diferenças na composição de espécies, tanto de hospedeiros como de ectoparasitas, é quase que independente da variação espacial.

Em resumo, observamos que conclusões sobre o efeito da paisagem e do tamanho de área sobre a riqueza, a abundância e a prevalência de ectoparasitas não podem ser extrapoladas para toda a comunidade, uma vez que cada grupo de ectoparasitas responde de maneira distinta à fragmentação. Porém, quando consideramos a composição de espécies de ectoparasitas e de espécies hospedeiras é possível observar que a comunidade de ectoparasitas é influenciada principalmente pela composição de hospedeiros, mas também pela interação desta variável com a paisagem (principalmente), tamanho de área e espaço. Carrapatos são beneficiados pela fragmentação, aumentando suas abundâncias nas paisagens mais

fragmentadas, mas esta relação é dependente da composição de hospedeiros ou, ao menos, da abundância de *D. albiventris*. Piolhos são afetados negativamente pela fragmentação, uma vez que a riqueza, a abundância e a prevalência destes ectoparasitas diminuíram nos fragmentos menores e nas paisagens mais fragmentadas, mas, a exemplo dos carrapatos, essa variação é dependente da composição de hospedeiros. Já os ectoparasitas de *T. fosteri*, além de serem afetados por meio da abundância do seu hospedeiro, apresentam uma relação direta com o tamanho de área e quantidade de vegetação na paisagem. Por fim, os ácaros não são afetados pela fragmentação. Assim, fica evidente a importância da conservação de paisagens e fragmentos de cerrado para a manutenção de espécies de ectoparasitas, uma vez que parte desta fauna vem sendo afetada negativamente pela fragmentação. Por outro lado, mas não menos importante, é a relação dos carrapatos, os quais estão sendo afetados positivamente pela fragmentação, já que estes são vetores de inúmeros patógenos e a sua maior abundância e proximidade com a população humana em paisagens muito fragmentadas coloca em risco a saúde pública. Fica evidente então que, além das espécies de hospedeiros, estratégias de conservação devem considerar os diferentes grupos de ectoparasitas, e que a quantidade de vegetação na paisagem é tão ou mais importante que o tamanho de área florestal para a manutenção e equilíbrio da biodiversidade.

## Referências

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., Gonçalves, J.L.M., Sparovek, G., 2014. Köppen's climate classification map for Brazil. Meteorol. Z. 22, 711-728.
- Andrén, H., 1994. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. Oikos 71, 355-366.
- Bond, W.J., Parr, L.P., 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. Biol. Conserv. 143, 2395-2404.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., 1998. Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York.
- Bush, S.E., Reed, M., Maher, S., 2013. Impact of forest size on parasite biodiversity: implications for conservation of hosts and parasites. Biodivers. Conserv. 22, 1391-1404.
- Cáceres, N.C., Nápoli, R.P., Casella, J., Hannibal, W., 2010. Mammals in a fragmented savannah landscape in south-western Brazil. J. Nat. Hist. 44, 491-512.

- Camara, G., Souza, R.C.M., Freitas, U.M., Garrido, J., 1996. SPRING: Integrating remote sensing and GIS by object-oriented data modelling. *Comput. Graph.* 20, 395-403.
- Clayton, D.H., Tompkins, D.M., 1994. Ectoparasite virulence is linked to mode of transmission. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 256, 211-217.
- Colwell, R.K., Dunn, R.R., Harris, N.C., 2012. Coextinction and persistence of dependent species in a changing World. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 183-203.
- Connell, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199, 1302-1310.
- Crawley, M.J., 2007. *The R book*. John Wiley & Sons Ltd., Chichester.
- Deblinger, R.D., Wilson, M.L., Rimmer, D.W., Spielman, A., 1993. Reduced abundance of immature *Ixodes dammini* (Acari: Ixodidae) following incremental removal of deer. *J. Med. Entomol.* 30, 144-150.
- Desdevises, Y., Legendre, P., Azouzi, L., Morand, S., 2003. Quantifying phylogenetically structured environmental variation. *Evolution* 57, 2647-2652.
- Dowling, A.P.G., 2006. Mesostigmatid mites as parasites of small mammals: systematics, ecology, and the evolution of parasitic associations. In: Morand, S., Krasnov, B.R., Poulin, R. (Eds.), *Micromammals and Macroparasites*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 103–117.
- Durden, L.A., 2006. Taxonomy, host associations, life cycles and vectorial importance of ticks parasitizing small mammals. In: Morand, S., Krasnov, B.R., Poulin, R. (Eds.), *Micromammals and Macroparasites*. Springer-Verlag, Berlin, pp. 103–117.
- Durden, L.A., Musser, G.G., 1994. The mammals hosts of the sucking lice (Anoplura) of the world: a host-parasite list. *Bull. Soc. Vec. Ecol.* 19, 130-168.
- Fahrig, L., 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34, 487-515.
- Fahrig, L., 2013. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J. Biogeogr.* 40, 1649-1663.
- Froeschke, G., van der Mescht, L., McGeoch, M., Matthee, S., 2013. Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. *Int. J. Parasitol.* 43, 1109-1118.
- Galanes, I.T., Thomlinson, J.R., 2009. Relationships between spatial configuration of tropical forest patches and woody plant diversity in northeastern Puerto Rico. *Plant Ecology* 201, 101-113.
- Gettinger, D., 1987. Host associations of *Gigantolaelaps* (Acari: Laelapidae) in the Cerrado Province of central Brazil. *J. Med. Entomol.* 24, 559-565.

- Gettinger, D., 1992. Host specificity of *Laelaps* (Acari: Laelapidae) in central Brazil. J. Med. Entomol. 29, 71-77.
- Goüy de Bellocq, J., Morand, S., Feliu, C., 2002. Patterns of parasite species richness of western palearctic micro-mammals: island effects. Ecography 25, 173-183.
- Johnson, M.A., Saraiva, P.M., Coelho, D., 1999. The role of gallery forests in the distribution of Cerrado mammals. Rev. Bras. Biol. 59, 421-427.
- Jones, K.E., Nikkita, G., Patel, N.G., Marc, A., Levy, M.A., Storeygard, A., Balk, D., Gittleman, J.L., Daszak, P., 2008. Global trends in emerging infectious diseases. Nature 451, 990-993.
- Jongejan, G., Uilenberg, G., 2004. The global importance of ticks. Parasitology 129, 3-14.
- Klink, C.A., Machado, R.B., 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. Conserv. Biol. 19, 707-713.
- Labruna, M.B., 2009. Ecology of *Rickettsia* in South America. Ann. N. Y. Acad. Sci. 1166, 156-166.
- Lareschi, M., Galliari, C., 2014. Multivariate discrimination among cryptic mites of the genus *Androlaelaps* (Acari: Mesostigmata: Laelapidae) parasitic of sympatric akodontine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae) in northeastern Argentina: possible evidence of host switch followed by speciation, with the description of two new species. Exp. Appl. Acarol. 64, 479-99.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129, 271-280.
- Lyles, A.M., Dobson, A.P., 1993. Infectious disease and intensive management: population dynamics, threatened hosts, and their parasites. J. Zoo. Wildl. Med. 3, 315-326.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Machado, R.B., Ramos Neto, M.B., Pereira, P.G.P., Caldas, E.F., Gonçalves, D.A., Santos, N.S., Tabor, K., Steininger, M., 2004. Estimativas de perda da área do Cerrado brasileiro. Brasília: Conservation International. Relatório técnico.
- Magnus, L.Z., Cáceres, N.C., 2012. Efeito do tamanho de área sobre a riqueza e composição de espécies de pequenos mamíferos da Floresta Atlântica. Mastozool. Neotrop. 19, 243-258.
- Martins-Hatano, F., Races, D.S., Gazeta, G.S., Serra-Freire, N.M., Gettinger, D., Bergallo, H.G., 2011. Community composition of laelapine mites (Acari: Laelapidae) associated with the nests and fur of *Cerradomys subflavus* (Wagner, 1842). J. Nat. Hist. 45, 1679-1688.



- Mittermeier, R.A., Gil, P.R., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, C.G., Lamourex, J., Fonseca, G.A.B., 2004. Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Ecoregions. CEMEX, Mexico City, Mexico.
- Moir, M.L., Vesk, P.A., Brennan, K.E.C., Keith, D.A., Hughes, L., McCarthy, M.A., 2010. Current constraints and future directions in estimating coextinction. *Conserv. Biol.* 24, 682-690.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B., Kent, J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403, 853-858.
- Ogrzewalska, M., Uezu, A., Jenkins, C.N., Labruna, M.B., 2011. Effect of forest fragmentation on tick infestations of birds and tick infection rates by *Rickettsia* in the Atlantic Forest of Brazil. *EcoHealth* 8, 320-331.
- Ockinger, E., Lindborg, R., Sjödin, N.E., Bommarco, R., 2012. Landscape matrix modifies richness of plants and insects in grassland fragments. *Ecography* 35, 259-267.
- 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 2.0., 3.
- Ostfeld, R.S., Keesing, F., 2000. Biodiversity and disease risk: the case of Lyme disease. *Conserv. Biol.* 14, 722-728.
- Pardini, R., Bueno, A.A., Gardner, T.A., Prado, P.I., Metzger, J.P., Fenton, B., 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *Plos One* 5, p. e13666.
- Parris, K.M., 2006. Urban amphibian assemblages as metacommunities. *J. Anim. Ecol.* 75, 757-764.
- Patz, J.A., Olson, S.H., Uejio, C.K., Gibbs, H.K., 2008. Disease emergence from global climate and land use change. *Med. Clin. North Am.* 92, 1473-1491.
- Piessens, K., Honnay, O., Nackaerts, K., Hermy, M., 2004. Plant species richness and composition of heathland relics in north-western Belgium: evidence for a rescue-effect? *J. Biogeogr* 31, 1683-1692.
- Randolph, S.E., 2004. Tick ecology: processes and patterns behind the epidemiological risk posed by ixodid ticks as vectors. *Parasitology* 129, 37-65.
- R Development Core Team., 2012. R: A language and environment for statistical computing. Austria: R Foundation for Statistical Computing. ISBN 3-900051-07-0. Available at: <http://www.R-project.org>
- Renwick, A.R., Lambin, X., 2013. Host-parasite interactions in a fragmented landscape. *Int. J. Parasitol.* 43, 27-35.

- Roberts MG et al (2001) Parasite community ecology and biodiversity. In: Hudson PJ, Rizzoli A, Grenfell BT, Heesterbeek H, Dobson AP (eds) The ecology of wildlife diseases. Oxford University Press, Oxford, pp 63–82
- Sikes, R.S., Gannon, W.L., The Animal Care and Use Committee of the American Society of Mammalogists – ASM., 2011. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. *J. Mammal.* 92, 235-253.
- Sponchiado, J., Melo, G.L., Martins, T.F., Krawczak, F.S., Labruna, M.B., Cáceres, N.C., 2015a. Association patterns of ticks (Acari: Ixodida: Ixodidae, Argasidae) of small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Exp. Appl. Acarol.* 65, 389-401.
- Sponchiado, J., Melo, G.L., Landulfo, G.A., Jacinavicius, F.C., Barros-Battesti, D.M., Cáceres, N.C., 2015b. Interaction of ectoparasites (Mesostigmata, Phthiraptera and Siphonaptera) with small mammals in Cerrado fragments, western Brazil. *Exp. Appl. Acarol.* *no prelo.*
- Uezu, A., Metzger, J.P., 2011. Vanishing bird species in the Atlantic Forest: relative importance of landscape configuration, forest structure and species characteristics. *Biodivers. Conserv.* 20, 3627-3643.
- van der Mescht, L., Roux, P.C.L., Matthee, S., 2013. Remnant fragments within an agricultural matrix enhance conditions for a rodent host and its fleas. *Parasitology* 140, 368-377.

## Material suplementar

Material Suplementar – Tabela S1. Comparações par a par do teste de Tukey (valor de Q acima e valores de p abaixo da diagonal principal), média e desvio padrão (DP) do tamanho de fragmentos florestais amostrados em seis paisagens com diferenças na quantidade de vegetação natural na paisagem (10, 30 e 50 % de cobertura vegetal remanescente) no Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil (ANOVA F = 1.329; p = 0.27).

	Paisagem						Fragmento	
	1-10%	2-10%	1-30%	2-30%	1-50%	2-50%	Média	DP
1-10%		1	0.317	0.999	0.824	0.872	124.95	108.18
2-10%	0.136		0.369	0.999	0.869	0.909	134.84	152.55
1-30%	2.941	2.805		0.520	0.954	0.927	338.13	290.46
2-30%	0.494	0.358	2.447		0.9512	0.972	160.75	156.29
1-50%	1.727	1.590	1.214	1.233		1	250.12	264.24
2-50%	1.579	1.442	1.362	1.085	0.148		239.38	230.27

Material Suplementar - Tabela S2. Comparações par a par do teste de Tukey (valor de Q acima e valores de p abaixo da diagonal principal), média e desvio padrão (DP) da distância (metros) de cada fragmento florestal amostrado ao outro fragmento mais próximo, em seis paisagens com diferenças na quantidade de vegetação natural na paisagem (10, 30 e 50 % de cobertura vegetal remanescente) no Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil (ANOVA F = 1.136; p = 0.35).

	Paisagem						Distância	
	1-10%	2-10%	1-30%	2-30%	1-50%	2-50%	Média	Dp
1-10%		0.996	0.6458	0.5755	0.4145	0.9739	485.11	540.24
2-10%	0.7054		0.9039	0.86	0.7245	0.9999	370.67	811.58
1-30%	2.167	1.462		1	0.9991	0.9695	133.50	144.42
2-30%	2.324	1.618	0.1564		0.9998	0.9467	108.13	146.01
1-50%	2.691	1.985	0.5235	0.3671		0.8573	48.57	26.73
2-50%	1.064	0.3585	1.103	1.26	1.627		312.50	426.13

Material Suplementar – Tabela S3. Comparações par a par do teste de Tukey (valor de Q acima e valores de p abaixo da diagonal principal), média e desvio padrão (DP) da distância média (metros) de cada fragmento florestal amostrado a todos os fragmentos na paisagem em seis paisagens com diferenças na quantidade de vegetação natural na paisagem (10, 30 e 50 % de cobertura vegetal remanescente) no Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil (ANOVA F = 5.995; p < 0.01).

	Paisagem						Distância	
	1-10%	2-10%	1-30%	2-30%	1-50%	2-50%	Média	Dp
1-10%		0.990	0.423	<b>0.007</b>	<b>0.038</b>	0.091	1729.13	975.35
2-10%	0.548		0.226	<b>0.002</b>	<b>0.014</b>	<b>0.036</b>	1857.04	742.24
1-30%	2.671	3.219		0.447	0.832	0.959	1105.72	633.09
2-30%	5.285	5.833	2.614		0.987	0.912	495.50	224.89
1-50%	4.375	4.923	1.704	0.910		0.999	707.97	402.77
2-50%	3.857	4.405	1.186	1.428	0.518		828.92	637.20

Material Suplementar – Tabela S4. Análise de Partição de Variância da riqueza, abundância e prevalência de piolhos (Phthiraptera) e abundância de carrapatos (Ixodida) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. A riqueza, abundância e prevalência foram utilizadas independentemente como variável dependente e a quantidade de vegetação natural remanescente na paisagem, tamanho de área (log x), coordenadas geográficas e composição de hospedeiros foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito resultados significativos.

	Riqueza de Piolhos					Abundância de Piolhos					Prevalência de Piolhos					Abundância de Carrapatos				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Paisagem	1	0.156	0.138	8.702	<b>&lt;0.005</b>	1	0.213	0.195	12.617	<b>&lt;0.005</b>	1	0.261	0.245	16.599	<b>&lt;0.005</b>	1	0.074	0.054	3.761	0.075
Área	1	0.076	0.057	3.887	<b>&lt;0.005</b>	1	0.060	0.040	2.979	0.105	1	0.297	0.282	19.883	<b>&lt;0.005</b>	1	0.018	-0.003	0.850	0.380
Espaço	1	0.129	0.111	6.972	<b>0.035</b>	1	0.093	0.074	4.846	<b>0.025</b>	1	0.010	-0.011	0.470	0.530	1	0.001	-0.021	0.024	0.845
Hospedeiros	19	0.813	0.690	6.625	<b>&lt;0.005</b>	19	0.786	0.646	5.607	<b>&lt;0.005</b>	19	0.874	0.791	10.585	<b>&lt;0.005</b>	19	0.643	0.410	2.755	<b>&lt;0.005</b>
Paisagem + Área	2	0.192	0.157	5.471	<b>&lt;0.005</b>	2	0.231	0.198	6.928	<b>0.015</b>	2	0.453	0.429	19.056	<b>&lt;0.005</b>	2	0.079	0.039	1.980	0.140
Paisagem + Espaço	2	0.188	0.153	5.325	<b>&lt;0.005</b>	2	0.217	0.183	6.385	<b>0.015</b>	2	0.300	0.270	9.879	<b>&lt;0.005</b>	2	0.112	0.073	2.903	<b>0.045</b>
Paisagem + Hospedeiros	20	0.813	0.679	6.084	<b>&lt;0.005</b>	20	0.789	0.639	5.245	<b>&lt;0.005</b>	20	0.875	0.787	9.847	<b>&lt;0.005</b>	20	0.644	0.390	2.537	<b>0.020</b>
Área + Espaço	2	0.214	0.180	6.255	<b>0.010</b>	2	0.159	0.123	4.357	<b>&lt;0.005</b>	2	0.312	0.282	10.430	<b>&lt;0.005</b>	2	0.018	-0.025	0.423	0.685
Área + Hospedeiros	20	0.818	0.688	6.302	<b>&lt;0.005</b>	20	0.786	0.633	5.143	<b>&lt;0.005</b>	20	0.894	0.819	11.848	<b>&lt;0.005</b>	20	0.650	0.400	2.598	<b>0.020</b>
Espaço + Hospedeiros	20	0.813	0.680	6.104	<b>&lt;0.005</b>	20	0.787	0.636	5.188	<b>&lt;0.005</b>	20	0.875	0.786	9.815	<b>&lt;0.005</b>	20	0.647	0.394	2.562	<b>0.020</b>
Paisagem + Área + Espaço	3	0.240	0.190	4.748	<b>0.010</b>	3	0.242	0.192	4.801	<b>0.025</b>	3	0.466	0.431	13.108	<b>&lt;0.005</b>	3	0.113	0.054	1.916	0.155
Paisagem + Área + Hospedeiros	21	0.819	0.679	5.827	<b>&lt;0.005</b>	21	0.789	0.626	4.821	<b>&lt;0.005</b>	21	0.894	0.812	10.885	<b>&lt;0.005</b>	21	0.652	0.382	2.413	<b>0.020</b>
Paisagem + Espaço + Hospedeiros	21	0.813	0.668	5.606	<b>&lt;0.005</b>	21	0.789	0.625	4.818	<b>&lt;0.005</b>	21	0.880	0.787	9.469	<b>&lt;0.005</b>	21	0.647	0.372	2.353	<b>0.020</b>

Área + Espaço + Hospedeiros	21	0.821	0.682	5.892	<b>&lt;0.005</b>	21	0.788	0.622	4.768	<b>&lt;0.005</b>	21	0.901	0.824	11.722	<b>&lt;0.005</b>	21	0.657	0.390	2.463	<b>0.010</b>
Todas	22	0.821	0.669	5.417	<b>&lt;0.005</b>	22	0.789	0.611	4.433	<b>&lt;0.005</b>	22	0.905	0.824	11.247	<b>&lt;0.005</b>	22	0.657	0.367	2.264	<b>0.040</b>
Somente Paisagem	1		-0.012	0.002	0.960	1		-0.011	0.238	0.640	1		0.000	1.027	0.350	1		-0.023	0.002	0.980
Somente Área	1		0.001	1.083	0.360	1		-0.014	0.021	0.870	1		0.037	6.689	<b>0.025</b>	1		-0.005	0.790	0.315
Somente Espaço	1		-0.009	0.242	0.600	1		-0.014	0.010	0.915	1		0.012	2.885	0.090	1		-0.015	0.351	0.565
Somente Hospedeiros	19		0.480	4.435	<b>&lt;0.005</b>	19		0.419	3.557	<b>&lt;0.005</b>	19		0.394	6.312	<b>&lt;0.005</b>	19		0.313	2.170	<b>0.045</b>

Material Suplementar – Tabela S5. Análise de Partição de Variância da riqueza e abundância de carrapatos (Ixodida) associados à *Didelphis albiventris* no Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. A riqueza e abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a quantidade de vegetação natural remanescente na paisagem, tamanho de área (log x), coordenadas geográficas e abundância do hospedeiro foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito resultados significativos.

	Riqueza de Carrapatos					Abundância de Carrapatos				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Paisagem	1	0.171	0.153	9.697	<b>0.010</b>	1	0.186	0.168	10.730	<b>&lt;0.005</b>
Área	1	0.012	-0.009	0.586	0.470	1	0.028	0.008	1.371	0.215
Espaço	1	0.012	-0.009	0.565	0.470	1	0.006	-0.015	0.293	0.595
Hospedeiros	1	0.513	0.502	49.487	<b>&lt;0.005</b>	1	0.310	0.295	21.114	<b>&lt;0.005</b>
Paisagem + Área	2	0.171	0.135	4.753	<b>&lt;0.005</b>	2	0.191	0.156	5.421	<b>0.010</b>
Paisagem + Espaço	2	0.187	0.152	5.300	<b>0.015</b>	2	0.216	0.182	6.339	<b>0.010</b>
Paisagem + Hospedeiros	2	0.526	0.505	25.497	<b>&lt;0.005</b>	2	0.354	0.326	12.605	<b>&lt;0.005</b>
Área + Espaço	2	0.025	-0.017	0.594	0.530	2	0.036	-0.006	0.850	0.445
Área + Hospedeiros	2	0.520	0.499	24.896	<b>&lt;0.005</b>	2	0.331	0.302	11.406	<b>&lt;0.005</b>
Espaço + Hospedeiros	2	0.537	0.511	26.110	<b>&lt;0.005</b>	2	0.320	0.290	10.828	<b>&lt;0.005</b>
Paisagem + Área + Espaço	3	0.187	0.133	3.459	<b>0.040</b>	3	0.217	0.165	4.167	<b>0.020</b>
Paisagem + Área + Hospedeiros	3	0.529	0.498	16.851	<b>&lt;0.005</b>	3	0.364	0.321	8.580	<b>0.010</b>
Paisagem + Espaço + Hospedeiros	3	0.533	0.502	17.130	<b>&lt;0.005</b>	3	0.355	0.312	8.259	<b>&lt;0.005</b>
Área + Espaço + Hospedeiros	3	0.539	0.509	17.572	<b>&lt;0.005</b>	3	0.343	0.299	7.824	<b>&lt;0.005</b>
Todas	4	0.540	0.498	12.891	<b>&lt;0.005</b>	4	0.364	0.306	6.295	<b>&lt;0.005</b>
Somente Paisagem	1		-0.011	0.009	0.960	1		0.007	1.464	0.215
Somente Área	1		-0.004	0.615	0.420	1		-0.006	0.614	0.480
Somente Espaço	1		0.000	1.005	0.255	1		-0.015	0.006	0.940
Somente Hospedeiros	1		0.364	33.657	<b>&lt;0.005</b>	1		0.141	10.139	<b>0.020</b>

Material Suplementar – Tabela S6. Análise de Partição de Variância da riqueza e abundância de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida e Phthiraptera) associados à *Thrichomys fosteri* no Cerrado do Mato Grosso do Sul, Brasil. A riqueza e abundância foram utilizadas independentemente como variável dependente e a quantidade de vegetação natural remanescente na paisagem, tamanho de área (log x), coordenadas geográficas e abundância do hospedeiro foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito resultados significativos.

	Riqueza Total					Abundância Total				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Paisagem	1	0.290	0.275	19.192	< <b>0.005</b>	1	0.303	0.288	20.400	< <b>0.005</b>
Área	1	0.248	0.233	15.546	< <b>0.005</b>	1	0.192	0.174	11.138	< <b>0.005</b>
Espaço	1	0.025	0.005	1.232	0.265	1	0.036	0.016	1.771	0.210
Hospedeiros	1	0.709	0.703	114.510	< <b>0.005</b>	1	0.745	0.740	137.610	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área	2	0.437	0.413	17.866	< <b>0.005</b>	2	0.404	0.378	15.591	< <b>0.005</b>
Paisagem + Espaço	2	0.311	0.281	10.378	<b>0.010</b>	2	0.316	0.286	10.631	< <b>0.005</b>
Paisagem + Hospedeiros	2	0.763	0.753	74.144	< <b>0.005</b>	2	0.801	0.793	92.827	< <b>0.005</b>
Área + Espaço	2	0.281	0.250	8.983	< <b>0.005</b>	2	0.235	0.202	7.061	< <b>0.005</b>
Área + Hospedeiros	2	0.816	0.808	102.220	< <b>0.005</b>	2	0.813	0.805	100.250	< <b>0.005</b>
Espaço + Hospedeiros	2	0.710	0.698	56.415	< <b>0.005</b>	2	0.750	0.739	68.875	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área + Espaço	3	0.442	0.405	11.893	< <b>0.005</b>	3	0.407	0.367	10.295	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área + Hospedeiros	3	0.849	0.839	84.266	< <b>0.005</b>	3	0.852	0.842	86.129	< <b>0.005</b>
Paisagem + Espaço + Hospedeiros	3	0.772	0.757	50.932	< <b>0.005</b>	3	0.806	0.793	62.229	< <b>0.005</b>
Área + Espaço + Hospedeiros	3	0.820	0.808	68.374	< <b>0.005</b>	3	0.820	0.808	68.571	< <b>0.005</b>
Todas	4	0.851	0.837	62.645	< <b>0.005</b>	4	0.852	0.839	63.452	< <b>0.005</b>
Somente Paisagem	1		0.029	8.999	< <b>0.005</b>	1		0.030	9.453	<b>0.010</b>
Somente Área	1		0.080	23.020	< <b>0.005</b>	1		0.046	13.843	< <b>0.005</b>
Somente Espaço	1		-0.002	0.514	0.440	1		-0.003	0.173	0.670
Somente Hospedeiros	1		0.432	120.310	< <b>0.005</b>	1		0.471	132.600	< <b>0.005</b>

Material Suplementar – Tabela S7. Análise de Partição de Variância da composição de ectoparasitas (Mesostigmata, Ixodida, Phthiraptera e Siphonaptera) associados a pequenos mamíferos do Cerrado, Mato Grosso do Sul, Brasil. A composição de ectoparasitas (baseados nas suas abundâncias) foi utilizada como variável dependente e a quantidade de vegetação natural remanescente na paisagem, tamanho de área (log x), coordenadas geográficas e composição de hospedeiros foram utilizadas como variáveis independentes. O valor de significância para F foi obtido através de 1000 permutações. Em negrito resultados significativos.

	Composição Total				
	Df	R <sup>2</sup>	Adj. R <sup>2</sup>	F	P
Paisagem	1	0.123	0.104	6.575	< <b>0.005</b>
Área	1	0.081	0.061	4.119	< <b>0.005</b>
Espaço	1	0.054	0.034	2.708	<b>0.015</b>
Hospedeiros	19	0.780	0.635	5.402	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área	2	0.175	0.139	4.863	< <b>0.005</b>
Paisagem + Espaço	2	0.211	0.177	6.161	< <b>0.005</b>
Paisagem + Hospedeiros	20	0.789	0.639	5.247	< <b>0.005</b>
Área + Espaço	2	0.136	0.099	3.626	< <b>0.005</b>
Área + Hospedeiros	20	0.792	0.643	5.331	< <b>0.005</b>
Espaço + Hospedeiros	20	0.792	0.643	5.329	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área + Espaço	3	0.258	0.208	5.209	< <b>0.005</b>
Paisagem + Área + Hospedeiros	21	0.799	0.642	5.105	< <b>0.005</b>
Paisagem + Espaço + Hospedeiros	21	0.797	0.640	5.064	< <b>0.005</b>
Área + Espaço + Hospedeiros	21	0.803	0.649	5.228	< <b>0.005</b>
Todas	22	0.807	0.645	4.958	< <b>0.005</b>
Somente Paisagem	1		-0.005	0.659	0.695
Somente Área	1		0.005	1.347	0.230
Somente Espaço	1		0.002	1.171	0.320
Somente Hospedeiros	19		0.436	3.908	< <b>0.005</b>



## CONCLUSÃO

- Como esperado, as populações da maioria das espécies de carrapatos variaram de acordo com a sazonalidade, apresentando maior prevalência, intensidade média de infestação e abundância na estação seca, provavelmente em decorrência de processos evolutivos destes ectoparasitas. Por outro lado, ao contrário do esperado, não há um padrão evidente quanto à relação da prevalência e intensidade média de infestação de carrapatos e o sexo dos hospedeiros.

- Cada espécie de hospedeiro apresenta uma fauna parasitária particular e existe uma alta especificidade dos ectoparasitas (ácaros, piolhos e pulga) com seus hospedeiros. Isso fica ainda mais evidente para ácaros, onde a maioria das espécies foi específica a uma única espécie hospedeira.

- Os ácaros foram os que mais contribuíram para o padrão geral de organização da comunidade de ectoparasitas, uma vez que estes dominam a comunidade em termos de riqueza de espécies. Por este mesmo motivo também apresentaram a identidade do hospedeiro como principal responsável pela sua organização. A massa corporal dos hospedeiros tem um papel determinante sobre a riqueza e abundância de espécies de carrapatos. A composição, a riqueza e a abundância de piolhos também são influenciadas pela identidade dos hospedeiros, porém em menor proporção se comparado aos ácaros.

- Os fatores estratificação vertical e sazonalidade, embora significativos em alguns casos, têm pouca influência sobre a organização da comunidade de ectoparasitas, enquanto que o sexo dos hospedeiros não tem nenhuma influência sobre a organização da comunidade de ectoparasitas. Porém é preciso considerar que os resultados obtidos estão intimamente relacionados às características evolutivas das espécies envolvidas, bem como das características ambientais locais. Dessa forma, é possível que o grau de importância de cada um dos fatores possa variar dependendo da região e dos grupos amostrados.

- Conclusões sobre o efeito da paisagem e do tamanho de fragmento sobre a riqueza, abundância e prevalência de ectoparasita não podem ser extrapoladas para toda a comunidade, uma vez que cada grupo de ectoparasitas responde de maneira distinta à fragmentação. Porém,

quando consideradas as composições de espécies de ectoparasitas e de espécies hospedeiras, a comunidade de ectoparasitas é influenciada principalmente pela composição de hospedeiros, mas também pela interação desta variável com a paisagem, o tamanho de área e o espaço.

- Carrapatos são beneficiados pela fragmentação, aumentando a abundância nas paisagens mais fragmentadas. No entanto, esta relação é dependente da composição de hospedeiros ou da abundância de *Didelphis albiventris*. Piolhos são afetados negativamente pela fragmentação, uma vez que a riqueza, a abundância e a prevalência destes ectoparasitas diminuíram nos fragmentos menores e nas paisagens mais fragmentadas, mas, a exemplo dos carrapatos, essa variação é dependente da composição de hospedeiros. Os ectoparasitas de *Thrichomys fosteri*, além de serem afetados por meio da abundância do seu hospedeiro, apresentam uma relação direta com o tamanho de área e quantidade de vegetação na paisagem. Por fim, os ácaros aparentemente não são afetados pela fragmentação.

- Ressalta-se a importância da conservação de paisagens e fragmentos de Cerrado para a manutenção de espécies de ectoparasitas, uma vez que parte da fauna vem sendo afetada negativamente pela fragmentação. Por outro lado, mas não menos importante, é a relação dos carrapatos, já que estes são vetores de inúmeros patógenos e a sua maior abundância e proximidade com a população humana em paisagens extremamente fragmentadas coloca em risco a saúde pública. Dessa forma, fica evidente que, além das espécies de hospedeiros, estratégias de conservação devem considerar os diferentes grupos de ectoparasitas, e que a quantidade de vegetação na paisagem é tão ou mais importante que o tamanho de área para a manutenção e equilíbrio da biodiversidade desses organismos.