

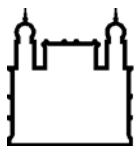
MINISTÉRIO DA SAÚDE  
FUNDAÇÃO OSWALDO CRUZ  
INSTITUTO OSWALDO CRUZ

Doutorado no Programa de Pós-Graduação em Biologia Parasitária

HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS EM  
UMA ÁREA DE AGROFLORESTA NO MUNICÍPIO DE IGRAPIÚNA, BA:  
ESTRUTURA DE COMUNIDADE E DESCRIÇÃO DE NOVAS  
ESPÉCIES

NATÁLIA ALVES COSTA

Rio de Janeiro  
Outubro de 2022



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

**INSTITUTO OSWALDO CRUZ**  
**Programa de Pós-Graduação em Biologia Parasitária**

*NATÁLIA ALVES COSTA*

Helmintos parasitos de roedores sigmodontíneos em uma área de agrofloresta no Município de Igrapiúna, BA: estrutura de comunidade e descrição de novas espécies

Tese apresentada ao Instituto Oswaldo Cruz como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências

**Orientador:** Prof. Dr. Arnaldo Maldonado Júnior

**RIO DE JANEIRO**

Outubro de 2022

Costa, Natália .

Helminhos parasitos de roedores sigmodontíneos em uma área de agrofloresta no Município de Igrapiúna, BA: estrutura de comunidade e descrição de novas espécies / Natália Costa. - Rio de Janeiro, 2022.

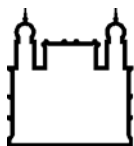
69 f.

Tese (Doutorado) - Instituto Oswaldo Cruz, Pós-Graduação em Biologia Parasitária, 2022.

Orientador: Arnaldo Maldonado Júnior.

Bibliografia: Inclui Bibliografias.

1. Ecologia parasitária. 2. Helminhos. 3. Metacomunidade. 4. Nematoda .  
5. Parasitismo. I. Título.



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## **INSTITUTO OSWALDO CRUZ**

**Programa de Pós-Graduação em Biologia Parasitária**

***AUTOR: NATÁLIA ALVES COSTA***

### **HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS EM UMA ÁREA DE AGROFLORESTA NO MUNICÍPIO DE IGRAPIÚNA, BA: ESTRUTURA DE COMUNIDADE E DESCRIÇÃO DE NOVAS ESPÉCIES**

**ORIENTADOR: Prof. Dr. Arnaldo Maldonado Júnior**

**Aprovada em: \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_**

#### **EXAMINADORES:**

**Prof. Dr. Marcelo Knoff (Instituto Oswaldo Cruz) - Presidente**

**Profa. Dra. Natalia Oliveira Leiner (Universidade Federal de Uberlândia)**

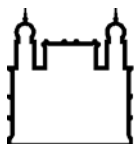
**Profa. Dra. Natalie Olifiers (Universidade Veiga de Almeida)**

**Profa. Dra. Raquel de Oliveira Simões (Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro)**

**Prof. Dr. Eduardo José Lopes Torres (Universidade do Estado do Rio de Janeiro)**

Rio de Janeiro, 24 de outubro de 2022.





Ministério da Saúde

FIOCRUZ  
Fundação Oswaldo Cruz



Ministério da Saúde

Fundação Oswaldo Cruz  
Instituto Oswaldo Cruz

Ata da defesa de tese de doutorado acadêmico em Biologia Parasitária de **Natalia Alves Costa**, sob orientação da Dr. Arnaldo Maldonado Junior. Ao vigésimo quarto dia de outubro de dois mil e vinte e dois, realizou-se às treze horas e trinta minutos, de forma síncrona remota, o exame da tese de doutorado acadêmico intitulada: **"Helintos parasitos de roedores sigmodontíneos em uma área de agrofloresta no Município de Igrapiúna, BA: estrutura de comunidade e descrição de novas espécies"**, no programa de Pós-graduação em Biologia Parasitária do Instituto Oswaldo Cruz, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutora em Ciências - área de concentração: Ecologia e Epidemiologia, na linha de pesquisa: Taxonomia de Parasita, Vetores e Hospedeiros. A banca examinadora foi constituída pelos Professores: Dr. Marcelo Knoff – IOC/FIOCRUZ (Presidente), Dr<sup>a</sup>. Natalia Oliveira Leiner – UFU/MG, Dr<sup>a</sup>. Natalie Olfiers – UVA/RJ, e como suplentes: Dr<sup>a</sup>. Raquel de Oliveira Simões - UFRRJ/RJ e Dr. Eduardo José Lopes Torres - UERJ/RJ. Após arguir a candidata e considerando que a mesma demonstrou capacidade no trato do tema escolhido e sistematização da apresentação dos dados, a banca examinadora pronunciou-se pela Aprovação da defesa da tese de doutorado acadêmico. De acordo com o regulamento do Curso de Pós-Graduação em Biologia Parasitária do Instituto Oswaldo Cruz, a outorga do título de Doutora em Ciências está condicionada à emissão de documento comprobatório de conclusão do curso. Uma vez encerrado o exame, o Presidente da Banca atesta a decisão e a participação da aluna e de todos os membros da banca de forma síncrona remota. A Coordenadora do Programa Dr. André Luiz Rodrigues Roque, assinou a presente ata tomando ciência da decisão dos membros da banca examinadora. Rio de Janeiro, 24 de outubro de 2022.

Dr. Marcelo Knoff (Presidente da Banca):

Dr. André Luiz Rodrigues Roque (Coordenadora do Programa):

Dedico esse trabalho aos meus pais Vera Lúcia Pereira e José dos Santos, às minhas irmãs Cristiane Alves e Josane Alves que sempre me apoiaram. Ao meu marido Gabriel Padilha pelo amparo. Ao meu querido e amado filho Heitor Lauro, que desde de pequeno, me inspira a viver.

## **AGRADECIMENTOS**

Gostaria de agradecer a todos que participaram da minha caminhada acadêmica que foi um grande aprendizado profissional e pessoal.

Em especial, ao Doutor Arnaldo Maldonado Júnior, orientador deste trabalho, que através da sua experiência fez grandes contribuições neste trabalho, além da sua disponibilidade e o apoio que foram essenciais em diversos momentos.

A Doutora Rosana Gentile que sempre acreditou no meu potencial e sobretudo por compartilhar seus conhecimentos. Agradeço pelo carinho, amizade e confiança durante toda minha formação.

Ao Doutor Roberto Vilela pela disponibilidade e compartilhar o conhecimento de filogenia molecular, por me ajudar nas análises e pela paciência em discutir meus resultados. A Mestre Michele Santos pela boa disposição, preciosos conselhos e disponibilidade aos meus pedidos (folha, impressão, pôster e outros). A Mestre Tatiana Pádua pela disponibilidade e compartilhar o conhecimento sobre biologia molecular.

Agradeço também a Doutora Raquel Simões por serem uma fonte de inspiração na Parasitologia, pela boa disposição na ajuda dos protocolos, por esclarecer as minhas dúvidas e pela amizade.

Ao Dr. Thiago Cardoso pela ajuda nas análises estatísticas e, sobretudo pela sua amizade, conselhos valiosos na vida profissional, e na vida pessoal e agradeço-lhe por todo o carinho comigo. Gostaria ainda de agradecer ao Dr. Sócrates Costa Neto pela coleta das amostras e todos os envolvidos nas excursões, o Dr. Paulo D'Andrea e Dr. Martin R. Alvarez pelas licenças de coleta e a equipe da Universidade Estadual de Santa Cruz (UESC) que auxiliaram para realização desse estudo.

Ao Dr. Maurício Vasconcelos e Mestre Carina Martins pela motivação, incentivo e pela amizade demonstradas desde o início do meu estágio na FIOCRUZ.

A todos os meus colegas de laboratório, sobretudo à Ana Paula Gomes, Raquel Boulhosa, Tainá Montes, Beatriz Elise, Renata Souza, Juci Souza, Rute e Karina Varella pelo companheirismo, boa disposição e amizade que me acompanharam durante todo esse estudo. Obrigada por todo o apoio e incentivo em ultrapassar todos os momentos mais difíceis, mas também por tornarem exponencial a alegria nos bons momentos.

Agradeço ao Ricardo Baptista por ter me ajudado na parte de imagens e montagem das pranchas finais.

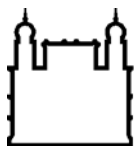
Agradeço a secretária Sra. Rita Gomes por sempre atender com carinho e paciência, ajudando em todo momento de dúvidas para execução do trabalho. Agradeço ao coordenador do Programa de Pós-graduação, aos docentes e discentes do programa pela disponibilidade e atenção nos momentos de dúvidas. Bem como à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES pelo auxílio financeiro.

À Dra. Helene Santos Barbosa e Sra. Sandra Maria de Oliveira pela disponibilidade e ajuda no protocolo de preparação das amostras para Microscopia Eletrônica de Varredura.

À equipe da Plataforma de Microscopia Eletrônica de Varredura Rudolf Barth, em especial ao Sr. Roger que me atendeu com profissionalismo, auxiliando nas análises do material e produção das imagens.

À equipe da Plataforma de Sequenciamento de DNA PDTIS/FIOCRUZ pelo atendimento e execução de qualidade para obtenção das sequencias.

"Devemos manter a nossa  
certeza de que depois dos dias  
ruins, os bons virão novamente."  
Marie Curie



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## INSTITUTO OSWALDO CRUZ

### HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES SIGMODONTÍNEOS EM UMA ÁREA AGROFLORESTA NO MUNICÍPIO DE IGRAPIÚNA, BA: ESTRUTURA DE COMUNIDADE E DESCRIÇÃO DE NOVAS ESPÉCIES

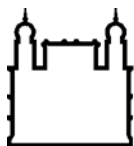
#### RESUMO

#### TESE DE DOUTORADO EM BIOLOGIA PARASITÁRIA

Natália Alves Costa

Apesar dos parasitos serem considerados importantes componentes da biodiversidade global, pesquisas sobre taxonomia de helmintos e os fatores que influenciam sua diversidade de espécies ainda são escassas em algumas regiões do Brasil. Hospedeiros filogeneticamente ou taxonomicamente relacionados podem abrigar comunidades de parasitos semelhantes devido ao conservadorismo filogenético. Além disso, os atributos dos hospedeiros podem favorecer sua exposição aos parasitos. Este estudo teve como objetivo identificar e descrever a diversidade e a estrutura das comunidades de helmintos das espécies de roedores sigmodontíneos em uma área agroflorestal de Mata Atlântica no município de Igrapiúna, Bahia. Foi utilizada uma abordagem de taxonomia integrativa na qual os helmintos foram identificados por morfometria e morfologia utilizando-se técnicas de microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura (MEV). Foram analisadas amostras de 172 espécimes de roedores coletados. As espécies de roedores foram: *Akodon cursor*, *Euryoryzomys russatus*, *Hylaeamys seuanezi*, *Nectomys squamipes*, *Oecomys catherinae*, *Oxymycterus dasytrichus*, *Rhipidomys mastacalis* e *Oligoryzomys nigripes*. No total, foram recuperados 1.360 helmintos parasitos adultos. Foram identificadas 16 espécies de helmintos. Os nematódeos encontrados foram *Syphacia carlitosi*, *Syphacia hugoti*, *Syphacia* sp., *Stilestrongylus eta*, *Stilestrongylus* sp., *Hassalstrongylus epsilon*, *Hassalstrongylus lauroi*, *Protospirura numidica criceticola*, *Nematomystes scapteromi* e *Physaloptera* sp. Os cestódeos encontrados foram *Raillietina* sp. e *Rodentolepis akodontis*. As espécies de helmintos mais abundantes foram *Raillietina* sp. e *Hassalstrongylus lauroi*. *Euryoryzomys russatus* foi a espécie

hospedeira mais infectada, pois 81% (35/43) dos animais estavam infectados por pelo menos uma espécie de helminto. A estrutura da metacomunidade de helmintos foi coerente tanto na escala de infracomunidades quanto na escala de comunidades componentes, indicando que as espécies responderam ao mesmo gradiente ambiental. Um padrão quase Clementsiano foi observado para as infracomunidades, indicando a ocorrência de compartimentos de espécies que se substituem ao longo do gradiente ambiental, formado por indivíduos hospedeiros. Um padrão quase Gleasoniano foi encontrado na escala de comunidades componentes, consistente com respostas idiossincráticas específicas de cada espécie em relação ao gradiente ambiental e aleatórias entre si. Esses padrões corroboraram os altos valores de diversidade beta observados, indicando alta substituição de espécies entre as comunidades em ambas as escalas. A distância taxonômica do hospedeiro foi a variável, mas importante para explicar os padrões da estrutura da metacomunidade dos helmintos.



Ministério da Saúde

FIOCRUZ

Fundação Oswaldo Cruz

## INSTITUTO OSWALDO CRUZ

### HELMINTHS OF SIGMODONTINE RODENTS IN AN AGROFORESTRY SYSTEM IN THE MUNICIPALITY OF IGRAPIÚNA, BA: COMMUNITY STRUCTURE AND DESCRIPTION OF NEW SPECIES

#### ABSTRACT

#### PHD THESIS IN PARASITE BIOLOGY

Natália Alves Costa

Although parasites are considered important components of global biodiversity, research on helminth taxonomy and the factors that influence its species diversity are still scarce in some regions of Brazil. Phylogenetically or taxonomically related hosts may harbor similar parasite communities due to phylogenetic conservatism. In addition, the attributes of the hosts may favor their exposure to the parasites. This study aimed to identify and describe the diversity and structure of helminth communities of sigmodontine rodent species in an agroforestry area of Atlantic Forest in the municipality of Igrapiúna, Bahia. An integrative taxonomy approach was used in which helminths were identified by morphometry and morphology using light microscopy and scanning electron microscopy (SEM) techniques. Samples of 172 rodent specimens collected were analyzed. The rodent species were: *Akodon cursor*, *Euryoryzomys russatus*, *Hylaeamys seuanezi*, *Nectomys squamipes*, *Oecomys catherinae*, *Oxymycterus dasytrichus*, *Rhipidomys mastacalis* and *Oligoryzomys nigripes*. In total, 1,360 adult parasitic helminths were recovered. Sixteen helminth species were identified. The nematodes found were *Syphacia carlitosi*, *Syphacia hugoti*, *Syphacia* sp., *Stilestrongylus eta*, *Stilestrongylus* sp., *Hassalstrongylus epsilon*, *Hassalstrongylus lauroi*, *Protospirura numidica criceticola*, *Nematomystes scapteromi* and *Physaloptera* sp. The cestodes found were *Raillietina* sp. and *Rodentolepis akodontis*. The most abundant helminth species were *Raillietina* sp. and *Hassalstrongylus lauroi*. *Euryoryzomys russatus* was the most infected host species, as approximately 81% (35/43) of the animals were infected by at least one helminth species. The structure of the helminth metacommunity was coherent at both the infracommunity and component community scale, indicating that the species



responded to the same environmental gradient. A quasi-Clementsian pattern was observed for the infracommunities, indicating the occurrence of species compartments replacing each other along the environmental gradient, formed by host individuals. A quasi-Gleasonian pattern was found in the scale of component communities, consistent with idiosyncratic species-specific responses to the environmental gradient and random to each other. These patterns corroborated the high values of beta diversity observed, indicating high species replacement between communities at both scales. The taxonomic distance from the host was the most important variable to explain the patterns of helminth metacommunity structure.

## ÍNDICE

RESUMO	IX
ABSTRACT	XI
1 INTRODUÇÃO	1
1.1 Importância do parasitismo para a biodiversidade .....	1
1.2 Abordagem ecológica nos estudos dos parasitos .....	2
1.3 Importância da taxonomia nos estudos de biodiversidade e de ecologia...5	
1.4 Pequenos mamíferos e helmintos como modelo da interação parasito- hospedeiro.....	6
1.5 O Bioma Mata Atlântica e Área de Proteção Ambiental do Pratigi, BA.....9	
2 JUSTIFICATIVA	12
3 OBJETIVOS	14
3.1 Objetivo Geral .....	14
3.2 Objetivos Específicos.....	14
4 CAPÍTULO I: HELMINTHS OF SIGMODONTINE RODENTS IN AN AGROFORESTRY MOSAIC IN THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST: PATTERNS AND PROCESSES OF THE METACOMMUNITY STRUCTURE	15
5 CAPÍTULO II: NEW SPECIES OF <i>HASSALSTRONGYLUS</i> (TRICHOSTRONGYLOIDEA: HELIGMONELLIDAE) IN THE LARGE-HEADED RICE RAT <i>HYLAEAMYS SEUANEZI</i> , IN THE ATLANTIC FOREST OF NORTHEAST BRAZIL	26
6 CAPÍTULO III: NOVA ESPÉCIE DE HELIGMONELLIDAE (NEMATODA) DE <i>EURYORYZOMYS RUSSATUS</i> (RODENTIA: SIGMONTINAE) NO ESTADO DA BAHIA	35
6.1 Introdução .....	38
6.2 Materiais e Métodos.....	39
6.2.1 Coleta dos helmintos.....	39
6.3 Resultados.....	40
6.4 Discussão .....	44
6.5 Referências.....	46

<b>7</b>	<b>DISCUSSÃO GERAL</b>	<b>49</b>
<b>8</b>	<b>CONCLUSÕES</b>	<b>52</b>
<b>9</b>	<b>PERSPECTIVAS</b>	<b>53</b>
<b>10</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>54</b>
<b>APÊNDICE A -</b>	<b>TABELA COM OS DADOS DE HELMINTOFAUNA EM</b>	
	<b>ROEDORES SIGMONDONTÍNEOS NA MATA ATLÂNTICA.</b>	<b>64</b>
<b>APÊNDICE B -</b>	<b>TABELA DAS ESPÉCIES DE ROEDORES CAPTURADOS NA</b>	
	<b>APA DO PRATIGI/BA COM AS VARIÁVEIS ANALISADAS.</b>	<b>69</b>

# ÍNDICE DE FIGURAS

## CAPÍTULO 1

**Figure 1.** The bipartite network analysis illustrating the rodent–helminth association at Pratigi Environmental Protection Area, municipality of Igrapiúna, state of Bahia, northeast Brazil. The brackets separate the rodent tribes.....20

**Figure 2.** Ordinated matrices for the helminths metacommunity at Pratigi Environmental Protection Area, municipality of Igrapiúna, state of Bahia, northeast Brazil. A) Infracommunities and B) Component Communities.....21

## CAPÍTULO 2

**Figure 1.** *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. (A), ventral view of the anterior end of a male, showing cephalic vesicle, esophagus, nerve ring and excretory pore anterior extremity. Synlophe in sections at different body levels, with section orientation on dorsal side and left side; (B-G), male paratype: (B), at esophago-intestinal junction; (C) at mid-body; (D) at posterior-end third of body length, at level of spicules. E-G, female paratype: E, at esophago-intestinal junction, female; (F), at mid-body; (G) at level of vulva; (H) male, ventral view of the posterior end of a paratype, showing caudal bursa, genital cone and spicules omitted; (I) male, lateral view, showing left lobe and spicules; (J) posterior end of a paratype showing a cuticle expansion around the tail, vulva, anus, infundibulum and tail; (K) ventral view of a female, showing lateral appendix. Symbols: L, left, V, ventral. Scale bars= 50 µm .....30

**Figure 2.** Scanning electron micrographs of *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. (A) anterior dorsal view of a female, showing cephalic vesicle and ridges appearing posteriorly to cephalic vesicle; (B) apical view of a female, showing cephalic papillae (p), amphids (a) and external labial papillae (arrowhead ►); (C) posterior end of a female, showing vulva (vu) and modified ridges; (D) tail showing anus (arrow →); (E) tail tip with appendages highlighted (asterisk \*).....31

## CAPÍTULO 3

**Figura 1-9.** *Stilestrongylus* sp. (1), vista ventral da extremidade anterior mostrando vesícula cefálica, esôfago, anel nervo e poro excretor. Sínlofe em diferentes níveis, com orientação no lado dorsal e do lado ventral; (2-7), parátipo macho: (2), na junção esôfago-intestino (3) no meio do corpo; (4) na terceira metade posterior do comprimento do corpo, no nível dos espículos. Fêmea parátipo: (5), na junção esôfago-intestinal; (6), no meio do corpo; (7) no nível da vulva; (8) macho, visão ventral do a extremidade posterior de um parátipo, mostrando bolsa caudal, cone genital; (9) fêmea, vista ventral da extremidade posterior de um parátipo, mostrando esfíncter, infundíbulo vulva e cauda. Símbolos: L, esquerda, V, ventral.....43

**Figura 10-13.** Micrografia eletrônica de varredura *Stilestrongylus* sp. (10) vista dorsal anterior de uma fêmea, mostrando vesícula cefálica e cristas aparecendo posteriormente à vesícula cefálica; (11) vista apical da fêmea; (12) extremidade posterior de uma fêmea, mostrando vulva (vu) e ânus (a); (13) macho, vista ventral da extremidade posterior, mostrando bolsa caudal.....44

## LISTA DE SIGLAS E ABREVIATURAS

AFA -	Álcool-Formaldeído-Ácido Acético
APA	Área de Proteção Ambiental
EEM	Elementos de estrutura de metacomunidades
FIOCRUZ	Fundação Oswaldo Cruz
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
IOC	Instituto Oswaldo Cruz
LABPMR	Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios
MMA	Ministério do Meio Ambiente
ME	Microscópio Estereoscópico
MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
ML	Microscopia de Luz
SpL /BL	Comprimento dos espículos em relação ao comprimento do corpo
UESC	Universidade Estadual de Santa Cruz

# 1 INTRODUÇÃO

## 1.1 *Importância do parasitismo para a biodiversidade*

A diversidade biológica ou biodiversidade é definida como a variabilidade de organismos vivos de todas as origens, bem como os conjuntos ecológicos dos quais fazem parte, incluindo a diversidade dentro das espécies, entre espécies e de ecossistemas (CDB, 1992). Os parasitos são considerados importantes componentes da biodiversidade global e estão amplamente distribuídos por todos os ecossistemas terrestres e aquáticos. Além disso, estes desempenham um papel importante nas comunidades naturais podendo regular os tamanhos populacionais de seus hospedeiros, e com isso interferir nos processos de competição e predação. (Hudson *et al.*, 2002; Poulin & Morand, 2004).

Estes organismos evoluíram para uma condição de interdependência de seus hospedeiros, adaptando-se morfológica e fisiologicamente a essa condição. Nos hospedeiros, eles podem afetar o crescimento, o desenvolvimento, a sobrevivência e a reprodução (Papkou *et al.*, 2016).

Além disso, diversas características ecológicas e comportamentais dos hospedeiros influenciam as comunidades de seus parasitos (Kamiya *et al.*, 2014). Com relação ao habitat natural dos organismos, tem sido demonstrado que ambientes mais complexos disponibilizam maior diversidade de recursos para as espécies, resultando na possibilidade de maior diversidade de espécies. Deste modo, o aumento da diversidade de hospedeiros aumenta a variedade de hábitat para os parasitos, facilitando a colonização por diversas espécies (MacArthur & MacArthur, 1961, Krasnov *et al.*, 2004). Assim, fatores que moldam a biodiversidade parasitária é uma tarefa significativa, dado que em uma escala evolutiva, o aumento das taxas de especiação do hospedeiro pode conduzir a coespeciação dos parasitos associados (Vas *et al.*, 2012).

Por outro lado, tem sido demonstrado que a diminuição da diversidade ecológica como consequência da alteração do ambiente pode favorecer o aumento populacional de algumas espécies em detrimento de outras. Nessa circunstância, se as espécies hospedeiras favorecidas forem as mais competentes para a transmissão de um determinado parasito, isso pode facilitar ou aumentar a eficiência da

transmissão do parasito (Keesing *et al.*, 2006, Swaddle & Calos, 2008). Deste modo, a redução da biodiversidade pode ser um risco para a emergência de doenças para as populações humanas.

Além disso, o potencial de transmissão de doenças na interface entre animais silvestres, domésticos e o homem tornou-se uma grande preocupação para a saúde pública e a biologia da conservação (Woolhouse & Gowtage-Sequeria, 2005). Conceitualmente, denominam-se zoonoses as infecções que podem passar de animais para seres humanos e vice-versa (McGarry *et al.*, 2015, Carvalho-Pereira *et al.*, 2018). Deste modo, a abordagem em 'Saúde Única', do inglês '*One Health*' consiste na integração transdisciplinar de múltiplos profissionais que agregam saberes para identificar áreas, populações em risco, patógenos, estimar dados e prever possíveis cenários para doenças infecciosas emergentes e reemergentes. Esta abordagem permite fortalecer e implementar estratégias de planejamento e programas de ação, subsidiar decisões políticas e legislações no contexto da tríade saúde humana, animal e ambiental (Suzán *et al.*, 2015, Winck *et al.*, 2022).

## **1.2 Abordagem ecológica nos estudos dos parasitos**

Noss (1990) sugeriu que a biodiversidade pode ser aferida sob três pontos conceituais no que tange a abordagem de estudo: a composição (quais elementos compõem a comunidade), a estrutura (como os elementos que compõem a comunidade se organizam no espaço) e a função (que processos ecológicos mantêm e/ou são produzidos pela comunidade). De fato, o parasitismo se constitui como uma relação complexa, sendo estruturado por vários fatores coevolutivos e ambientais, podendo ser analisado em múltiplas escalas ecológicas (Kamiya *et al.*, 2014).

Para os parasitos, os hospedeiros representam habitats discretos com limites definidos, a composição e riqueza de espécies de parasitos pode variar em função da escala espacial e temporal investigada, sendo reconhecidos diferentes níveis: as infrapopulações são conjuntos de parasitos de uma espécie encontradas em apenas um indivíduo hospedeiro, e a união desta em todos os hospedeiros analisados forma a população componente. Desta forma, uma suprapopulação é o conjunto de todas as fases de desenvolvimento da espécie do parasito em um determinado local e tempo, inclusive fases de vida livre (Bush *et al.*, 1997). Neste contexto, o conjunto de todas as infrapopulações formam a infracomunidade e a união desta última em todos os



hospedeiros analisados forma a comunidade componente. Do mesmo modo, a comunidade componente é definida como o conjunto de espécies parasitas existentes em um grupo de hospedeiros em um determinado local. Comunidades componentes formam um subconjunto de uma maior coleção de espécies de parasitos conhecida neste caso como fauna de parasitos (Bush *et al.*, 1997).

Estudos ecológicos de comunidades parasitárias são importantes, pois auxiliam na obtenção de dados sobre a biologia dos processos parasitários e seu papel nas relações com os hospedeiros (Spratt, 2015). Cabe ressaltar que diversos estudos em ecologia parasitária relatam interações parasito-hospedeiro em escala local, não considerando maiores amplitudes de escalas espaciais que podem contribuir para a compreensão da dinâmica de transmissão dos parasitos no ambiente.

A diversidade de espécies parasitas nas infracomunidades ou nas comunidades componentes não é resultado de processos aleatórios. A diversidade está relacionada a um conjunto de características fisiológicas ou ecológicas, bem como de fatores ambientais (Cardoso *et al.*, 2021). Parasitos podem compor sistemas complexos interagindo com uma ampla diversidade de hospedeiros (Bordes *et al.*, 2009, Lafferty, 2012) e, desta maneira, as espécies-núcleo são aquelas que estão presentes na maioria das infracomunidades e são numerosas, enquanto as espécies-satélite são aquelas que se encontram em poucas infracomunidades e em um pequeno número de indivíduos. Em geral, as espécies centrais são poucas e têm altas prevalências, enquanto as espécies satélites são numerosas, mas com baixas prevalências (Bush & Holmes, 1986, Bush *et al.*, 1997).

Com isso, torna-se importante a investigação de processos relacionados à relação parasito-hospedeiro em diferentes escalas espaciais. As análises que buscam compreender as respostas dos organismos às alterações ecológicas, considerando os fatores locais e regionais denomina-se estudo de estruturas de metacomunidades (Winegardner *et al.*, 2012). Desta forma, a teoria de metacomunidade busca compreender os fatores responsáveis pela coexistência de múltiplas espécies em ambientes dinâmicos (Leibold *et al.*, 2004). Metacomunidades podem ser definidas como um conjunto de comunidades locais ligadas pela dispersão de múltiplas espécies que potencialmente podem interagir (Hanski & Gilpin, 1991, Leibold *et al.*, 2004), isto é, um conjunto de comunidades locais sujeitas a processos intrínsecos (interações interespecíficas) e extrínsecos (dispersão e colonização). Assim, a teoria

de metacomunidade pode ser adequada ao estudo de comunidades parasitárias, uma vez que parasitos podem interagir entre si dentro de seus hospedeiros e podem se dispersar entre hospedeiros distintos (Mihaljevic, 2012).

Existem duas principais abordagens para o estudo de metacomunidades, a abordagem padrão e a mecanística. A abordagem Padrão se baseia na avaliação de elementos de estrutura de metacomunidades (EEM) buscando compreender o padrão de distribuição das espécies ao longo de um gradiente ambiental (considerado como recursos ou variáveis ambientais que influenciam na distribuição das espécies (Leibold & Mikkelsen, 2002)). Esta abordagem é feita através da análise dos elementos, que são a coerência, a substituição de espécies, e a coincidência de limites (Leibold & Mikkelsen, 2002, Presley *et al.*, 2010). A abordagem mecanística (Leibold *et al.* 2004, Cottenie 2005) baseia-se nos mecanismos responsáveis pela diversidade de espécies, investigando o papel da dispersão destas entre comunidades com maior ou menor heterogeneidade ambiental (Leibold & Mikkelsen, 2002, Braga *et al.*, 2017). A complexidade de processos e organismos interagindo concomitantemente pode ser compreendida por mecanismos, tendo explicações diferentes para a coexistência de espécies na metacomunidade e nas comunidades locais.

Ambas as abordagens padrão e mecanística assumem que padrões de estruturação de comunidades podem ser previsíveis a partir de diferenças locais ao longo de gradientes que ocorrem em maiores escalas espaciais. Deve-se levar em conta que a ocorrência e a distribuição das espécies podem variar em função dos recursos, condições ambientais necessárias à sua sobrevivência e que mudanças na composição de espécies podem refletir mudanças nessas condições. As análises de dados ecológicos utilizam-se de técnicas de ordenação, portanto possibilitam o agrupamento de sítios contendo espécies mais similares em relação a sua resposta ao gradiente ambiental (Presley *et al.*, 2010, Dallas & Presley, 2014, Braga *et al.*, 2017). Contudo, para que seja definido um gradiente ambiental, as espécies devem responder ao mesmo recurso e/ou variáveis ambientais, ainda que em relações opostas (Braga *et al.*, 2017).

Embora a aplicação desta teoria de metacomunidades seja relativamente recente para interação parasito-hospedeiro, ela é bastante promissora para o estudo de comunidades de parasitos (Dallas & Presley, 2014) ou para a compreensão da emergência de doenças de origem zoonótica (Suzán *et al.*, 2015). Além disso, estudos demonstram que altos níveis de riqueza de espécies hospedeiras são importantes

para sustentar múltiplas funções e serviços e, portanto, a perda de espécies pode afetar negativamente a funcionalidade dos ecossistemas (Olival *et al.*, 2017, Zohdy *et al.*, 2019). É importante destacar que estudos no contexto da multifuncionalidade do ecossistema têm sido considerados relativamente escassos. Em relação às diferentes escalas da diversidade, a beta-diversidade, que é a variação nas identidades e abundâncias de espécies entre as comunidades locais, recebeu muito menos atenção em comparação com a alfa-diversidade, que é a diversidade local (Hancke & Suárez, 2018, Mori *et al.*, 2018).

### **1.3 Importância da taxonomia nos estudos de biodiversidade e de ecologia**

A taxonomia é a ciência que gera informações biológicas para caracterizar, classificar e nomear táxons a fim de auxiliar na identificação e compreensão da biodiversidade global (Padial & Riva, 2010). Atualmente, a taxonomia de diferentes grupos integra diversas disciplinas para determinação e delimitação de espécies. O avanço de novas ferramentas como as tecnologias de sequenciamento de DNA, acesso a coleções de museus, informações sobre biologia populacional, filogeografia, morfologia comparada, genética de populações e ecologia contribuíram para a identificação de grupos de organismos em nível de espécie.

Devido à complexidade da biodiversidade, Dayrat (2005) discute uma abordagem integrativa como forma de futuros estudos de taxonomia. Como exemplos, podemos citar alguns estudos que conectaram diversidade morfológica e filogenia molecular (Binkiene *et al.*, 2019), enquanto outros combinaram dados morfológicos, moleculares e biogeográficos para identificar espécies (D'Elía, 2003).

A taxonomia dos estudos de helmintologia baseia-se principalmente em dados morfológicos, dados morfométricos obtidos pela técnica de microscopia ótica, da espécie hospedeira, do sítio de infecção e na distribuição geográfica para identificação das espécies (Travassos, 1921, Quentin, 1969, Jiménez & Patterson, 2012). É importante destacar que alguns estudos adotaram com sucesso uma abordagem integrativa à taxonomia, onde têm sido combinados dados morfológicos e moleculares para a descrição e caracterização de helmintos (Setsuda *et al.*, 2016, Gomes *et al.*, 2020). As técnicas moleculares oferecem uma oportunidade na solução de problemas taxonômicos apresentados pela inconsistência de caracteres morfológicos, como ausência dos mesmos em determinados estágios do ciclo biológico (Chilton *et al.*,

2006). Além disso, os exemplares depositados em coleções helmintológicas atestam a riqueza biológica e constituem a base de informação para estudos de ocorrência e distribuição geográfica, de diversidade morfológica, de análise filogenética e evolução das espécies, além de guardar a memória de conceitos morfológicos e taxonômicos.

Com isso, os estudos taxonômicos tanto de parasitos quanto de hospedeiros precisam ser bem fundamentados para uma correta identificação dos organismos em denominação específica. Os estudos dos padrões de estrutura das comunidades parasitárias requerem que as unidades básicas de estudo sejam delimitadas com a maior precisão possível. A má resolução taxonômica em estudos de comunidades de parasitos pode resultar em riqueza de espécies subestimada, estimativas de diversidade imprecisas, similaridade superestimada entre comunidades distintas e/ou especificidade de hospedeiro subestimada (Poulin, 2019). Este fato é de extrema importância para a descrição de novas espécies, para os estudos ecológicos e para a compreensão das interações parasito-hospedeiro na natureza. Cabe acrescentar que grande parte das espécies de parasitos de animais silvestres são ainda desconhecidas e que as extinções em massa de espécies hospedeiras de vida livre são mais um fator a contribuir para o desconhecimento destas espécies.

#### **1.4 Pequenos mamíferos e helmintos como modelo da interação parasito-hospedeiro**

Os pequenos mamíferos, roedores e marsupiais, formam um grupo com grande número de espécies que hospedam diversos grupos de parasitos (Krasnov *et al.*, 2006). Este grupo apresenta uma elevada abundância e diversidade em relação aos demais representantes da classe Mammalia (Gardner, 2008, Patton *et al.*, 2015). Pode-se dizer que processos de coevolução e especiação podem ter resultado em uma grande diversidade parasitária neste grupo (Krasnov *et al.*, 2006).

Os roedores representam aproximadamente 39% dos mamíferos do mundo (Burgin *et al.*, 2018). Apresentam ampla distribuição, ocupando grande variedade de habitats, pois se adaptaram a ambientes alterados pelo homem. Da mesma forma, roedores convivem com humanos e seus animais domésticos, sendo encontrados próximos de habitações humanas (Morand *et al.*, 2006, Chaisiri *et al.*, 2017). Além disso, os roedores são hospedeiros de uma gama de agentes infecciosos transmissíveis ao homem, e tem sido constatado que a maioria das doenças

infeciosas emergentes em humanos é de origem zoonótica (Han *et al.*, 2015, 2016). Muitos roedores silvestres não apenas estão envolvidos nos ciclos de transmissão das zoonoses, mas também podem atuar como importantes reservatórios para a transmissão de patógenos para animais domésticos e animais de criação (Kruse *et al.*, 2004). Em alguns casos, os roedores podem atingir grandes tamanhos populacionais levando à ocorrência de surtos de zoonoses, principalmente em áreas agrícolas e de peridomicílio (Pereira, 2009, Mackenstedt *et al.*, 2015). Han *et al.* (2015) relataram a existência de pelo menos 85 organismos passíveis de serem transmitidos a humanos presentes em roedores, como helmintos, patógenos bacterianos e virais, além de ressaltarem a necessidade de se desenvolver ferramentas de previsão para uma abordagem de investigação de surtos. Neste contexto, os roedores são um bom modelo para se estudar a distribuição de parasitos, suas interações ecológicas, bem como os riscos para a população humana.

Dentre os diversos grupos de parasitos metazoários de vertebrados, os helmintos estão entre os mais diversos (Mouritsen & Poulin, 2005). Estes são apontados como um dos principais agentes causadores de doenças parasitárias em humanos, animais domésticos e silvestres (Poulin, 2007, Stephens *et al.*, 2016). As helmintíases são consideradas um problema de saúde pública em diversas partes do mundo (Froeschke & Matthee, 2014, Han *et al.*, 2016). Assim como os pequenos mamíferos, helmintos têm sido utilizados como indicadores de alterações ambientais (Vidal-Martínez & Wunderlich, 2017, Tripodi *et al.*, 2018). Desta forma, os fatores ambientais afetam a prevalência, a intensidade e a distribuição geográfica dos helmintos (Ollerenshaw & Smith, 1969, Froeschke & Sommer, 2014). As infecções por geohelmintos, que dependem de uma fase do seu ciclo biológico no ambiente externo (fora do hospedeiro), tem como fatores determinantes para a sobrevivência de seus ovos e larvas diversas variáveis ambientais, tais como a umidade e a temperatura (Hulbert & Boag, 2001, Mas-Coma *et al.*, 2008).

As interações parasito-hospedeiro também dependem das variáveis bióticas, como por exemplo, a sobreposição espacial entre as espécies hospedeiras, a tolerância parasitária às condições ambientais, e as interações interespecíficas que controlam a coinfeção das espécies hospedeiras (Püttker *et al.*, 2008, Kuhnen *et al.*, 2012, Cardoso *et al.*, 2016). Geralmente, os hospedeiros roedores possuem distribuição agregada (Gentile *et al.*, 1997), o que pode favorecer a estruturação das

comunidades de parasitos por aumentar a probabilidade de transmissão horizontal entre indivíduos.

No caso dos roedores, a perda e a fragmentação de habitat, resultantes de atividades humanas, se constituem nas maiores ameaças a este grupo, o que pode contribuir para a diminuição da diversidade (Cardoso *et al.*, 2018, Hancke & Suárez, 2018). A subfamília Sigmodontinae é uma das mais diversas considerando-se mamíferos neotropicais, sendo os helmintos do trato gastrointestinal e a compreensão da comunidade desses parasitos ainda pouco conhecida. A concentração dos esforços de pesquisa em determinadas regiões resulta em um conhecimento limitado sobre a ocorrência de helmintos em roedores no Brasil. Muitas regiões sob o domínio do bioma Mata Atlântica não apresentam registros para este táxon e a maior lacuna abrange o nordeste brasileiro. Embora a Mata Atlântica tenha sofrido pouca redução na cobertura vegetal nas últimas duas décadas, o Estado da Bahia figura entre os estados que mais perdeu cobertura florestal (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2020).

As pesquisas em diferentes ambientes com abordagem comparativa entre comunidades parasitárias são escassas; estas servem para identificar os principais fatores que facilitam ou impedem o recrutamento de novas espécies de parasitos nas comunidades (Abu-Madi *et al.*, 2000, Boullosa *et al.*, 2020). Portanto, no Brasil, estudos que envolvam o parasitismo em roedores da subfamília Sigmodontinae são em sua grande maioria, trabalhos referentes à taxonomia (Souza *et al.*, 2009, Costa *et al.*, 2014, Boullosa *et al.*, 2019). Os registros de helmintofauna que envolvem os aspectos ecológicos deste grupo na Mata Atlântica ainda são escassos (Apêndice A). Apenas um estudo da helmintofauna de mamíferos foi realizado em áreas agroflorestais no Brasil, também no estado da Bahia (Kersul *et al.*, 2020).

Uma perspectiva para entender a estruturação de metacomunidades de helmintos em pequenos mamíferos seria uma abordagem conjunta das variáveis ambientais e espaciais. No Brasil, são conhecidos os estudos de Costa *et al.* (2019), Boullosa *et al.* (2019) e Cardoso *et al.* (2018), que avaliaram metacomunidades de helmintos de roedores, além dos estudos de Costa-Neto *et al.* (2019) e Cirino *et al.* (2022) que avaliaram metacomunidades de helmintos de marsupiais. Contudo, ainda há uma grande lacuna de estudos mais detalhados sobre a helmintofauna e estudos de estruturas de comunidades parasitárias de espécies de mamíferos silvestres, principalmente na região Nordeste do Brasil.

## 1.5 O Bioma Mata Atlântica e Área de Proteção Ambiental do Pratigi, BA

As mudanças ambientais antropogênicas frequentemente alteram a biodiversidade e perturbam os processos naturais do ecossistema (Frainer *et al.*, 2018). Tais mudanças podem influenciar não apenas na estrutura da comunidade dos animais de vida livre, mas também ter consequências diretas para os parasitos, uma vez que a diversidade parasitária pode ser resultado do processo coevolutivo entre parasitos e hospedeiros e de mudanças ambientais que podem levar a perda de espécies (Sorci *et al.*, 1997). Isso pode ocorrer caso haja descontinuidade dos ciclos de vida dos parasitos, causada pela eliminação de espécies de hospedeiros definitivos ou intermediários das comunidades, causando redução da diversidade (Püttker *et al.*, 2008, Kuhnen *et al.*, 2012, Cardoso *et al.*, 2020).

Historicamente, a Mata Atlântica é o bioma brasileiro que apresentou maior modificação com processos de alteração ambiental e acentuada insularização, isto é, destruição de parte da vegetação natural, redução e fragmentação dos habitats, podendo ocorrer o isolamento dos fragmentos (Joly *et al.*, 2014). A Mata Atlântica atualmente é constituída por 12,4% de sua cobertura florestal original (Fundação SOS Mata Atlântica & INPE, 2020). Além disso, a Mata Atlântica é considerada um dos 35 “hotspots” mundiais de biodiversidade, sendo um dos ecossistemas que apresenta elevados índices de biodiversidade e de endemismo (Myers *et al.*, 2000).

Apesar dos efeitos da degradação sobre a biodiversidade, a Mata Atlântica ainda possui remanescentes florestais de extrema complexidade, que contribuem para que o Brasil seja considerado o país com maior diversidade biológica do planeta. A destruição dos fragmentos florestais, ainda que pequenos, pode significar a perda irreversível de inúmeras espécies, por vezes sequer conhecidas (Tabarelli & Gascon, 2005, Rezende *et al.*, 2018).

A transformação das florestas tropicais em terras agrícolas e de pastagens são as principais causas do desmatamento, resultando em perdas de biodiversidade e reduções nos serviços ecossistêmicos (serviços e benefícios obtidos dos ecossistemas direta ou indiretamente) em todo o mundo (Geist & Lambin, 2002). Para enfrentar os desafios de maximizar a conservação em paisagens alteradas pelo homem, tornou-se necessário analisar a capacidade de diferentes formas de uso da terra para minimizar as perdas de biodiversidade e gerenciar essas paisagens para fins de conservação (Vandermer & Perfect, 2007).

Na Região Nordeste do Brasil, existem 3.741.233 ha de remanescentes florestais contínuos, com níveis diferentes de densidade de cobertura vegetal, dos quais, aproximadamente 85% destes remanescentes encontram-se no Estado da Bahia (Fundação SOS Mata Atlântica; INPE, 2018). O estado da Bahia conta com cerca de 2.113.746 ha de remanescentes florestais de Mata Atlântica, o que torna este estado uma importante área de preservação deste bioma no Brasil. Embora o Sul da Bahia contenha a maior concentração de cultivo de cacau (*Theobroma cacao*), grande parte desse cultivo é baseado no agroecossistema (Johns, 1999).

Entre as espécies presentes na lista de roedores sigmodontíneos do estado da Bahia estão: *Akodon cursor* (Winge, 1887), *Oligoryzomys fornesi* Massoia, 1973, *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818), *Oligoryzomys rupestris* Weksler & Bonvicino, 2005, *Oligoryzomys flavescens* (Waterhouse, 1837), *Oxymycterus dasytrichus* (Schinz, 1821), *Oxymycterus delator* Thomas, 1903, *Pseudoryzomys simplex* (Winge, 1887), *Rhipidomys macrurus* Gervais, 1855, *Rhipidomys cariri* Tribe, 2005, *Thalpomys cerradensis* Hershkovitz, 1990, *Blarinomys breviceps* (Winge, 1887), *Thalpomys lasiotis* Thomas, 1916, *Thaptomys nigrita* (Lichtenstein, 1829), *Wiedomys pyrrhorhinus* (Wied Neuwied, 1821), *Necomys lasiurus* Lund, 1840, *Calomys expulsus* (Lund, 1841), *Calomys tener* (Winge, 1837), *Cerradomys marinhui* Bonvicino 2003, *Cerradomys scotti* Langguth & Bonvicino, 2002 (Cheida *et al.*, 2006, Oliveira & Bonvicino, 2006, Cassano *et al.*, 2017).

A Área de Proteção Ambiental (APA) do Pratigi está inserida no Mosaico de APAs do Sul da Bahia. Esta engloba 5 municípios, num total de 84.900 ha do Corredor Central da Mata Atlântica. Este tem mais de 8,5 milhões de hectares e estende-se por todo o Espírito Santo e pela porção sul da Bahia. É uma área de alta importância para a conservação da biodiversidade no Brasil. Possui importantes remanescentes florestais, com elevado valor de conservação. Esta região tem um potencial de geração de riqueza para as comunidades locais por meio dos serviços ambientais gerados pelas suas agroflorestas e atividades agrícolas buscando conservar e promover o manejo adequado por meio de atividades de proteção e de uso sustentável da terra (OCT, 2019).

A APA abriga uma grande diversidade das espécies de aves, mamíferos, répteis, anfíbios e invertebrados. Um exemplo disto são dados do Ministério do Meio Ambiente que relatam 458 espécies lenhosas por hectare, e 270 espécies de aves (MMA, 2004). Um inventário recentemente realizado mostrou a presença de 41



espécies de mamíferos (21 não-voadoras e 20 voadoras), sendo 14 espécies de pequenos mamíferos não-voadores (Didelphimorphia e Rodentia) (Oliveira *et al.*, 2018).

## 2 JUSTIFICATIVA

Os sistemas agroflorestais podem fornecer habitat para muitos roedores e funcionar como corredores ecológicos nas paisagens alteradas, visando minimizar os impactos das atividades humanas sobre os remanescentes florestais. Deste modo, torna-se necessário identificar e descrever a estrutura da comunidade parasitária nos roedores e comparar com estudos realizados tanto em outras áreas de agrofloresta quanto em áreas preservadas. Para tal, os estudos taxonômicos de helmintos são requisitos fundamentais para as análises ecológicas. Atualmente, várias disciplinas tem sido usadas para descrever espécies de nematódeos e cestódeos, com uma abordagem multidisciplinar utilizando a morfologia, a genética e a filogenia. De fato, os exemplares depositados em coleções helmintológicas atestam a riqueza biológica existente e constituem como um acervo de informação para estudos de ocorrência e distribuição geográfica.

Apenas um estudo foi feito sobre a estrutura e variação das comunidades helmínticas de roedores silvestres na Mata Atlântica do sul da Bahia, Nordeste brasileiro. O estudo aqui apresentado visa contribuir para o preenchimento desta lacuna sobre o conhecimento da helmintofauna de roedores sigmondontíneos e estrutura de metacomunidades de helmintos em um sistema agroflorestal.

Dois hipóteses nortearam este estudo:

(1) A metacomunidade de helmintos é caracterizada por um padrão de estruturação de maior substituição de espécies do que perda de espécies ao longo do gradiente ambiental devido à alta variabilidade da oferta de recursos entre as espécies hospedeiras, dependendo de suas características, como dieta, massa corporal e abundância (Poulin, 2007, Dallas & Presley, 2014).

(2) A distância taxonômica do hospedeiro influencia o padrão da metacomunidade de helmintos porque as interações parasita-hospedeiro são limitadas por aspectos filogenéticos e por uma ancestralidade comum entre os hospedeiros. Assim, um alto grau de especificidade de helmintos é esperado e, conseqüentemente, espera-se um baixo compartilhamento de espécies de helmintos entre as espécies hospedeiras.

Esta tese está inserida em uma linha de estudo de abordagem multidisciplinar e integrada das áreas de parasitologia, ecologia, zoologia, genética e epidemiologia do LABPMR / FIOCRUZ, que busca responder questões relacionadas à interface saúde-ambiente-biodiversidade, consolidando colaborações entre os grupos de

pesquisas de outras instituições de ensino e pesquisa (UERJ, UFRJ, UFPB, UESC, FURB, INCA). O presente estudo utilizou amostras coletadas no contexto do Projeto Rede Bioma da Mata Atlântica (BioM.A.) intitulado “Padrões de diversidade, biogeografia e endemismo de espécies de mamíferos, aves, anfíbios, drosófilas e parasitos na Mata Atlântica”, realizado através do Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBIO) do MCTI, Processo CNPq: 457524/2012-0.

### **3 OBJETIVOS**

#### **3.1 *Objetivo Geral***

Identificar e descrever a diversidade e a estrutura das comunidades de helmintos das espécies de roedores sigmodontíneos em um sistema agroflorestal de Mata Atlântica no estado da Bahia.

#### **3.2 *Objetivos Específicos***

- Identificar as espécies de helmintos coletados nos roedores da área de estudo através de morfometria e morfologia utilizando técnicas de microscopia de luz (ML), análise molecular, e microscopia eletrônica de varredura (MEV).
- Calcular as abundâncias, intensidades, prevalências, riquezas e associação de espécies de helmintos coletados em roedores sigmodontíneos da área de estudo.
- Analisar os padrões da metacomunidade de helmintos de roedores sigmodontíneos utilizando a análise de elementos de estrutura da metacomunidade da área de estudo e os mecanismos responsáveis pela diversidade de espécies utilizando-se atributos do hospedeiro, abundância dos hospedeiros, riqueza de espécies de helmintos e distância taxonômica do hospedeiro.
- Analisar padrões de similaridade na composição de infracomunidades e comunidade componente de helmintos entre e dentro de espécies de roedores.

#### 4 CAPÍTULO I: HELMINTHS OF SIGMODONTINE RODENTS IN AN AGROFORESTRY MOSAIC IN THE BRAZILIAN ATLANTIC FOREST: PATTERNS AND PROCESSES OF THE METACOMMUNITY STRUCTURE

**Costa et al 2022.** Helminths of sigmodontine rodents in an agroforestry mosaic in the Brazilian Atlantic Forest: Patterns and processes of the metacommunity structure. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife*. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.04.008>



Contents lists available at ScienceDirect

International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/ijppaw](http://www.elsevier.com/locate/ijppaw)

## Helminths of sigmodontine rodents in an agroforestry mosaic in the Brazilian Atlantic Forest: Patterns and processes of the metacommunity structure

Natália Alves Costa<sup>a,b,\*</sup>, Thiago dos Santos Cardoso<sup>b,c</sup>, Socrates Fraga da Costa-Neto<sup>b,d</sup>, Martin R. Alvarez<sup>e</sup>, Arnaldo Maldonado Junior<sup>b</sup>, Rosana Gentile<sup>b</sup>

<sup>a</sup> Pós-graduação em Biologia Parasitária, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Avenida Brasil, 4365, Manguinhos, 21040-360, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>b</sup> Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Avenida Brasil, 4365, Manguinhos, 21040-360, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>c</sup> Pós-Doutorado Nota 10 – 2021, Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro, Avenida Erasmo Braga, 118 - 6° andar, Centro, 20.020-000, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>d</sup> Fundação Oswaldo Cruz, Fiocruz Mata Atlântica, Avenida Rodrigues Caldas, s/n, Taquara, 22713-560, Rio de Janeiro, RJ, Brazil

<sup>e</sup> Coleção de Mamíferos “Alexandre Rodrigues Ferreira” – CMARF, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Rodovia Jorge Amado, km 16, CEP 45662-900, Ilhéus, BA, Brazil

### ARTICLE INFO

#### Keywords:

Ecology  
Elements of metacommunity structure  
Cestoda  
Nematoda  
Parasite ecology  
Parasitism

### ABSTRACT

Phylogenetically or taxonomically related hosts may harbour similar parasite communities due to phylogenetic conservatism. In addition, host attributes may favour their exposure to parasites. This study aimed to characterize the helminth fauna of sigmodontine rodents in an Atlantic Forest area in northeastern Brazil and determine the pattern of the helminth metacommunity structure. The influence of host attributes and host taxonomy on the metacommunity structure was also investigated. The most abundant helminth species were *Railletina* sp. and *Hassalstrongylus lauroi*. *Euryoryzomys russatus* was the most infected host species for helminth parasites, as approximately 81% (35/43) of the animals were infected by at least one helminth species. The helminth metacommunity structure was coherent at both the infracommunity and the component community scales, indicating that species responded to the same environmental gradient. A quasi-Clementsian pattern was observed for the infracommunities, indicating the occurrence of compartments of parasite species that were substituted along the environmental gradient, which was formed by host individuals. A quasi-Gleasonian pattern was found at the component community scale, showing random boundary clumping, which is consistent with the individualistic responses of parasite species to each host species. These patterns corroborated the high values of beta-diversity observed, indicating high species turnover among communities at both scales. Host taxonomic distance was the most important variable explaining the patterns of the helminth metacommunity structure.

### 1. Introduction

Parasites show different patterns of species diversity and distribution in their hosts (Poulin, 2007). A parasite community in a single host forms an infracommunity, and a parasite community in a host population, i.e., the sum of all infracommunities of a given host species, forms the component community (Bush et al., 1997). Thus, in the context of parasitism, species and/or specimens of hosts represent local communities (sites) that affect the transmission or establishment of the parasites

(Poulin, 2007). Studies on parasite communities are essential to the knowledge of biodiversity, and they help to understand the mechanisms associated with the occurrence and distribution of parasites in their hosts at different spatial and temporal scales (Krasnov et al., 2006; Nieto-Rabiela et al., 2018; Richgels et al., 2013). Metacommunities are local communities linked by the dispersal of potentially interacting species or specimens (Leibold et al., 2004). The metacommunity theory may be suitable for the study of parasitic communities, given the fragmented nature of parasitic populations in their hosts (Mihaljevic, 2012;

\* Corresponding author. Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Av. Brasil 4365, Manguinhos, 21040-360, Rio de Janeiro, RJ, Brazil.

E-mail address: [natalia@gmail.com](mailto:natalia@gmail.com) (N.A. Costa).

<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.04.008>

Received 22 December 2021; Received in revised form 18 April 2022; Accepted 18 April 2022

Available online 22 April 2022

2213-2244/© 2022 The Authors. Published by Elsevier Ltd on behalf of Australian Society for Parasitology. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

Poulin, 2007). Thus, the parasite metacommunity is a set of infracommunities of a given host species or a set of component communities.

Two complementary approaches of investigation have been proposed to study metacommunities, one related to their structuring patterns and one related to their mechanisms. The pattern-based approach (Leibold and Mikkelson, 2002) evaluates the elements of metacommunity structure (EMS). This approach investigates how local differences shape species distributions along environmental gradients. EMS analysis evaluates the species response to a given environmental gradient, the loss or replacement of species as a function of resource need, and the distribution limits of the species along the environmental gradient (Presley et al., 2010). In turn, the mechanistic approach is based on the mechanisms responsible for species diversity and community structuring (Cottenie, 2005; Leibold et al., 2004). In this way, the degree of similarity among local communities may depend on several factors (mechanisms), such as local and regional processes of species dispersion, biotic interactions, and environmental requirements (Leibold et al., 2004; Presley et al., 2010).

The mechanistic approach investigates the contribution of different factors to the metacommunity structure by decomposing the variance of a given set of factors (Dallas and Presley, 2014; Cardoso et al., 2020). Host attributes, for example (diet, body mass and abundance) are considered important predictors of host-parasite relationships (Cardoso et al., 2019, 2020, 2021; Dallas and Presley, 2014; Dallas et al., 2019; Kamiya et al., 2014). The host's diet can contribute to the acquisition of parasites because many parasites that have indirect life-cycles can be acquired by the consumption of their intermediate hosts (Leung and Koprivnikar, 2019). Hosts with higher body masses may have a greater number of potential niches for parasite colonization (Kamiya et al., 2014; Dallas et al., 2019). Hosts that are more abundant may have greater exposure to parasites in the environment than less abundant hosts (Cardoso et al., 2021; Dallas et al., 2020; Kamiya et al., 2014; Morand, 2015). In addition, the phylogeny of the host is related to the evolution of the host-parasite interaction (Dallas and Presley, 2014). Due to phylogenetic conservatism, phylogenetically (or taxonomically) related hosts may harbour similar parasite communities (Poulin, 2014).

Rodents constitute the most diverse mammalian order (Burgin et al., 2018) and harbour many helminth species (Carlson et al., 2020), some with zoonotic potential (Carvalho-Pereira et al., 2018). These organisms are hosts of several other parasites, such as bacteria, viruses and protozoa (Han et al., 2016). Despite this, there is still a large gap concerning the helminth community structure of wild rodents, as well as the mechanisms that influence the diversity of these parasites. In Brazil, recent studies on helminth metacommunities of wild rodents have been conducted in the Atlantic Forest (Boullosa et al., 2020; Cardoso et al., 2018) and in the Cerrado (Costa et al., 2019) using EMS analysis. The mechanistic approach was used in a helminth metacommunity of small mammals in the Brazilian Atlantic Forest (Cardoso et al., 2020); helminths of marsupials were also studied using the pattern-based approach in Brazil (Cirino et al., 2022; Costa-Neto et al., 2019). In addition, several studies on helminth metacommunities have been developed in different regions of the world, seeking to understand the patterns and processes of community structure in different hosts. Helminths of molluscs were investigated in lakes in the United States (Richgels et al., 2013); helminths of rodents in New Mexico (Dallas and Presley, 2014); benthic nematodes in lakes in Europe (Dümmer et al., 2016); helminths of amphibians in wetlands of the United States (Mihaljevic et al., 2018); and helminths of freshwater fishes in Brazil (Costa et al., 2021).

The aims of this study were to identify the helminth fauna of sigmodontine rodents (Rodentia: Sigmodontinae) in an area of the Atlantic Forest in northeastern Brazil and to determine the pattern of the metacommunity structure of these helminths and its related mechanisms, using both EMS and mechanistic analysis. The influence of host attributes and their taxonomic distance was investigated considering the infracommunity and component community scales. The following

hypotheses were tested: (1) The helminth metacommunity is characterized by a structuring pattern of greater species substitution than species loss along the environmental gradient due to the high variability of resource supply among host species depending on their characteristics, such as diet, body mass and abundance (Dallas and Presley, 2014; Poulin, 2007). (2) The host taxonomic distance influences the pattern of the helminth metacommunity because host-parasite interactions are constrained by phylogeny. Thus, a high degree of specificity of helminth species and, consequently, low sharing among host species is expected.

## 2. Materials and methods

### 2.1. Study area

This study is part of a comprehensive project that aimed to survey the biodiversity fauna and its parasites in several areas of the Brazilian Atlantic Forest. Helminths were collected from sigmodontine rodents at the Pratigi Environmental Protection Area (13°51' S; 39°16' W) in the municipality of Igrapiúna, state of Bahia, northeast Brazil. The area is covered by valleys and plains within the landholding of the Juliana Valley United Farms (Fazendas Reunidas Vale do Juliana). These farms comprise a set of agroforestry systems of rubber, cocoa, clove and peach palm production and include patchy areas of dense ombrophilous forest (OCT, 2019). The climate of the region is classified as wet equatorial (Af), according to the Köppen climate classification, which is characterized by high temperatures, high humidity and few seasonal variations, without dry seasons (Alvares et al., 2013).

### 2.2. Collection and identification of the helminths and hosts

The rodents were collected using Sherman® (Model XLK, 7.62 cm × 9.53 cm × 30.48 cm, Florida, USA) and Tomahawk (45 cm × 16 cm × 16 cm) live traps, which were placed on the ground and understorey along six linear transects composed of 15 capture points equidistant in 20 m, completing 35 traps in each transect. Pitfall traps were also installed using 60-L buckets along four additional linear transects with 20 capture points equidistant in 10 m, interconnected by a guide fence. Transects were spaced 500 m apart. All the traps were baited with a mixture of peanut butter, ripe bananas, oatmeal and sardines in soybean oil and replenished when consumed or every two days. Captures were carried out during ten consecutive nights in August 2014 and March 2015. The total sampling effort in the Pratigi Environmental Protection Area was 4,200 live traps-night and 1,600 pitfall buckets-nights. The rodents had their bionomic data recorded and were submitted to euthanasia for helminth recovery. The rodents were identified by external morphology, cranial morphology and cytogenetic analyses when necessary. The specimens were preserved using taxidermy and were housed as voucher specimens in the "Alexandre Rodrigues Ferreira" Mammal Collection at Santa Cruz State University (CMARF-UESC) (Supplementary Material).

Helminths were searched in the stomach, large and small intestine, lungs, liver and thoracic and abdominal cavities of the hosts. The nematodes were diaphanized in 0.5% lactophenol or 50% glycerol and mounted between a slide and a coverslip. Cestodes were stained with chlorhydric carmine, dehydrated in a graded alcohol series, cleared in methylsalicylate, and mounted in Canada balsam. The specimens were counted using a stereoscopic microscope and were identified under an optical microscope (Zeiss Axio Scope A1) that was coupled to an Axio Cam MRC digital camera for photomicrography. The species were identified according to Vicente et al. (1997) and Anderson et al. (2009) for nematodes, Rêgo (1967), Simões et al. (2017) and Guerreiro Martins et al. (2014) for cestodes, and other species descriptions. Voucher specimens were deposited at the Laboratory of Biology and Parasitology of Wild Mammal Reservoirs at Oswaldo Cruz Institute in Rio de Janeiro (Supplementary Material).

The animals were captured under authorization from the Brazilian



Government's Chico Mendes Institute for Biodiversity and Conservation (ICMbio; licence number 17131-4) and the Ethics Committee for Animal Use (CEUA) of the Oswaldo Cruz Foundation (licence LW-39/14) in collaboration with Santa Cruz State University (UESC). Biosafety techniques and personal safety equipment were used during all procedures involving animal handling and biological sampling (Lemos and D'Andrea, 2014).

### 2.3. Data analysis

Mean abundance, mean intensity and prevalence were calculated for each helminth species in each host species according to Bush et al. (1997). The mean abundance was calculated by dividing the total number of parasites by the total number of hosts. The mean intensity was considered the total number of parasites divided by the number of infected hosts. Prevalence was calculated by dividing the number of hosts infected by the total number of hosts and multiplying by 100. Species richness was considered the number of helminth species in each infracommunity.

The metacommunity structure of the helminths was investigated at the infracommunity level, considering each individual host as a site, and at the component community level, considering each host species as a site. The three elements of the metacommunity structure (EMS) (coherence, turnover and boundary clumping) were evaluated according to Leibold and Mikkelsen (2002) and Presley et al. (2010). The coherence element tests whether species respond to the same environmental gradient, quantifying the number of embedded absences, i.e., sites where there was no record of the presence of a particular species between two sites where the species was recorded (interruptions in the distribution of species) on a species incidence matrix ordered by reciprocal averaging. The metacommunity is considered coherent when the element coherence is significant and positive, that is, the matrix has fewer embedded absences than expected by chance. In this case, the two other elements are analysed. Significant and negative coherence, i.e., more embedded absences than expected by chance, indicates a checkerboard pattern. This pattern is related to competitive exclusion between pairs of species as a structuring mechanism (Diamond, 1975). When coherence is not significant, that is, embedded absences do not differ from the expected by chance, a random pattern is observed, which indicates that the species do not respond to the same environmental gradient (Leibold and Mikkelsen, 2002).

The turnover element determines whether the processes that structure the diversity lead to species substitution or loss along the gradient and is calculated by the number of species replacements in the incidence matrix. Significant and positive turnover, that is, higher turnover rate in relation to the average generated by chance, indicates species substitutions along the environmental gradient. Significant and negative turnover, i.e., lower turnover in relation to the average generated by chance, indicates loss of species resulting in nested structures (Patterson and Atmar 1986). When turnover is non-significant, the metacommunity patterns are called quasi-structures, which present the same assumptions as their idealized structures, but with less structuring strength (Presley et al., 2010). Then, the third element, boundary clumping, is calculated to determine the observed pattern.

Boundary clumping quantifies the overlap in the limits of species distribution along the environmental gradient (Leibold and Mikkelsen, 2002). This element is based on the Morisita index, in which the expected value for the null model is 1 (Hoagland and Collins, 1997). When turnover is positive, three structures might be detected, which indicates more species replacements than species loss. A Clementsian pattern is found when boundary clumping is greater than 1. This pattern is characterized by species compartments, due to phylogenetic, ecological and/or biological similarities with each other, which replace each other (Clements, 1916). When the index is less than 1, an evenly spaced distribution is found, indicating competition between species (Tilman, 1982). A Gleasonian pattern is observed when the boundary clumping is

non-significant. This pattern indicates that species distributions are the result of their individualistic responses to the environmental gradient (Gleason, 1926). When turnover is negative, nested structures are observed, indicating more species loss than species replacements. These structures might be clumped with species loss, if boundary clumping is greater than 1, hyperdispersed with species loss if boundary clumping is less than 1, or random with species loss, if boundary clumping is non-significant (Leibold and Mikkelsen, 2002).

We investigated the relative importance of host attributes and host taxonomic distance on the variation in helminth species abundance in the metacommunity. This analysis was performed for both the infracommunity and component community scales. For the infracommunity, the helminth abundance was considered the number of specimens of a given helminth species recovered in each single host, and for the component community, the helminth mean abundance in each host species was used. The host attributes considered were body mass, the abundance of a given host species (only at the infracommunity scale), host diet based on Paglia et al. (2012) (frugivorous/granivorous, frugivorous/omnivorous, frugivorous/seed predator and insectivorous/omnivorous), and helminth species richness for each infracommunity and component community. The host species abundance was estimated as the number of individuals of each species captured per transect. The mean body mass of each host species was considered for the analysis at the component community scale. Helminth species richness was considered the number of helminth species observed in each infracommunity or each component community. Taxonomic distance matrices were built using the taxa2dist function to quantify the taxonomic similarity among host species. As all host species belonged to the same subfamily, the rodent tribe was also used as a taxonomic level. This function generates a matrix of taxonomic distance indices between all possible pairs of species in the metacommunity. Scores were extracted from the first axis of a principal coordinate analysis (PCoA) of the matrix. These scores were used as the taxonomic variable in the following analyses.

The association of explanatory variables (host attributes and taxonomic variables) with the species abundance matrix was investigated using redundancy analysis (Rao, 1964). Before this analysis, species abundance matrices were transformed using the Hellinger distance method to adjust the data for the RDA (Legendre and Gallagher, 2001). Stepwise selection (forward stepwise selection) was performed from the global models (Blanchet et al., 2008) to identify which variables better explained the variation in helminth abundance. The significance of each model was obtained by ANOVA with 1000 permutations. Statistically significant models were used as components of the Variation Partitioning analysis performed using the "varpart" function. In this analysis, RDA and ANOVA were also used to run the models and test their significance, respectively, to calculate the variation attributable to each set of explanatory variables.

In addition, we calculated the multiple-site beta diversity for both infracommunity and component community scales and decomposed it into components of balanced variation in abundance (i.e., turnover of individuals) and abundance gradients (i.e., nestedness), according to Baselga (2017). The component of balanced variation will have the maximum value (1) when no species is present in more than one infracommunity or component community. In turn, the abundance gradient component will have the minimum value (0) when there are no species sharing among host individuals (infracommunity scale) or host species (component community scale). This analysis investigates whether diversity is driven by species loss or replacement in the metacommunity. This analysis was performed based on a dissimilarity matrix of the helminth species occurrence in each host species. This matrix was calculated using the Bray–Curtis index, considering the species abundance for each infracommunity and the mean species abundance for each component community (Cardoso et al., 2020).

A bipartite network analysis was carried out between the rodents and the helminth species to illustrate the interaction between the hosts and



their parasites (Poulin, 2010). This analysis was based on a matrix of the presence/absence of each helminth species in each host species.

The taxonomic distance matrices, ANOVA, RDA, and Variation Partitioning were performed using the vegan package (Oksanen et al., 2018), PCoA using the ape package (Paradis and Schliep, 2018), and beta diversity using the betapart package (Baselga et al., 2018). Bipartite network analysis was generated using the bipartite package (Dormann et al., 2008). The EMS analysis was performed using the metacom package (Dallas and Santini, 2020) in R software version 4.0.3 (R Core Team, 2020). The level of significance was 5% in all the analyses.

### 3. Results

#### 3.1. Helminth fauna

One hundred seventy-two specimens of signodontine rodents belonging to eight species were captured and analysed for the presence of gastrointestinal helminths. The rodent species were *Akodon cursor* Winge, 1887, *Euryoryzomys russatus* (Wagner 1848), *Hylaeamys seuanezi* (Weksler, Geise and Cerqueira, 1999), *Nectomys squamipes* Brants, 1827, *Oecomys catherinae* Thomas, 1909, *Oxymycterus dasytrichus* (Schinz, 1821), *Rhipidomys mastacalis* (Lund, 1840) and *Oligoryzomys nigripes* Olfers, 1818. In total, 16 helminth species were recovered (Tables 1–5). The nematodes found were *Syphacia carlitosi* Robles and Navone, 2007, *Syphacia hugoti* Robles, Panisse and Navone, 2014, *Syphacia* sp. (Seurat 1916), *Stilestrongylus eta* (Travassos, 1937) Durette-Desset, 1971, *Stilestrongylus* sp., *Hassalstrongylus epsilon* (Travassos, 1937) Durette-Desset, 1971, *Hassalstrongylus lauroi* Costa et al., 2021, *Protospirura numidica criceticola* Quentin, Karimi and Rodriguez de Almeida, 1968, *Nematostes scapteromi* (Ganzorig, Oku, Okamoto, Malgor and Kamiya, 1999) and *Physaloptera* sp. The cestodes found were *Raillietina* sp. Fuhrmann, 1920 and *Rodentolepis akodontis* Régo, 1967. Specimens of the family Hymenolepididae Railliet and Henry, 1909 and of the genus *Syphacia* were recovered but could not be identified at the species level.

Helminth species richness was low in all host species, ranging from four in *H. seuanezi* to one in *O. catherinae* and *R. mastacalis* (Fig. 1; Tables 1–5).

The bipartite network indicated that there was little sharing of helminth species among rodent species (Fig. 1). *Hylaeamys seuanezi* shared *H. lauroi* with *O. dasytrichus*, and *Stilestrongylus* sp. and *Raillietina* sp. with *E. russatus* (Fig. 1). *Oligoryzomys nigripes*, *N. squamipes* and *O. catherinae* shared the nematode *H. epsilon* (Fig. 1). *Akodon cursor* and *R. mastacalis* did not share helminth species with other host species (Fig. 1). Considering the helminths, among the 16 species found, only four were observed in more than one host species (Fig. 1).

#### 3.2. Helminth metacommunity structure and its mechanisms

The helminth metacommunity structure was coherent at both scales, infracommunities and component communities and indicated more

**Table 2**

Mean abundance, means intensity (±SD), prevalence (95% CI) and Importance Indices of the helminths of *Euryoryzomys russatus* (N = 43; number of infected hosts = 35) at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Parameters/Species	<i>Syphacia</i> sp. 3	<i>Stilestrongylus</i> sp.1	<i>Raillietina</i> sp.
Total Mean Abundance	0.14 ± 0.68	1.72 ± 4.90	8.51 ± 12.26
Male hosts	0	1.54 ± 4.93	7.25 ± 10.49
Female hosts	0.32 ± 0.98	1.95 ± 4.87	10.11 ± 13.93
Total Mean Intensity	3.00 ± 1.41	8.22 ± 8.11	12.62 ± 13.11
Male hosts	0	9.25 ± 9.54	10.24 ± 11.21
Female hosts	3.00 ± 1.41	7.40 ± 7.83	16.00 ± 15.27
Total Prevalence	4.65 (4.64–4.66)	20.93 (20.88–20.98)	67.44 (67.32–67.56)
Male hosts	0	16.67 (16.60–16.73)	70.83 (70.70–70.97)
Female hosts	10.53 (10.51–10.54)	26.32 (26.25–26.39)	63.16 (62.96–63.36)
Importance Indices	0.11	5.90	94.00
Category	Codominant	Dominant	Dominant

**Table 3**

Mean abundance, means intensity (±SD), prevalence (95% CI) and Importance Indices of the helminths of *Oligoryzomys nigripes* (N = 23; number of infected hosts = 5) at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Parameters/Species	<i>Syphacia</i> sp. 2	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	<i>Stilestrongylus eta</i>
Total Mean Abundance	0.87 ± 2.38	1.22 ± 4.55	0.57 ± 2.15
Male hosts	0.73 ± 1.94	0.47 ± 1.81	0.87 ± 2.64
Female hosts	1.13 ± 3.18	2.63 ± 7.42	0.00
Total Mean Intensity	6.67 ± 2.08	14.00 ± 9.90	6.50 ± 4.95
Male hosts	5.50 ± 0.71	7.00	6.50 ± 4.95
Female hosts	9.00	21.00	0.00
Total Prevalence	13.04 (13.01–13.07)	8.70 (8.64–8.76)	8.70 (8.67–8.72)
Male hosts	13.33 (13.30–13.36)	6.67 (6.64–6.70)	13.33 (13.29–13.38)
Female hosts	12.50 (12.43–12.57)	12.50 (12.34–12.66)	0
Importance Indices	42.25	39.44	18.31
Category	Dominant	Dominant	Dominant

species turnover than species loss along the environmental gradient (Table 6). At the infracommunity scale, a quasi-Clementsian pattern was observed, which indicates that species distribution along the environmental gradient was more clumped than expected by chance and that their distribution boundaries were coincident (Fig. 2, Table 6). At the component community scale, a quasi-Gleasonian pattern was observed,

**Table 1**

Mean abundance, means intensity (±SD), prevalence (95% CI) and Importance Indices of the helminths of *Hylaeamys seuanezi* (N = 50; number of infected hosts = 26) at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Parameters/Species	<i>Syphacia</i> sp. 1	<i>Hassalstrongylus lauroi</i>	<i>Stilestrongylus</i> sp.1	<i>Raillietina</i> sp.
Total Mean Abundance	2.00 ± 7.97	7.12 ± 16.70	0.58 ± 4.10	0.50 ± 2.62
Male hosts	1.96 ± 9.80	5.84 ± 16.50	1.16 ± 5.80	0.24 ± 0.83
Female hosts	2.04 ± 5.79	8.40 ± 17.13	0.00	0.76 ± 3.67
Total Mean Intensity	20.00 ± 18.10	16.95 ± 22.54	29.00	5.00 ± 7.38
Male hosts	49.00 ± 0.00	16.22 ± 25.05	29.00	2.00 ± 1.73
Female hosts	12.75 ± 9.29	17.50 ± 21.60	0.00	9.50 ± 12.02
Total Prevalence	10.00 (9.93–10.07)	42.00 (41.85–42.15)	2.00 (1.96–2.04)	10.00 (9.98–10.02)
Male hosts	4.00 (3.88–4.12)	36.00 (35.79–36.21)	4.00 (3.93–4.07)	12.00 (11.99–12.01)
Female hosts	16.00 (15.93–16.07)	48.00 (47.79–48.21)	0.00	8.00 (7.95–8.05)
Importance Indices	6.15	91.96	0.36	1.54
Category	Dominant	Dominant	Codominant	Dominant

**Table 4**  
Mean abundance, mean intensity (±SD), prevalence (95% CI) and Importance Indices of the helminths of *Akodon cursor* (N = 17; number of infected hosts = 5) at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Parameters/Species	<i>Syphacia carlitosi</i>	<i>Rodentolepis akodontis</i>
Total Mean Abundance	1.82 ± 4.63	0.06 ± 0.24
Male hosts	1.08 ± 2.81	0.08 ± 0.28
Female hosts	4.25 ± 8.50	0
Total Mean Intensity	7.75 ± 7.27	1.00
Male hosts	4.67 ± 4.51	1.00
Female hosts	17.00	0
Total Prevalence	23.53 (23.46–23.60)	5.88 (5.88–5.89)
Male hosts	23.08 (23.03–23.13)	7.69 (7.69–7.70)
Female hosts	25.00 (24.73–25.27)	0
Importance Indices	99.20	0.80
Category	Dominant	Codominant

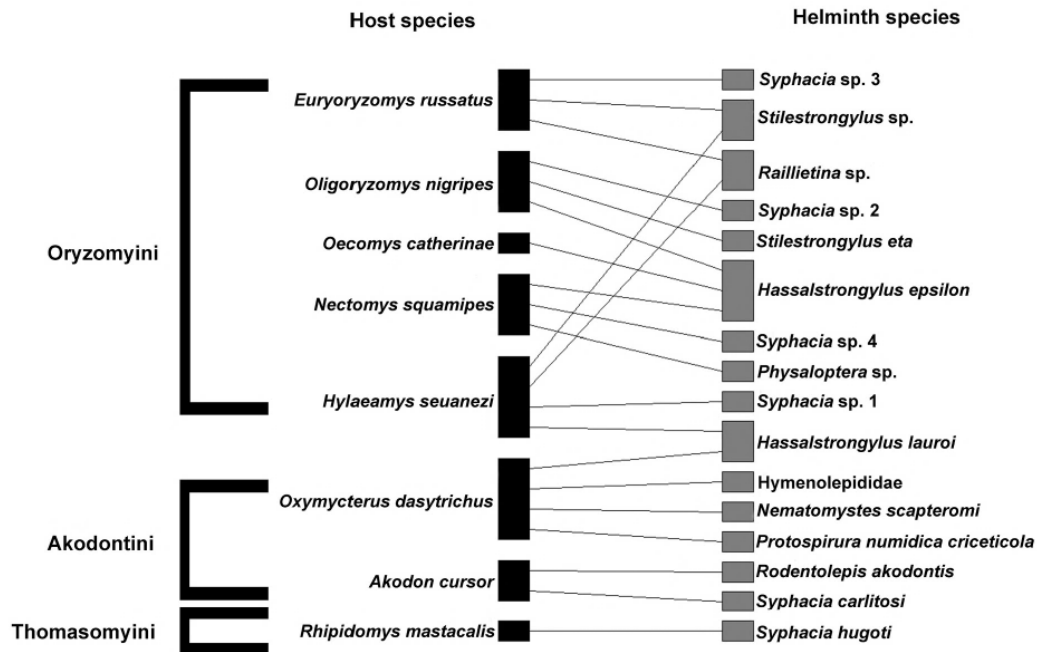
indicating randomly distributed boundaries and nonsignificant boundary clumping (Fig. 2, Table 6).

Regarding the mechanisms related to the observed structures, both host attributes and host taxonomic distance were significant, explaining the variation in helminth abundance at the infracommunity scale in the a priori analysis (Table 7). However, no influence of the tested variables was observed at the component community scale (Table 7).

The host attributes, represented by their body mass, diet and abundance, and the host taxonomic distance were significant in explaining the variation in helminth abundance when analysed either separately or together at the infracommunity scale (Table 8). The host taxonomic distance was represented by the first five PCoA vectors, which quantified approximately 80% of the taxonomic data variation. In relation to the variance partitioning analysis, the host attributes and the host taxonomic distance quantified 50.54% of the variation in the helminth species abundance (Table 8). Among these variables, taxonomic

**Table 5**  
Mean abundance, mean intensity (±SD), prevalence (95% CI) and Importance Indices of the helminths of *Nectomys squamipes* (N = 10; number of infected hosts = 6), *Oecomys catherinae* (N = 1; number of infected hosts = 1), *Oxymycterus dasytrichus* (N = 24; number of infected hosts = 12) and *Rhipidomys mastacalis* (N = 4; number of infected hosts = 1) at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Host species/Helminth species	Mean abundance ± Standard deviation	Mean intensity ± Standard deviation	Prevalence (95% CI)	Importance index	Category
<i>Nectomys squamipes</i>					
<i>Syphacia</i> sp. 4	4.50 ± 10.49	22.50 ± 13.44	20.00 (19.79–20.21)	14.48	Dominant
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	9.10 ± 15.52	18.20 ± 18.29	50.00 (49.69–50.31)	83.33	Dominant
<i>Physaloptera</i> sp.	0.10 ± 0.32	1.00	10.00 (9.99–10.01)	1.00	Dominant
<i>Oecomys catherinae</i>					
<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	16,00	16,00	100,00	100,00	Dominant
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>					
<i>Hassalstrongylus lauroi</i>	0.46 ± 2.25	11.00	4.17 (4.14–4.20)	1.28	Dominant
<i>Nematomystes scapteromi</i>	0.50 ± 1.79	6.00 ± 2.83	8.33 (8.31–8.36)	2.79	Dominant
<i>Protospirura numidica</i>	4.33 ± 10.89	14.86 ± 16.49	29.17 (29.03–29.31)	84.75	Dominant
Hymenolepididae 1	1.00 ± 2.93	6.00 ± 5.10	16.67 (16.63–16.70)	11.18	Dominant
<i>Rhipidomys mastacalis</i>					
<i>Syphacia hugoti</i>	1,75 ± 3,50	7,00	25,00 (24,89 ± 25,11)	1,00	Dominant



**Fig. 1.** The bipartite network analysis illustrating the rodent-helminth association at Pratigi Environmental Protection Area, municipality of Igrapiúna, state of Bahia, northeast Brazil. The brackets separate the rodent tribes.

**Table 6**

Elements of the helminths metacommunity structure (EMS) of sigmonontine rodents, at the infracommunity and component community scales, at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahi, Brazil. Abs = embedded absences. Rep = observed replacements. IMI = Morisita's Index. Mean = average of randomly generated matrices. SD = standard deviation and *P* = significance.

EMS	Infracommunities	Component communities
<b>Coherence</b>		
Abs	41	4
P	<0.01	<0.01
Mean	658.66	41.75
SD	71.62	6.92
<b>Turnover</b>		
Rep	6960	160
P	0.13	0.42
Mean	5642.91	152.13
SD	874.67	9.78
<b>Boundary clumping</b>		
MI	2.25	1.06
P	<0.01	0.27
<b>Metacommunity structure</b>	<b>quasi-Clementsian</b>	<b>quasi-Gleasonian</b>

distance accounted for most of the variation in helminth abundance when analysed separately from the host attributes (23.93%) (Table 8).

The total beta diversity among infracommunities was 0.98, and among component communities, it was 0.94 indicating low sharing of parasites between hosts. Considering each component of beta diversity, the helminth metacommunity showed greater turnover than nestedness

at both the infracommunity and component community scales (infracommunity: turnover = 0.95 and nestedness = 0.03; component community: turnover = 0.90 and nestedness = 0.04), indicating more species replacement than loss along the environmental gradient.

**4. Discussion**

**4.1. Helminth fauna**

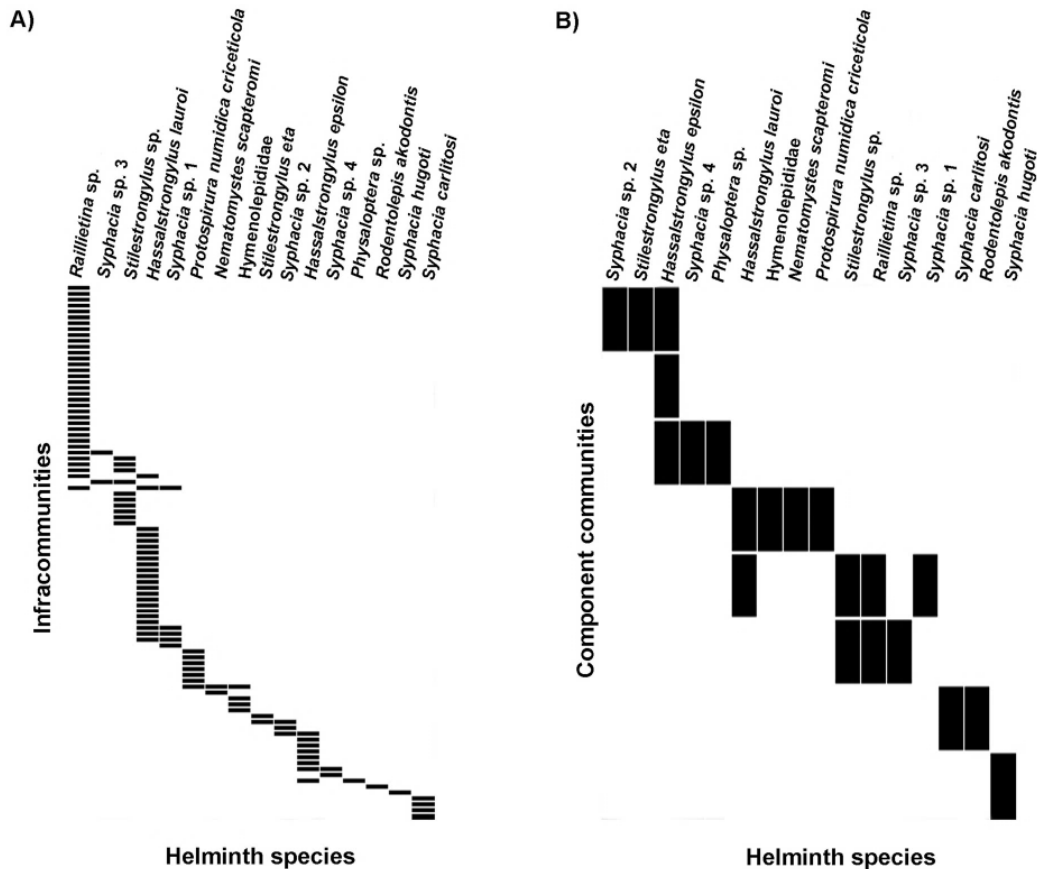
This study contributes to filling a large gap concerning the patterns and processes of the structure of helminth metacommunities of sigmonontine rodents. It also registered new hosts and geographic records for

**Table 7**

Analysis of Variance of the Redundancy analysis of the association of host attributes and host taxonomic distance with the species abundance matrix of the helminth metacommunity at Pratigi Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Scales	Variables					
	Host attributes			Taxonomic distance		
	DF	F	P	DF	F	P
Infracommunity	5	7.52	0.001	5	16.62	0.001
Component community	4	0.991	0.517	5	0.74	0.893

DF, degrees of freedom; F, Variation between sample means/variation within the samples; P, p value.



**Fig. 2.** Ordinated matrices for the helminths metacommunity at Pratigi Environmental Protection Area, municipality of Igrapiúna, state of Bahia, northeast Brazil. A) Infracommunities and B) Component Communities.



**Table 8**

Variance Partitioning analyses based on the redundancy analysis in order to determine the variation in helminth species abundance at Pratiği Environmental Protection area, state of Bahia, Brazil.

Scale	Partition	Variables	DF	Explained variation (%)	F	P
Infracommunity	Host attributes only	Host diet, Host body mass and host abundance	5	4.07	2.40	0.003
	Host taxonomic distance only	PCoA1, PCoA2, PCoA3, PCoA4 and PCoA5	5	23.93	9.22	0.001
	Host attributes + Host taxonomic distance (Total variation)		10	50.54	10.20	0.001
	Residuals (unexplained variation)			49.46		

several helminth species. *Euryoryzomys russatus* and *H. seuanezi* are new hosts for the cestode *Raillietina* sp. *Oecomys catherinae* is a new host for *H. epsilon*. *Rhipidomys mastacalis* is a new host for *S. hugoti*. *Hylaeamys seuanezi* is a new host for the genus *Stilestrongylus*. *Oxymycterus dasytrichus* is a new host for *Nematostomes scapteromi*. This is the first report of the helminth fauna of the rodents *Oxymycterus dasytrichus* and *Oecomys catherinae*. It is also a new geographic record in the state of Bahia for *P. numidica criceticola*, *Raillietina* sp., *R. akodontis*, and *Nematostomes scapteromi*. Moreover, this study also contributes to the helminth fauna of sigmodontine rodents in an agroforestry mosaic area in the Brazilian Atlantic Forest. Only one study of the helminth fauna of mammals has been carried out in agroforestry areas in Brazil, also in the state of Bahia (Kersul et al., 2020). In addition to that study, reports of helminths in rodents in the state of Bahia registered the presence of *Schistosoma mansoni* in the water rat *N. squamipes* (Silva and Andrade, 1989) and the helminth community of the common rat *Rattus norvegicus* in urban areas (Carvalho-Pereira et al., 2018).

The study by Kersul et al. (2020) also recorded the greatest helminth species richness for the rodent *H. seuanezi* when compared to the other rodents. However, the authors observed five morphotypes in this host, including the nematodes *Hassalstrongylus* sp. (posteriorly identified as *H. lauroi* by Costa et al. (2021)), *S. alata*, *Syphacia* sp., *Physloptera* sp. and cestode specimens of the family Hymenolepididae (Kersul et al., 2020).

Considering the occurrence of the genus *Stilestrongylus* in *E. russatus*, four species of this genus were reported for this host, *S. rolandoi*, *S. lanfrediae*, *S. kaagiyporai* and *S. evaginata* (Boullosa et al., 2019; Panisse and Digiani, 2018). The genus *Syphacia* was observed for this host by Kuhn et al. (2012). Other helminth species reported for this host were *Guerrerostrongylus zetta* (Travassos 1937), *Guerrerostrongylus gomesae*, *Guerrerostrongylus ulysi*, *Hassalstrongylus luquei*, *Raillietina guaricana*, *Syphacia* sp., *Tapinorema coronatum*, and the subfamily Nipostrongylinae (Boullosa et al., 2020; Costa et al., 2014; Kersul et al., 2020; Panisse et al., 2017).

The species *Hassalstrongylus epsilon* and *Stilestrongylus eta* have already been recorded in the rodent *O. nigripes* (Gomes et al., 2003; Kersul et al., 2020; Panisse et al., 2017; Simões et al., 2011). Other helminth species reported for this host were *Avellaria* sp., *S. aculeata*, *S. lanfrediae*, *Syphacia kinsellai*, *T. lenti*, *Litomosoides odilae*, *C. obesa*, *Cysticercus faciolaris*, *Raillietina* sp. and *R. akodontis* in Serra dos Órgãos National Park and in fragmented areas of the Brazilian Atlantic Forest (Simões et al., 2011). In addition, *Trichuris travassosi* was reported in the state of Rio Grande do Sul, Brazil (Gomes et al., 1992), and *Echinoparyphium scapteromae*, *Litomosoides bonaerensis*, *Litomosoides navonae*, *Stilestrongylus flavescens*, *Hassalstrongylus epsilon* and *T. coronatum* were registered in Argentina in this host (Navone et al., 2009; Panisse et al., 2017).

Concerning the helminth fauna of the rodent *Akodon cursor*, Simões et al. (2011) previously reported the helminths *Syphacia carlitosi* and *Rodentolepis akodontis*, as well as *Angiostrongylus* sp., *S. lanfrediae*, *S. aculeata*, *S. eta*, *Syphacia carlitosi* in the state of Rio de Janeiro. Kersul et al. (2020) reported *Syphacia alata*, *Syphacia* sp. and *Stilestrongylus aculeata* in the State of Bahia. Recently, Lucio et al., (2021) reported the occurrence of *P. numidica criceticola*, *P. (Paucipectines) zygodontomisi*, *M. necromysi*, *S. aculeata*, *S. eta*, *S. freitasi*, *T. navonae* and *S. alata* in *A. cursor*

in a matrix area of the Brazilian Atlantic Forest in the state of Rio de Janeiro.

*Oxymycterus dasytrichus* was infected by four species, including *Nematostomes scapteromi*. This species was previously reported in the rodent *Scapteromys tumidus* Waterhouse, 1837 (Jiménez-Ruiz and Gardner, 2003).

*Hassalstrongylus epsilon* was previously reported in the water-rat *N. squamipes* (Gomes et al., 2003; Kersul et al., 2020). Species of the genera *Syphacia* and *Phisaloptera* have also been reported for this rodent (Gomes et al., 2003; Kersul et al., 2020; Maldonado et al., 2006). Other records for this host include *Hassalstrongylus* sp., *L. carinii*, *L. chagasfilho*, *Raillietina* sp., *S. mansoni*, *T. travassosi* and *L. navonae* (Gomes et al., 2003; Kuhn et al., 2012; Maldonado et al., 2010).

Usually, the report of helminths in sigmodontine rodents indicates that trematodes occur in low prevalence rates. It is possible that environmental conditions that affect the geographic distribution of intermediate hosts influence the distribution of the trematodes. Thus, intermediate hosts containing the infective phase of these parasites may not have been consumed by these hosts. More studies on the diet and microhabitat of the hosts in the region will be necessary to clarify these aspects.

#### 4.2. Metacommunity structure

The patterns of the helminth species distribution along the metacommunity showed a coherent structure at both scales, the infracommunity and the component community, indicating that species responded to the same environmental gradient (Leibold and Mikkelsen, 2002). The metacommunity structure showed higher turnover than nestedness rates at both scales, infracommunity and component community, corroborating the first hypothesis. A greater replacement than loss of parasite species along the environmental gradient suggests that the resources required for the occurrence of parasites are less variable among individuals within a given host species than among host species. Thus, compartments of host specimens of the same host population were observed at the infracommunity scale. Regarding the component community scale, random limits of distribution of the helminth species were observed.

The quasi-Clementsian pattern observed for infracommunities indicates that species are clumped in clusters that are replaced along their hosts. Each cluster may consist of similar species of helminths due to interdependent ecological relationships or a shared evolutionary history. In this case, given the high parasite specificity and a low level of parasite sharing among host species observed, which corroborate our first hypothesis, clusters between infracommunities were formed by parasite species that co-occurred in the same infracommunity, suggesting the influence of processes related to host-parasite coevolution. Similarly, Dallas and Presley (2014) reported a Clementsian pattern for the helminth metacommunity of rodents in New Mexico, attributing the occurrence of this pattern to the high parasite specificity observed in their study. Costa et al. (2021) also recorded a Clementsian pattern for helminths of neotropical fishes, which may have been influenced by host attributes, such as body length and body mass.

In turn, the quasi-Gleasonian pattern, recorded at the component

community scale, indicates idiosyncratic responses of helminth species to the environmental gradient and random responses to one another (Presley et al., 2010). In this case, species coexistence is due to random similarities in environmental requirements. Thus, the parasite species were individually distributed along the host species but presented environmental requirements (e.g., intrinsic and extrinsic to their hosts) that were coincident throughout the metacommunity (Dallas and Presley, 2014). Cirino et al. (2021) reported a quasi-Gleasonian structure for helminths of the marsupial *Didelphis albiventris* in the Atlantic Forest, which might be related to intrinsic responses of each helminth species to the environmental gradient.

Other studies, however, recorded different patterns from those found in the present study. Cardoso et al. (2018) and Boullosa et al. (2020) recorded random distribution patterns of helminth species in sigmodontine rodents in the Atlantic Forest at both infracommunity and component community scales, suggesting that the helminths did not respond to the same environmental gradient. Costa et al. (2019) studied the helminth metacommunity of the sigmodontine rodent *Necomys lasiurus* in rural areas of the Brazilian Cerrado. The authors recorded a checkerboard pattern at the infracommunity scale, suggesting competitive exclusion between parasite species, and a quasi-nested pattern with random species loss at the component community scale, indicating that some localities had richer helminthic communities than others. Richgels et al. (2013) also recorded a quasi-nested pattern with random species loss for the trematode metacommunity of a mollusc in California lagoons. Costa-Neto et al. (2019) investigated the structure of the helminth metacommunity of the marsupial *Didelphis aurita* in different localities, recording patterns characterized by a greater species loss than species turnover at both scales, infracommunity and component community. However, when the localities were studied separately, random and checkerboard patterns were recorded for infracommunities, indicating that increasing spatial scale resulted in parasite species loss along the communities.

The high values of beta-diversity observed corroborated the pattern of the metacommunity structure. The larger rates for the turnover component compared to the nestedness component at both scales indicate that there is more species replacement than species loss among the hosts. This can be attributed to host-parasite coevolution processes, resulting in high host specificity and, consequently, low levels of helminth sharing in most species (Dallas and Presley 2014; Cardoso et al., 2020). As observed by the bipartite host-parasite interaction network, only four of 16 helminth species were recorded coinfecting different host species.

The sharing of *Stilestrongylus* sp. and *Raillietina* sp. between *H. seuanzei* and *E. russatus* may be associated with the taxonomic similarity between these hosts, as they both belong to the same tribe (Oryzomyini). Likewise, *O. nigripes*, *N. squamipes* and *O. catherinae* belong to the tribe Oryzomyini, which may have contributed to the sharing of *H. epsilon* among them. The sharing of *H. lauroi* between *H. seuanzei* and *O. dasytrichus*, which belong to different tribes (Oryzomyini and Akodontini, respectively), may be due to other host or parasite attributes. *H. lauroi* was one of the most abundant and prevalent helminths, which may have increased the chances of encountering hosts in the environment. Moreover, the high abundance of *H. seuanzei* may have promoted the sharing of *H. lauroi* with *O. dasytrichus*. Hosts with high population sizes may have a greater contribution to parasite dispersal than hosts with small population sizes (Johnson et al., 2020).

Host attributes and host taxonomic distance were also important to explain the variation in helminth abundance on the infracommunity scale, partially corroborating our second hypothesis, given that no influence of the tested variables on the helminth metacommunity at the component community scale was observed. Host attributes explained only 4.07% of the variation in helminth species abundance at the infracommunity scale. However, host body mass and feeding habits are considered some of the main determinants of the variation in parasite species richness or abundance (Cardoso et al., 2020; Dallas and Presley,

2014; Kamiya et al., 2014). Recently, Cardoso et al. (2021) pointed out that small mammal hosts with a high abundance, frugivorous/omnivorous diet and terrestrial locomotor habits were more vulnerable to infection by helminth parasites in a natural environment. Dallas et al., 2019, using a global database of parasite sharing between mammals, reported that the population density of the hosts was an important predictor of the host-parasite interaction. In turn, the host body size or body mass can be interpreted from the perspective of species-area relationships, so that hosts with larger body sizes can provide more resources (potential niches) for the establishment of parasites than smaller hosts (Kamiya et al., 2014). In addition, larger hosts may have a higher rate of exposure to parasites in the environment due to greater food consumption than hosts with smaller body sizes.

Dallas and Presley (2014) and Cardoso et al. (2020) also demonstrated that host attributes (e.g., body mass and trophic status or diet) were important factors related to the distribution of helminths of rodents. Similarly, Martínez-Salazar et al. (2016) suggested that the presence of rodents with different diet types contributed to the observed helminth diversity, given the occurrence of species with direct and indirect life cycles. In the present study, the presence of hosts with Frugivore/Granivore, Frugivore/Omnivore, Frugivore/Seed and Insectivore/Omnivore diets influenced the diversity of helminths. This may have contributed to the occurrence of 10 species of helminths with direct life-cycles (*S. carlitosi*, *S. hugoti*, four species of the genus *Syphacia*, *H. lauroi*, *H. epsilon*, *Stilestrongylus* sp. and *S. eta*), and six species with indirect life-cycles (*Raillietina* sp., *R. akodontis*, *Nematomystes* sp., *P. criceticola*, *Physaloptera* sp. and a species of Hymenolepididae).

The host taxonomic distance explained most of the variation in helminth abundance across infracommunities (20.84%) in the present study. In fact, some studies of mammalian parasites have shown the importance of host phylogeny or taxonomy in parasite diversity. Wells et al. (2019), studying helminths, and Dattilo et al. (2020), studying ectoparasites, showed that phylogenetically and taxonomically close mammals had more similar parasite communities than taxonomically distant mammalian hosts. Contrary to the results of the present study, Dallas and Presley (2014) did not find a high contribution of host phylogeny to helminth diversity, despite having observed high parasite specificity. Likewise, Cardoso et al. (2021) found no influence of host taxonomy on parasite sharing in a small mammal-helminth interaction network, raising new discussions about the effect of phylogenetic signals on host-parasite interactions.

The residual variation observed in the variance partitioning analysis at the infracommunity scale and the absence of significant variables at the component community scale indicate that other factors may have influenced the parasite distribution in the hosts. Parasite attributes (e.g., life cycle and infection niche), number of sites, and climatic variables (such as temperature and precipitation) are some of those factors.

The quasi-Clementsian and quasi-Gleasonian distribution patterns observed for the helminth metacommunity indicated larger species replacement than loss, corroborating the high values of beta-diversity and turnover. The quasi-Clementsian pattern found at the infracommunity scale indicated the occurrence of compartments of similar helminth species within each host species. The quasi-Gleasonian structure recorded at the component community scale indicated that the helminth species were independently distributed along the infracommunities, which is attributed to the intrinsic responses of each helminth species to the environmental gradient. The low parasite sharing among host species might be related to the existence of distinct conditions for the establishment of parasites among rodent species, promoting few overlapping distribution limits between shared helminths (e.g. *H. epsilon*, *H. lauroi*, *Stilestrongylus* sp. and *Raillietina* sp.). In addition, the host taxonomic distance was shown to be more important than the host attributes on helminth abundance along the environmental gradient. These results and the low level of helminth sharing among hosts are in accordance with the processes of host-parasite coevolution, as taxonomically close hosts may have similarities in their parasite



communities.

## Acknowledgements

The authors would like to thank the staff and students of the Laboratory of Biology and Parasitology of Wild Mammals Reservoirs, Oswaldo Cruz Institute (IOC) from Oswaldo Cruz Foundation (FIOCRUZ) and everyone who helped in field work, especially Élon O. Rios (CMARF-UESC). The field support provided by the Earth Conservation Organization (Organização de Conservação da Terra) - Pratiği Environmental Protection Area was essential for achieving this study at Juliana Valley United Farms (Fazendas Reunidas Vale do Juliana). We also thank Dr. R. Cerqueira (UFRJ) and Dr. Pedro C. Estrela (UFPA) for general coordination of the PPBio Rede BioMA. This work was financially supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico– CNPq-PPBio Rede BioM. A (457524/2012-0), Instituto Oswaldo Cruz (IOC-FIOCRUZ), Universidade Estadual de Santa Cruz –UESC (00220.1100.1264; 00220.1100.1645), Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro-FAPERJ (E-26/010.001597/2019) and Pós-graduação em Biologia Parasitária (IOC-FIOCRUZ). NAC received grants from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES)–Brasil–Finance code 001. RG received researcher fellowship number 304355/2018-6.

## Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.04.008>.

## References

- Alvares, C.A., Stape, J.L., Sentelhas, P.C., de Moraes Gonçalves, J.L., Sparovek, G., 2013. Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorol. Z.* 22, 711–728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>.
- Anderson, R.C., Chabaud, A.G., Willmott, S., 2009. *Keys to the Nematode Parasites of Vertebrates*. Archival Wallingford, p. 463.
- Baselga, A., 2017. Partitioning abundance-based multiple-site dissimilarity into components: balanced variation in abundance and abundance gradients. *Methods Ecol. Evol.* 8, 799–808. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12693>.
- Baselga, A., Orme, C.D.L., Villeger, S., Bortoli, J., Leprieux, F., Logez, M., 2018. Package 'betapart'.
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D., 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89, 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>.
- Boullosa, R.G., Cardoso, T., dos, S., da Costa-Neto, S.F., Teixeira, B.R., de Freitas, T.P.T., Júnior, A.M., Gentile, R., 2020. Helminth community structure of three sigmodontine rodents in the atlantic forest, southern Brazil. *Oecologia Aust.* 24, 577–589. <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2403.04>.
- Boullosa, R.G., Simões, R.O., Andrade-Silva, B.E., Gentile, R., Maldonado, A., 2019. A new heligmonellid (Nematoda) species of the genus *Stilestrongylus* in *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the atlantic forest, southern Brazil. *J. Helminthol.* 93, 352–355. <https://doi.org/10.1017/S0022149X18000251>.
- Burgin, C.J., Colella, J.P., Kahn, P.L., Upham, N.S., 2018. How many species of mammals are there? *J. Mammal.* 99, 1–14. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyx147>.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M., Shostak, A.W., 1997. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis et al. Revisited. *J. Parasitol.* 83, 575. <https://doi.org/10.2307/3284227>.
- Cardoso, T.S., de C Braga, C.A., Macabu, C.E., de O. Simões, R., da Costa-Neto, S.F., Maldonado Júnior, A., Gentile, R., Luque, J.L., 2018. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the atlantic forest, Southeast Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 27, 495–504. <https://doi.org/10.1590/s1984-2961201800066>.
- Cardoso, T.S., Macabu, C.E., Simões, R.D.O., Junior, A.M., Luque, J.L., Gentile, R., 2019. Helminth community structure of two sigmodontine rodents in serra dos Órgãos national park, state of rio de janeiro, Brazil. *Oecologia Aust.* 23, 301–314. <https://doi.org/10.4257/oeco.2019.2302.09>.
- Cardoso, T.S., Costa-Neto, S.F., Braga, C., Weksler, M., Simões, R.O., Maldonado, A., Luque, J.L., Gentile, R., 2020. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. *Community Ecol.* 21, 159–170. <https://doi.org/10.1007/s42974-020-00016-5>.
- Cardoso, T.S., de Andreazzi, C.S., Maldonado Junior, A., Gentile, R., 2021. Functional traits shape small mammal-helminth network: patterns and processes in species interactions. *Parasitology* 148, 947–955. <https://doi.org/10.1017/S0031182021000640>.
- Carlson, C.J., Dallas, T.A., Alexander, L.W., Phelan, A.L., Phillips, A.J., 2020. What would it take to describe the global diversity of parasites?: the global diversity of parasites. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 287 <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1841>.
- Carvalho-Pereira, T., Souza, F.N., Santos, L.R.N., Walker, R., Pertile, A.C., de Oliveira, D. S., Pedra, G.G., Minter, A., Rodrigues, M.G., Bahiense, T.C., Reis, M.G., Diggle, P.J., Ko, A.L., Childs, J.E., da Silva, E.M., Begon, M., Costa, F., 2018. The helminth community of a population of *Rattus norvegicus* from an urban Brazilian slum and the threat of zoonotic diseases. *Parasitology* 145, 797–806. <https://doi.org/10.1017/S0031182017001755>.
- Cirino, B.S., Costa-Neto, S.F., Cardoso, T.S., Estrela, P.C., Maldonado, A., Gentile, R., 2022. Gleasonian structure in the helminth metacommunity of the opossum *Didelphis albiventris* in two extremes of the Atlantic Forest. *J. Helminthol.* 96, e7. <https://doi.org/10.1017/S0022149X21000791>.
- Clements, F.E., 1916. *Plant Succession; an Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Inst. Washingt.
- Costa-Neto, S.F., Cardoso, T.S., Boullosa, R.G., Maldonado, A., Gentile, R., 2019. Metacommunity structure of the helminths of the black-eared opossum *Didelphis aurita* in peri-urban, sylvatic and rural environments in south-eastern Brazil. *J. Helminthol.* <https://doi.org/10.1017/S0022149X18000780>.
- Costa, A.P.L., Takemoto, R.M., Lizama, M., de los, A.P., Padial, A.A., 2021. Metacommunity of a host metapopulation : explaining patterns and structures of a fish parasite metacommunity in a Neotropical floodplain basin. *Hydrobiologia* 848, 5103–5118. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04695-7>.
- Costa, M.A.R., Júnior, A.M., Boia, M.N., Lucio, C., dos, S., de O. Simões, R., 2014. A new species of *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) from *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the atlantic forest. *Brazil. Neotrop. Helminthol.* 8, 235–242.
- Costa, N.A., Cardoso, T., dos, S., Neto, S.F. da C., Júnior, A.M., Gentile, R., 2019. Metacommunity structure of helminths of *Necromys lasiurus* (rodentia: Sigmodontinae) in different land use areas in the Brazilian Cerrado. *J. Parasitol.* 105, 271. <https://doi.org/10.1645/17-199>.
- Costa, N.A., Gentile, R., Kersul, M.G., Alvarez, M.R.D.V., Maldonado Junior, A., 2021. New species of *Hassalstrongylus* (trichostrongyloidea: Heligmonellidae) in the large-headed rice rat *Hylaeamys seuanezi*, in the atlantic forest of northeast Brazil. *Rev. Bras. Parasitol. Vet.* 30 <https://doi.org/10.1590/s1984-29612021031>.
- Cottenie, K., 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecol. Lett.* 8, 1175–1182. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x>.
- Dallas, T., Holian, L.A., Foster, G., 2020. What determines parasite species richness across host species? *J. Anim. Ecol.* 89, 1750–1753. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13276>.
- Dallas, T., Melbourne, B.A., Hastings, A., 2019. When can competition and dispersal lead to checkerboard distributions? *J. Anim. Ecol.* 88, 269–276. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12913>.
- Dallas, T., Presley, S.J., 2014. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. *Oikos* 123, 866–874. <https://doi.org/10.1111/oik.00707>.
- Dallas, T.A., Han, B.A., Nunn, C.L., Park, A.W., Stephens, P.R., Drake, J.M., 2019. Host traits associated with species roles in parasite sharing networks. *Oikos* 128, 23–32. <https://doi.org/10.1111/oik.05602>.
- Dallas, T.A., Santini, L., 2020. The influence of stochasticity, landscape structure and species traits on abundant–centre relationships. *Ecography* 43, 1341–1351. <https://doi.org/10.1111/ecog.05164>.
- Dáttilo, W., Barrozo-Chávez, N., Lira-Noriega, A., Guevara, R., Villalobos, F., Santiago-Alarcon, D., Neves, F.S., Izzo, T., Ribeiro, S.P., 2020. Species-level drivers of mammalian ectoparasite faunas. *J. Anim. Ecol.* 89, 1754–1765. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13216>.
- Diamond, J., 1975. *Assembly of species communities*. In: *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, 342–444.
- Dormann, C., Gruber, B., Fründ, J., 2008. *Introducing the bipartite Package: analysing ecological networks*. *R. News* 8, 8–11.
- Dümmer, B., Ristau, K., Traunspurger, W., 2016. Varying patterns on varying scales: a metacommunity analysis of nematodes in European lakes. *PLoS One* 11, 1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151866>.
- Gleason, H.A., 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bull. Torrey Bot. Club* 53, 7.
- Gomes, D.C., Lanfredi, R.M., Pinto, R.M., De Souza, W., 1992. Description of *Trichuris travassosi* N. Sp. (Nematoda: Trichurinae) from a Brazilian Rodent, by Light and Scanning Electron Microscopy. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* <https://doi.org/10.1590/S0074-02761992000500004> [pii].
- Gomes, D.C., Pereira, R., Vicente, J.J., Pinto, R.M., Cruz, R.P. da, Vicente, J.J., Pinto, R.M., 2003. Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian atlantic forest in the state of rio de janeiro, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 20, 699–707. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000400024>.
- Guerrero Martins, N.B., Robles, M. del R., Navone, G.T., 2014. Distribución geográfica de cestodes Hymenolepididae de *Oxymycterus rufus* (Rodentia - Cricetidae) en Argentina. *Rev. Argentina Parasitol.* 2, 14–22.
- Han, B.A., Kramer, A.M., Drake, J.M., 2016. Global patterns of zoonotic disease in mammals. *Trends Parasitol.* <https://doi.org/10.1016/j.pt.2016.04.007>.
- Hoagland, B.W., Collins, S.L., 1997. Gradient models, gradient analysis, and hierarchical structure in plant communities. *Oikos* 78, 23–30.
- Jiménez-Ruiz, F.A., Gardner, S.L., 2003. The nematode fauna of long-nosed mice *Oxymycterus* spp. from the Bolivian Yungas. *J. Parasitol.* 89, 299–308. [https://doi.org/10.1645/0022-3395\(2003\)089\[0299:TNFOLM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2003)089[0299:TNFOLM]2.0.CO;2).
- Johnson, C.K., Hitchens, P.L., Pandit, P.S., Rushmore, J., Evans, T.S., Young, C.C.W., Doyle, M.M., 2020. Global shifts in mammalian population trends reveal key

- predictors of virus spillover risk. *Proc. R. Soc. Biol. Sci.* 287, 20192736 <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2736>.
- Kamiya, T., O'Dwyer, K., Nakagawa, S., Poulin, R., 2014. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biol. Rev.* 89, 123–134. <https://doi.org/10.1111/brv.12046>.
- Kersul, M.G., Costa, N.A., Boullosa, R.G., Silva, A.A.S., Rios, É.O., Munhoz, A.D., Andrade-Silva, B.E., Maldonado, A., Gentile, R., Alvarez, M.R., 2020. Helminth communities of sigmodontine rodents in cocoa agroforestry systems in Brazil. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 11, 62–71. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.11.008>.
- Krasnov, B.R., Stanko, M., Morand, S., 2006. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. *J. Anim. Ecol.* 75, 1330–1339. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01156.x>.
- Kuhnén, V.V., Graipel, M.E., Pinto, C.J.C., 2012. Differences in richness and composition of gastrointestinal parasites of small rodents (Cricetidae, Rodentia) in a continental and insular area of the Atlantic Forest in Santa Catarina state, Brazil. *Braz. J. Biol.* 72, 563–567.
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecol. Lett.* 7, 601–613. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x>.
- Leibold, M.A., Mikkelsen, G.M., 2002. Coherence, species turnover, and boundary clumping elements of meta-community structure - oikos2002.pdf. *Oikos* 97, 237–250. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970210.x>.
- Lemos, E.R.S., D'Andrea, P., 2014. Trabalho com animais silvestres: procedimentos, riscos e biossegurança. Rio de Janeiro.
- Leung, T.L.F., Koprivnikar, J., 2019. Your infections are what you eat: how host ecology shapes the helminth parasite communities of lizards. *J. Anim. Ecol.* 88, 416–426. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12934>.
- Lucio, C., dos, S., Gentile, R., Cardoso, T., dos, S., de Oliveira Santos, F., Teixeira, B.R., Maldonado Júnior, A., D'Andrea, P.S., 2021. Composition and structure of the helminth community of rodents in matrix habitat areas of the Atlantic forest of southeastern Brazil. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 15, 278–289. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2021.07.001>.
- Maldonado, A., Gentile, R., Fernandes-Moraes, C.C., D'Andrea, P.S., Lanfredi, R.M., Rey, L., 2006. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. *J. Helminthol.* 80, 369–375. <https://doi.org/10.1017/JHL2006366>.
- Maldonado, A., Simões, R.O., Oliveira, A.P.M., Motta, E.M., Fernandez, M.A., Pereira, Z. M., Monteiro, S.S., Torres, E.J.L., Thiengo, S.C., 2010. First report of *Angiostrongylus cantonensis* (Nematoda: Metastrongylidae) in *Achatina fulica* (Mollusca: Gastropoda) from Southeast and south Brazil. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 105, 938–941. <https://doi.org/10.1590/S0074-02762010000700019>.
- Martínez-Salazar, E.A., Flores-Rodríguez, V., Rosas-Valdez, R., Falcón-Ordaz, J., 2016. Helminth parasites of some rodents (Cricetidae, Heteromyidae, and Sciuridae) from Zacatecas, Mexico. *Rev. Mex. Biodivers.* 87, 1203–1211. <https://doi.org/10.1016/j.rmb.2016.10.009>.
- Mihaljevic, J.R., 2012. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.01.011>.
- Mihaljevic, J.R., Hoye, B.J., Johnson, P.T.J., 2018. Parasite metacommunities: evaluating the roles of host community composition and environmental gradients in structuring symbiont communities within amphibians. *J. Anim. Ecol.* 87, 354–368. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12735>.
- Morand, S., 2015. (macro-) Evolutionary ecology of parasite diversity: from determinants of parasite species richness to host diversification. *Int. J. Parasitol. Parasites Wildl.* 4, 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.01.001>.
- Navone, G.T., Notarnicola, J., Nava, S., Robles, M.D.R., Galliari, C., Lareschi, M., 2009. Arthropods and helminths assemblage in sigmodontine rodents from wetlands of the Río de la Plata, Argentina. *Mastozool. Neotrop.* 16, 121–134.
- Nieto-Rabiela, F., Suzán, G., Wiratsudakul, A., Rico-Chávez, O., 2018. Viral metacommunities associated to bats and rodents at different spatial scales. *Community Ecol.* 19, 168–175. <https://doi.org/10.1556/168.2018.19.2.9>.
- OCT, 2019. Organização de Conservação da Terra [WWW Document]. Apa do Pratiği. Oksanen, J., Guillaume Blanchet, F., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlim, D., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, G.L., Solyomos, P., Stevens, M.H.H., Szoezs, E., Wagner, H., 2018. *Vegan: Community Ecology Package*.
- Paglia, A.P., Fonseca, G.A.B. da, 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., Mittermeier, R.A., Patton, J.L., 2012. Annotated checklist of Brazilian mammals 2<sup>a</sup> Edição. *Occas. Pap. Conserv. Biol.*
- Panisse, G., Del Rosario Robles, M., Digiani, M.C., Notarnicola, J., Galliari, C., Navone, G. T., 2017. Description of the helminth communities of sympatric rodents (Muroidea: Cricetidae) from the Atlantic Forest in northeastern Argentina. *Zootaxa* 4337, 243–262. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4337.2.4>.
- Panisse, G., Digiani, M.C., 2018. A new species of *Stilestrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) from the atlantic forest of Misiones, Argentina, parasitic in *Euryoryzomys ruscatus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Parasitol. Res.* 117, 1205–1210. <https://doi.org/10.1007/s00436-018-5801-2>.
- Paradis, E., Schliep, K., 2018. *Ape 5.0: an Environment for Modern Phylogenetics and Evolutionary Analyses in R. Bioinforma.* <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633> (Oxford, England) ER 35.
- Patterson, B.D., Atmar, W., 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.* 28, 65–82. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1986.tb01749.x>.
- Poulin, R., 2014. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *Int. J. Parasitol.* <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.02.003>.
- Poulin, R., 2010. Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends Parasitol.* 26, 492–498. <https://doi.org/10.1016/j.pt.2010.05.008>.
- Poulin, Robert, 2007. *Evolutionary Ecology of Parasite*, second ed. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Poulin, R., 2007. Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology* 134, 763–776. <https://doi.org/10.1017/S0031182006002150>.
- Presley, S.J., Higgins, C.L., Willig, M.R., 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119, 908–917. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18544.x>.
- R Core Team, 2020. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R A Lang. Environ. Stat. Comput. R Found. Stat. Comput., Vienna, Austria.
- Rao, C.R., 1964. The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya Indian J. Stat. Ser. A* 26, 329–358.
- Rêgo, A.A., 1967. Sobre alguns Cestódeos parasitos de roedores do Brasil (Cestoda, Cyclophyllidae). *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 65, 1–18.
- Richgels, K.L.D., Hoverman, J.T., Johnson, P.T.J., 2013. Evaluating the role of regional and local processes in structuring a larval trematode metacommunity of *Helisoma trivolvis*. *Ecography* 36, 854–863. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.07868.x>.
- Silva, T.M.C., Andrade, Z.A., 1989. Infecção natural de roedores silvestres pelo *Schistosoma mansoni*. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz* 84, 227–235. <https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000200011>.
- Simões, R.O., Simões, S.B.E., Luque, J.L., Iniguez, A.M., Júnior, A.M., 2017. First record of *Raillietina celebensis* (Cestoda: Cyclophyllidae) in south America: redescription and phylogeny. *J. Parasitol.* 103, 359–365. <https://doi.org/10.1645/16-139>.
- Simões, R.O.O., Souza, J.G.R.G.R., Maldonado, A., Luque, J.L.L., Jr, A.M., Luque, J.L.L., Simo, R.O., Simões, R.O.O., Souza, J.G.R.G.R., Maldonado, A., Luque, J.L.L., Jr, A.M., Luque, J.L.L., Simo, R.O., 2011. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. *J. Helminthol.* 85, 171–178. <https://doi.org/10.1017/S0022149X10000398>.
- Tilman, D., 1982. *Resource Competition and Community Structure*, seventeenth ed. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Vicente, J.J., Rodrigues, H.O., Gomes, D.C., Pinto, R.M., 1997. *Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de Mamíferos*. *Rev. Bras. Zool.* 14, 1–452.
- Wells, K., Gibson, D.I., Clark, N.J., 2019. Global patterns in helminth host specificity: phylogenetic and functional diversity of regional host species pools matter. *Ecography* 42, 416–427. <https://doi.org/10.1111/ecog.03886>.

5 CAPÍTULO II: NEW SPECIES OF *HASSALSTRONGYLUS* (TRICHOSTRONGYLOIDEA: HELIGMONELLIDAE) IN THE LARGE-HEADED RICE RAT *HYLAEAMYS SEUANEZI*, IN THE ATLANTIC FOREST OF NORTHEAST BRAZIL

**Costa et al 2021.** New species of *Hassalstrongylus* (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae) in the large-headed rice rat *Hylaeamys seuanezi*, in the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology*. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612021031>



## New species of *Hassalstrongylus* (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae) in the large-headed rice rat *Hylaeamys seuanezi*, in the Atlantic Forest of northeast Brazil

Nova espécie de *Hassalstrongylus* (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae) no roedor *Hylaeamys seuanezi*, na Mata Atlântica do nordeste do Brasil

Natália Alves Costa<sup>1,2\*</sup> ; Rosana Gentile<sup>2</sup>; Maíra Guimarães Kersul<sup>3</sup>; Martin Roberto Del Valle Alvarez<sup>4</sup>; Arnaldo Maldonado Junior<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-graduação em Biologia Parasitária, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

<sup>2</sup> Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

<sup>3</sup> Programa de Pós-graduação em Ciência Animal, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Campus Soane Nazaré de Andrade, Ilhéus, BA, Brasil

<sup>4</sup> Coleção de Mamíferos “Alexandre Rodrigues Ferreira” – CMARF, Departamento de Ciências Biológicas, Universidade Estadual de Santa Cruz – UESC, Ilhéus, BA, Brasil

**How to cite:** Costa NA, Gentile R, Kersul MG, Alvarez MRV, Maldonado Junior A. New species of *Hassalstrongylus* (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae) in the large-headed rice rat *Hylaeamys seuanezi*, in the Atlantic Forest of northeast Brazil. *Braz J Vet Parasitol* 2021; 30(2): e000521. <https://doi.org/10.1590/S1984-29612021031>

### Abstract

A new species of Trichostrongyloidea (Nematoda: Heligmonellidae), *Hassalstrongylus lauroi* n. sp., is described from specimens collected from the small intestine of the rodent *Hylaeamys seuanezi* in the Atlantic Forest of northeastern Brazil (Igrapiúna, state of Bahia). The genus *Hassalstrongylus* includes 17 species, which parasitize rodents occurring in the Neotropical and Nearctic regions. It differs from the genus *Stilestrongylus* through its smaller number of ridges in the synlophes and through the size of the genital cone. The main taxonomic characteristics of this new species are the subsymmetrical caudal bursa of type 2-2-1, ray 8 branching out at the base of the dorsal trunk, right lobe smaller than the left, and rays 4 and 5 of robust nature. In addition, the ornamental ray 5 and the robustness of ray 4 on the male caudal bursa, along with the modification of the ridges of the posterior end of the female, allow us to consider the specimens found to be a new species.

**Keywords:** Helminths, Nematoda, Rodentia, Cricetidae.

### Resumo

Uma nova espécie de Trichostrongyloidea (Nematoda: Heligmonellidae), *Hassalstrongylus lauroi* n. sp., descrita a partir de espécimes coletados do intestino delgado do roedor *Hylaeamys seuanezi* na Mata Atlântica do Nordeste do Brasil (Igrapiúna, estado da Bahia). O gênero *Hassalstrongylus* inclui 17 espécies, que parasitam roedores que ocorrem nas regiões Neotropical e Neártica. Este difere do gênero *Stilestrongylus* por ter menor número de cristas na sínlofe e pelo tamanho do cone genital. As principais características taxonômicas dessa nova espécie são a bolsa caudal subsimétrica do tipo 2-2-1, raio 8, ramificando-se na base do tronco dorsal, lobo direito menor que o esquerdo e os raios 4 e 5 são robustos. Além disso, o raio 5 é ornamentado na bolsa caudal dos machos, e ocorre uma modificação nas cristas da extremidade posterior da fêmea, que permite considerar os espécimes encontrados como uma espécie nova.

**Palavras-chave:** Helmintos, Nematoda, Rodentia, Cricetidae.

Received January 12, 2021. Accepted March 11, 2021.

\*Corresponding author: Natália Alves Costa. E-mail: [natila1@gmail.com](mailto:natila1@gmail.com)



This is an Open Access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits unrestricted use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

## Introduction

Heligmonellidae (Skrajabin & Schikhobalova, 1952 tribe) Durette-Dessete & Chabaud, 1977 is a large family of small nematodes. It parasitizes the small intestine and, more rarely, the stomach, lungs and liver of terrestrial vertebrates, particularly rodents (Durette-Desset, 1968). Intrafamilial taxonomy is based on characteristics of the bursa, with traits of the synlophe used for the determination of genera (Durette-Desset, 1971a; Vicente et al., 1997). *Hassalstrongylus* Durette-Desset, 1971, includes 17 species with 19 to 24 cuticular longitudinal ridges that vary in body size and body sagittal plane. This genus has a symmetrical or subsymmetrical caudal bursa and a non-hypertrophied genital cone, and mainly parasitizes cricetid rodents (Anderson, 2000; Durette-Desset, 1985). Species of the genus *Hassalstrongylus* share several traits with species of the genus *Stilestrongylus* Freitas, Lent and Almeida, 1937. However, the number of ridges (less than 24 cuticular subequal) in the synlophe, the bursal characters, and the size of the genital cone of the former in relation to the latter are reliable characteristics for separating these genera (Durette-Desset & Digiani, 2010; Suriano & Navone, 1992).

The large-headed rice rat, *Hylaeamys seuanezi* (Weksler, Geise & Cerqueira, 1999), is a sigmodontine rodent endemic to the Brazilian Atlantic Forest. It occurs in forested areas and agroforestry systems in northeastern and southeastern Brazil, in the states of Bahia, Espírito Santo, Minas Gerais and Rio de Janeiro (Brennand et al., 2013; Silva et al., 2020). It has a mean adult body mass of 51 g and mean adult length of 275 mm (Bonvicino et al., 2008). It has nocturnal habits and forages mainly on fruits and seeds (Paglia et al., 2012).

The only study so far to have reported on the helminth fauna of *H. seuanezi* was carried out in agroforestry areas in the municipality of Ilhéus, state of Bahia, northeastern Brazil (Kersul et al., 2019). In that study, occurrences of *Hassalstrongylus* sp. in this rodent were recorded.

Here, we describe a new species of the genus *Hassalstrongylus* that was found parasitizing the rodent *H. seuanezi* in the Brazilian Atlantic Forest, in the municipality of Igrapiúna, also in the state of Bahia.

## Materials and Methods

During a comprehensive study of mammal diversity and parasites in the Atlantic Forest, rodents were captured and helminths were recovered for ecological studies. These activities were carried out in preserved areas of the Pratiği Environmental Protection Area (13°51'8" S; 39°16'54.9" W) in the municipality of Igrapiúna, southern Bahia. The area encompasses valleys and plains within the landholding of the Juliana Valley United Farms (Fazendas Reunidas Vale do Juliana). These farms comprise a set of agroforestry systems (rubber, cocoa, clove and peach palm production) and also include patchy areas of dense ombrophilous forest (OCT, 2019).

The animals were collected by means of Sherman and Tomahawk traps. These were placed on the ground along six transects of 15 trapping points. Pitfall traps were also installed using 60-liter buckets along four additional transects. The spacing between the transects was 500 m and between traps, 20 m. All the traps were baited with a mixture of peanut butter, sardines in soybean oil, ripe bananas, cornmeal and oat flakes. Trapping was carried out during ten consecutive nights in August 2014 and March 2015. The host rodents were identified from their external morphology and cranial morphometries. The specimens were preserved by means of taxidermy and were housed as voucher specimens in the "Alexandre Rodrigues Ferreira" Mammal Collection of Santa Cruz State University (CMARF-UESC). The animals were caught under authorization from the Brazilian Government's Chico Mendes Institute for Biodiversity and Conservation (ICMBio; license number 17131-4) and from the Ethics Committee for Animal Use (CEUA) of the Oswaldo Cruz Foundation (license number LW-39/14). Biosafety techniques and personal safety equipment were used during all the procedures involving animal handling and biological sampling (Lemos & D'Andrea, 2014).

The stomach, intestine, lungs and thoracic and abdominal cavities of the hosts were searched for helminths. For morphological characterization and description of the internal structures, and for observation of the morphological characteristics, the helminths were diaphanized in 0.5% lactophenol or 50% glycerol and were mounted between a slide and cover slip. These specimens were analyzed using a compound microscope (Zeiss Standard 20), and drawings were made with the aid of a camera lucida.

The specimens were also subjected to the scanning electron microscopy (SEM) technique. The nematodes were fixed in a 2.5% glutaraldehyde solution at room temperature for one hour and were then washed in 0.1 M sodium cacodylate buffer with 3.5% sucrose (pH 7.2). They were post-fixed in a 2% osmium tetroxide solution, in 0.2 M sodium cacodylate buffer with 7% sucrose, at room temperature for two hours. After washing, the specimens were



dehydrated in an increasing ethanol series, at each step for one hour. They were then critical-point dried using CO<sub>2</sub>, mounted with silver adhesive tape on aluminum stubs and sputter-coated with a 20 nm layer of gold. The samples were observed in a Jeol JSM-6390 LV scanning microscope at a voltage of 15 kV, at the electron microscopy platform of the Oswaldo Cruz Institute.

The synlophe was studied as indicated by Durette-Desset (1985), and the nomenclature referring to the axis of orientation and other characteristics of the synlophe followed the descriptions of Durette-Desset & Digiani (2005) and Durette-Desset et al. (2017). The morphometric data were expressed in micrometers (unless otherwise stated), with minimum, maximum, and average in parentheses. The type species was deposited in the Helminthological Collection of the Oswaldo Cruz Institute (CHIOC), Rio de Janeiro, Brazil.

### ***Hassalstrongylus lauroi* n. sp. (Figures 1-2)**

Types: holotype (voucher number: CHIOC 38976 a); allotype (voucher number: CHIOC 38976 b); paratype (voucher number: CHIOC 38976 c)

Type host: *Hylaeamys seuanezi* (Weksler, Geise & Cerqueira, 1999) (Rodentia, Sigmodontinae); voucher number CMARF 1488

Other hosts: *Oxymycterus dasytrichus* Fischer, 1814

Site of infection: small intestine

Type locality: Pratigi Environmental Protection Area, Igrapiúna (13° 51' 8" S; 39° 16' 54.9" W), Bahia, Brazil

Abundance: 367 (178 males and 189 females). Mean abundance: *H. seuanezi*, 16.95 (2-82). *O. dasytrichus*, 0.46 (11).

Prevalence: *H. seuanezi*, 42% (21 infected / 50 examined hosts); *O. dasytrichus*, 4.17%, one of 24 examined hosts (eleven worms in a single host).

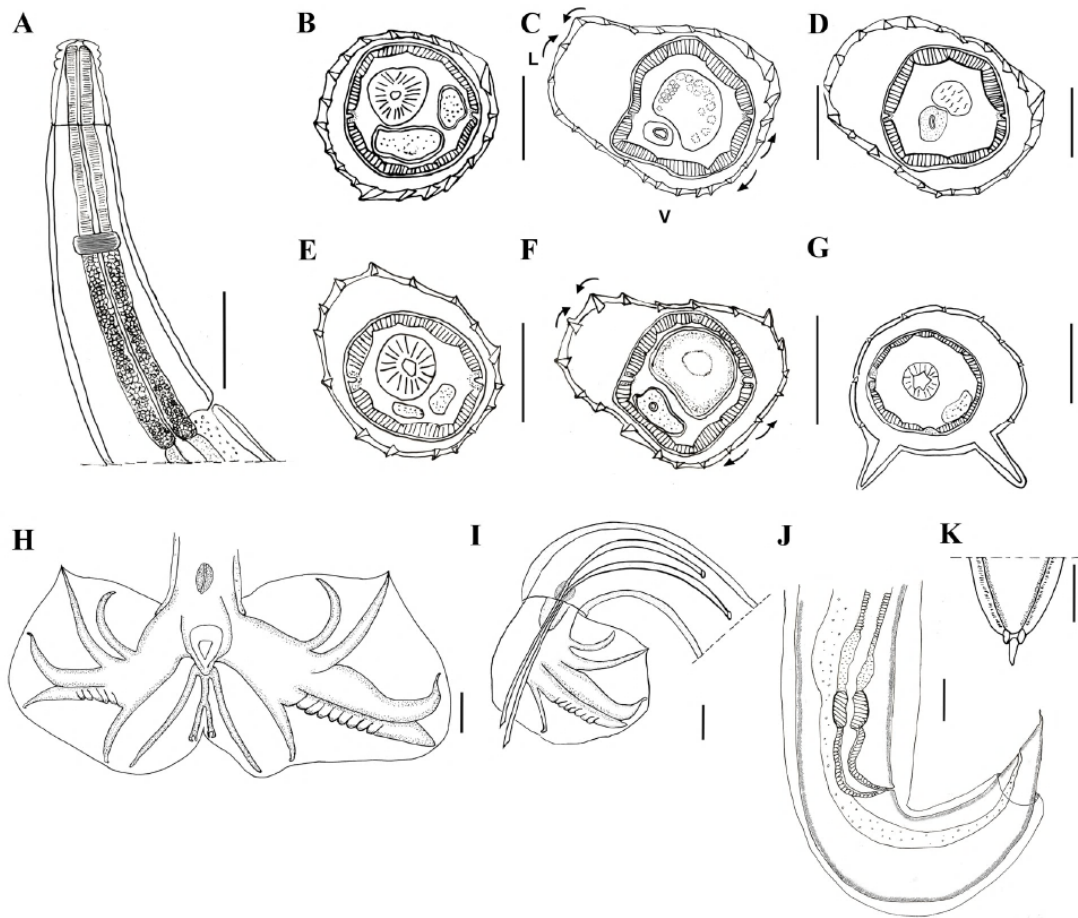
Etymology: Dedicated to Dr. Lauro Travassos a renowned parasitologist who made substantial contributions to helminthology and the systematics of the Trichostrongyles. For further information about Dr. Travassos, see Ferreira (1989).

### Description

General: small nematodes, sexually dimorphic, body coiled along left ventral side in 2-4 spirals in males, more loosely and irregularly coiled in females. Nerve ring just before the excretory pore. Excretory pore 79-98% of esophageal length in males, 60-95% in females. Deirids not observed. Cephalic vesicle present (Figure 1A). In apical view, rounded buccal opening surrounded by very thin ring. Two amphids, six external-labial papillae and four submedian cephalic papillae observed (Figure 2B).

Synlophe (based on 2 males and 3 females): in both sexes there is a cephalic vesicle with ridges appearing posterior to cephalic vesicle, ridges ending immediately anterior to caudal bursa in male and to anus in female (Figures 2A, D). At level of esophagus, males feature 18-20 ridges (Figure 1B) and females, 16-20 ridges (Figure 1E); at middle body, males feature 20-24 ridges (Figure 1C) and females, 19 ridges (Figure 1F). Males feature 22-24 ridges at level of spicules (Figure 1D) and females, 11 ridges at level of vulva (Figure 1G). Ridges slightly unequal in size, with right ventral ridges smaller than left ridges. Right-ventral ridges oriented more perpendicularly to body surface at esophagus-intestinal junction in male, and at middle body in female. Ventrolateral ridges at level of vulva are larger than the other ridges and extend ventrally. Double axis of orientation of ridges; right axis inclined at about 62° and left axis at 75° to sagittal axis in males. In females, right axis inclined at about 51° and left axis at 72° to sagittal axis.

Male: measurements (range and average) based on 11 specimens: 2.8-4.6 (3.6) mm long, 121-179 (144) wide at mid-body. Cephalic vesicle 42-56 long (49), 31-44 wide (37). Nerve ring and excretory pore situated 113-233 (173) and 383-458 (421) from apex, respectively. Esophagus 392-647 long (560) (Figure 1A). Caudal bursa subsymmetrical, with left lobe slightly larger, dorsal lobe with cleft, ray pattern 2-2-1. Ray 2 thin, curved medially. Ray 3 longer than ray 2, straight, reaching bursal margin. Ray 4 robust and slightly longer than ray 5, both distally, ray 4 anteriorly curved, ray 5 slightly posteriorly curved with ornamentation along the structure, similar to a "corrugated". Ray 6 posteriorly curved, not reaching bursal margin (Figure 1H). Ray 8 arising from the base of the dorsal ray, not reaching bursal margin. Dorsal ray slender, divided at about distal third into two branches, each bifurcating into ray 9 (external branches) and ray 10 (internal branches). Genital cone conical, 58-78 long (71) by 48-65 wide (51)



**Figure 1.** *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. (A), ventral view of the anterior end of a male, showing cephalic vesicle, esophagus, nerve ring and excretory pore anterior extremity. Synlophe in sections at different body levels, with section orientation on dorsal side and left side; (B-G), male paratype: (B), at esophago-intestinal junction; (C) at mid-body; (D) at posterior-end third of body length, at level of spicules. E-G, female paratype: E, at esophago-intestinal junction, female; (F), at mid-body; (G) at level of vulva; (H) male, ventral view of the posterior end of a paratype, showing caudal bursa, genital cone and spicules omitted; (I) male, lateral view, showing left lobe and spicules; (J) posterior end of a paratype showing a cuticle expansion around the tail, vulva, anus, infundibulum and tail; (K) ventral view of a female, showing lateral appendix. Symbols: L, left, V, ventral. Scale bars= 50 µm

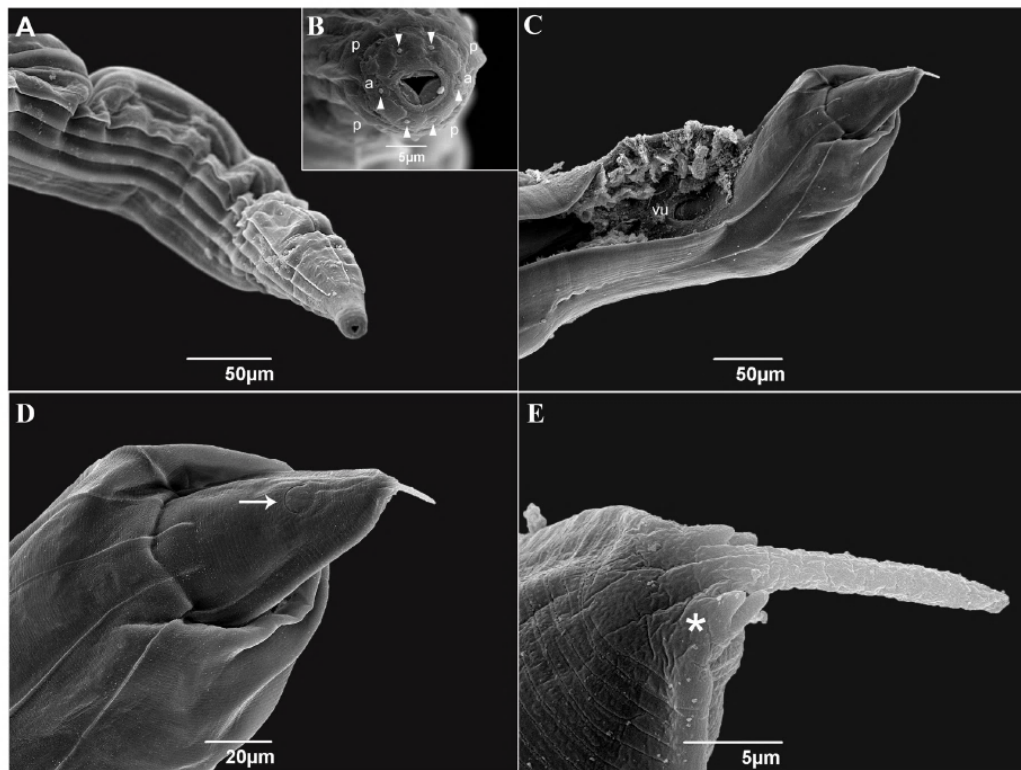
at base in ventral view. Gubernaculum 38-54 long (46) and 21-28 wide (24) at bas. Equal size spicules 511-674 long (622.03) (Figure 1I). Ratio SpL/BL: 18% (16–20%).

Female: measurements (range and average) based on 10 specimens: 2.9-4.3 mm long (3.6 mm), 121-188 wide (151) at mid-body. Cephalic vesicle 42-54 long (47), 28-39 wide (31). Nerve ring and excretory pore situated 194-267 (246) and 225-347 (279) from apex, respectively. Esophagus 364-556 long (445). Uterus monodelphic. Vulva situated 228-379 (298) from caudal end. Vagina vera 22-26 long (24), vestibule 103-122 long (110), sphincter 40-53 (46) long and 36-44 wide (38), infundibulum 86-106 long (94). Infundibulum folded; proximal end not clearly observed (Figure 1J). Eggs 58-66 long (62) and 26-32 wide (30). Tail ending short and pointed in a lateral appendix on each side (Figures 1K, 2E) and a cuticle expansion around the tail (prepuce) (Figure 2D). Ventrolateral ridges around vulva ventrally projected, forming a concavity (Figures 2C).

#### Taxonomic discussion

According to Durette-Desset (1971 a), the genus *Hassalstrongylus* is characterized by a non-hypertrophied genital cone, a symmetrical or subsymmetrical caudal bursa and a synlophe with a number of ridges ranging from 19 to





**Figure 2.** Scanning electron micrographs of *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. (A) anterior dorsal view of a female, showing cephalic vesicle and ridges appearing posteriorly to cephalic vesicle; (B) apical view of a female, showing cephalic papillae (p), amphids (a) and external labial papillae (arrowhead ►); (C) posterior end of a female, showing vulva (vu) and modified ridges; (D) tail showing anus (arrow →); (E) tail tip with appendages highlighted (asterisk \*).

24, and mainly parasitizes rodents in Cricetidae. The following taxonomic characteristics: (1) number of cuticular ridges, (2) rotation of the orientation axis and (3) elongation of the genital cone of the caudal bursa are essential for identifying *Hassalstrongylus* and separating it from the genera *Carolinensis*, *Stilestrongylus* and *Guerrerostrongylus*, which belong to the same evolutionary lineage (Durette-Desset & Digiani, 2010; Pérez-Ponce de León et al., 2000; Weirich et al., 2016). Because of the number of ridges (24 in the middle body) and the characteristics of the caudal bursa (subspherical with non-hypertrophied genital cone), the specimens studied here can be included in the genus *Hassalstrongylus*.

The main taxonomic characteristics of this new species comprise a subspherical caudal bursa of type 2-2-1, ray 8 arising from the base of the dorsal trunk, left lobe larger than the right lobe and rays 4 and 5 of robust nature, the latter presenting a corrugated shape in both lobes. Because the new species presents ray 8 longer than the dorsal ray, it can be distinguished from *H. dessetae* Pinto, 1978, *H. epsilon* (Travassos, 1937) Durette-Desset, 1971b, *H. puntanus* Digiani & Durette-Desset, 2003, *H. argentinus* Freitas, Quaresma & Almeida, 1937; *H. hoineffae* Durette-Desset, 1969 *H. beta* (Travassos 1918); *H. echalieri* Diaw, 1976. This character (ray 8 larger than dorsal ray) was observed in all specimens analyzed of *H. lauroi*. For *H. chabaudi* and *H. dollfusi* Diaz-Ungria, 1963, this character could not be clearly observed (Diaw, 1976). The spicules of *H. lauroi* are larger than those of *H. dessetae*, *H. puntanus*, *H. hoineffae*, *H. echalieri* and *H. chabaudi*. The length of the spicules of *H. lauroi* is similar to spicules of *H. dollfusi*, *H. beta* and *H. argentinus*. Concerning *H. dollfusi*, this species has similarities with *H. lauroi* in relation to the caudal bursa, differing only in the size of the lobes, with the left lobe larger than the right one in *H. lauroi* and the opposite in *H. dollfusi*. In addition, *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. differs from *H. chabaudi* Diaw, 1976, *H. bocqueti* Denke, 1977, *H. lichtenfelsi* Durette-Desset, 1974, *H. forresteri* Durette-Desset, 1974, *H. musculi* (Dikmans, 1935) Durette-Desset, 1974 and *H. schadi* (Durette-Desset, 1971) in that its rays 4 and 5 are robust. It also differs from *H. mazzai* Freitas, Quaresma & Almeida, 1937, *H. aduncus* (Chandler, 1932) and *H. luquei* Costa, Maldonado, Bóia,

Lucio & Simões, 2014, in that ray 8 is inserted at the base of the dorsal trunk. The specimens differ from *H. schadi* through the presence of a simple genital cone. Thus, the presence of specific caudal bursa characteristics makes it possible to consider the specimens found in *H. seuanezi* to be a new species.

Furthermore, two morphological characteristics described above seem to be specific to our specimens: the ornamentation on corrugated shape ray 5 and the robustness of ray 4 on the male caudal bursa. In addition, the ventrolateral ridges around the vulva, ventrally projected forming a concavity, observed in *H. lauroi*, was also observed only in *H. dollfusi* (Diaw, 1976; Travassos, 1939). In *H. aduncus*, ridges were also observed, and these ended between the vulva and the anus. All of these specific characteristics allow us to consider that our specimens are a new species, named here *Hassalstrongylus lauroi* n. sp.

## Discussion

Among the 17 species of the genus *Hassalstrongylus*, 14 parasitize sigmodontine rodents and three, murine rodents. This genus has wide geographical distribution and is found in both the Neotropical and the Nearctic regions. In North America, four species have been described in the USA: *H. musculi* (syn. *Longistriata musculi*) parasitizing *Mus musculus* (Linnaeus, 1758); *H. aduncus* parasitizing *Sigmodon hispidus* Say and Ord, 1825; and *H. lichtenfelsi* and *H. forresteri* infecting *Oryzomys palustris* (Harlan, 1837) (Durette-Desset, 1972, 1974). One species has been described in Mexico: *H. bocqueti* infecting *Oryzomys alfaro* (syn. *Handleyomys alfaro*, Allen, 1891) (Durette-Desset, 1974, 1985). In South America, 12 species have been registered: *Hassalstrongylus schadi* (syn. *Longistriata schadi*) infecting *Nectomys alfari* (Goldman, 1913) (syn. *Sigmodontomys alfari* J.A. Allen, 1897) in Colombia; *H. dollfusi* parasitizing *Mus musculus* in Venezuela; *H. echalieri* infecting *Oryzomys* sp. in French Guiana; *H. puntanus* infecting *Graomys griseoflavus* (Waterhouse, 1837) in Argentina; and *H. argentinus* and *H. mazzai* (syn. *Heligmonoides mazzai*) Freitas, Lent & Almeida, 1937 parasitizing *Holochilus chacarius* (Thomas, 1906) in Argentina (Diaz-Ungria, 1963; Digiani et al., 2015; Durette-Desset, 1971b). The other six species have been described in Brazil.

In Brazil, *Hassalstrongylus beta* (syn. *Heligmosomum beta*) was described parasitizing the small intestine of murine rodents in Angra dos Reis, state of Rio de Janeiro (Travassos, 1921). *Hassalstrongylus epsilon* (syn. *Longistriata epsilon*) was described by Travassos (1939) in *Nectomys rattus* (reported as *N. squamipes*) in Formosa, state of Goiás. Later on, Durette-Desset (1969) added morphological characteristics to this species. This helminth was reported as parasitizing *N. squamipes* in Sumidouro, state of Rio de Janeiro (Côrrea Gomes & Vicente, 1984; Maldonado et al., 2006). Kuhn et al. (2012) also reported the occurrence of *Hassalstrongylus* sp. on the water-rat *N. squamipes* in Serra do Tabuleiro State Park, state of Santa Catarina. Kersul et al. (2019) also registered *H. epsilon* in this host in Ilhéus, Bahia. The specimens of *Hassalstrongylus* sp. recovered from *Hyleamys seuanezi* by Kersul et al. (2019) were compared with the specimens of the present study, which confirmed that they are *H. lauroi*.

In a study on the helminths of the rice rat, *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848), Costa et al. (2014) described *Hassalstrongylus luquei* in Angra dos Reis, state of Rio de Janeiro. *Hassalstrongylus dessetae* was described by Pinto (1978) infecting *Neacomys* sp. in Serra do Navio, state of Amapá. Later on, Durette-Desset & Digiani (2010) added morphological and morphometric data to this species. *Hassalstrongylus hoineffae* (syn. *Longistriata hoineffae*) and *H. chabaudi* collected in Exu, state of Pernambuco, were described parasitizing *Wiedomys pyrrhorhinus* (Wied-Neuwied, 1821) (Diaw, 1976; Durette-Desset, 1969). *Hassalstrongylus hoineffae* was also described parasitizing *Calomys expulsus* (Lund, 1841) (reported as *Calomys callosus* (Rengger, 1830)) and *Oryzomys nigripes* Trouessart, 1897 (syn. *Oligoryzomys nigripes* (Olfers, 1818) (Durette-Desset, 1969).

The new species described here, *Hassalstrongylus lauroi* n. sp., was found in two rodent species, *H. seuanezi* and *Oxymycterus dasytrichus*, in preserved areas of the Atlantic Forest, with higher prevalence in the former. Although both rodent species occur in both forested and open areas (Bonvicino et al., 2008), *O. dasytrichus* prefers open habitats, with lower overstorey and understorey vegetation density (Delciellos et al., 2016). This is a new record of the genus *Hassalstrongylus* for the host genus *Oxymycterus*.

In the light of the morphological description of the specimens analyzed in this study, i.e., the presence of a specific caudal bursa, the corrugated ornamental ray 5 and the robustness of ray 4 on the male caudal bursa, we can consider these specimens to be a new species, which is named here as *Hassalstrongylus lauroi* n. sp. The morphological data presented in this study, together with the geographical locality and host of this new species, will contribute to better understanding of the diversity and distribution of species of the genus *Hassalstrongylus*.



## Acknowledgements

We would like to thank the staff and students of the Laboratory for Biology and Parasitology of Wild Reservoir Mammals at the Oswaldo Cruz Foundation and the students at the Mammal Section of the Santa Cruz State University who helped in the field work. We also thank the farm group Fazendas Reunidas Vale do Juliana S/A for their help in food and lodging; and Dr. R. Cerqueira and Dr. P. C. Estrela for coordination of the general project PPBio Rede BioMA. This project was financially supported by the National Council for Scientific and Technological Development (CNPq) (PPBio Rede BioMA; 457524/2012-0), Oswaldo Cruz Institute (IOC; FIOCRUZ), Santa Cruz State University (UESC; PROPP 00220.1100.1645, 00220.1100.1905) and the Postgraduate Program on Parasite Biology (IOC-FIOCRUZ). NAC received grants from the Coordination Office for Improvement of Higher-Education Personnel (CAPES), Brazil, under finance code 001. RG received a researcher fellowship from CNPq (304355/2018-6). MGK received a researcher fellowship from CNPq and from the Research Support Foundation of the State of Bahia (FAPESB). All the authors declare that they did not have any conflict of interest concerning this manuscript.

## References

- Anderson RC. *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission*. 2nd ed. Wallingford, OXON: CABI Publishing; 2000. <http://dx.doi.org/10.1079/9780851994215.0000>.
- Bonvicino CR, Oliveira JA, D'Andrea PS. *Guia dos Roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos*. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS; 2008.
- Brennan PGG, Langguth A, Percequillo AR. The Genus *Hylaeamys* Weksler, Percequillo, and Voss 2006 (Rodentia: Cricetidae: Sigmodontinae) in the Brazilian Atlantic Forest: Geographic Variation and Species Definition. *J Mammal* 2013; 94(6): 1346-1363. <http://dx.doi.org/10.1644/12-MAMM-A-312.1>.
- Corrêa Gomes D, Vicente JJ. Helminthos Parasitos de *Nectomys squamipes* (Brants) do município de Sumidouro, RJ. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1984; 79(1): 67-73. <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02761984000100008>.
- Costa MAR, Maldonado AJr, Bóia MN, Lucio CS, Simões RO. A New Species of *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) from *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Neotrop Helminthol* 2014; 8(2): 235-242.
- Delciellos AC, Vieira MV, Grelle CEV, Cobra P, Cerqueira R. Habitat quality versus spatial variables as determinants of small mammal assemblages in Atlantic Forest Fragments. *J Mammal* 2016; 97(1): 253-265. <http://dx.doi.org/10.1093/jmammal/gyv175>.
- Diaw OT. Contribution à l'étude de Nématodes Trichostrongyloidea Parasites de Xenarthre, Marsupiaux et Rongeurs Néotropicaux. *Bull Mus Natl Hist Nat* 1976; 282: 1065-1089.
- Diaz-Ungria C. Nématodes Parasites, Nouveaux Ou Intéressants, Du Vénézuéla. *Ann Parasitol Hum Comp* 1963; 38(6): 893-914. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/1963386893>. PMID:14152059.
- Digiani MC, Notarnicola J, Navone GT. Rediscovery and New Morphological Data on Two *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonellidae) Coparasitic in the Marsh Rat *Holochilus chacarius* (Rodentia: Cricetidae) from Argentina. *J Parasitol* 2015; 101(5): 556-564. <http://dx.doi.org/10.1645/15-746>. PMID:26193068.
- Durette-Desset MC. Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélatons avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém Mus Natl Hist Nat* 1971a; 49: 1-126.
- Durette-Desset MC. Nématodes Heligmosomes D'Amérique Du Sud VIII. Description de Six Nouvelles Espèces, Parasites de Cricétidés. *Bull Mus Natl Hist Nat* 1971b; 42(40): 70-744.
- Durette-Desset MC. Compléments morphologiques à l'étude de quelques Nématodes Héligmosomes, parasites de Rongeurs américains. *Ann Parasitol Hum Comp* 1972; 47(2): 243-249. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/1972472243>.
- Durette-Desset MC. Nearctic Nippostrongylinae (Nematoda: Heligmosomidae). *Ann Parasitol Hum Comp* 1974; 49(4): 435-450. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/1974494435>. PMID:4457031.
- Durette-Desset MC. Nématodes Héligmosomes D'Amérique Du Sud. III: Nouvelles Données Morphologiques Sur Cinq Espèces Parasites de Rongeurs Ou de Primates. *Bull Mus Natl Hist Nat* 1968; 40(6): 1215-1221.
- Durette-Desset MC. Nématodes Héligmosomes d'Amérique Du Sud. IV. Description de *Longistriata hoineffae* n. sp., Parasite de Cricétidés, et étude Du Système Des Arêtes Cuticulaires de *L. epsilon* Travassos, 1937, et *L. dollfusi* Diaz-Ungria, 1963. *Bull Mus Natl Hist Nat* 1969; 41(1): 328-337.
- Durette-Desset MC. Trichostrongyloid nematodes and their vertebrate hosts: reconstruction of the phylogeny of a parasitic group. *Adv Parasitol* 1985; 24: 239-306. [http://dx.doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60564-3](http://dx.doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60564-3). PMID:3904346.

New species of *Hassalstrongylus* in the large-headed rice rat *Hyllaeamys seuanezi*, in Brazil

- Durette-Desset MC, Digiani MC. The axis of orientation of the synopse in the Heligmosomoidea (Nematoda, Trichostrongylina): a new approach. *Parasite* 2005; 12(3): 195-202. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2005123195>. PMID:16218206.
- Durette-Desset MC, Digiani MC. Additional morphometrical data on some Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in Neotropical Rodents (Cricetidae). *Parasite* 2010; 17(2): 107-111. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2010172107>. PMID:20597436.
- Durette-Desset MC, Digiani MC, Kilani M, Geffard-Kuriyama D. *Critical Revision of the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea)*. Paris: Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle; 2017.
- Ferreira LF. Lauro Travassos (1890-1970). *Cad Saude Publica* 1989; 5(4): 461-469. <http://dx.doi.org/10.1590/S0102-311X1989000400010>.
- Kersul MG, Costa NA, Boulosa RG, Silva AAS, Rios EO, Munhoz AD, et al. Helminth communities of sigmonontine rodents in Cocoa Agroforestry Systems in Brazil. *Int J Parasitol Parasites Wildl* 2019; 11: 62-71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.11.008>. PMID:32274328.
- Kuhnen WV, Graipel ME, Pinto CJC. Differences in Richness and Composition of Gastrointestinal Parasites of Small Rodents (Cricetidae, Rodentia) in a Continental and Insular Area of the Atlantic Forest in Santa Catarina State, Brazil. *Braz J Biol* 2012; 72(3): 563-567. <http://dx.doi.org/10.1590/S1519-69842012000300019>. PMID:22990827.
- Lemos ERS, D'Andrea P. *Trabalho com animais silvestres: procedimentos, riscos e biossegurança*. Rio de Janeiro: Editora Fiocruz; 2014. <http://dx.doi.org/10.7476/9786557080658>.
- Maldonado A Jr, Gentile R, Fernandes-Moraes CC, D'Andrea PS, Lanfredi RM, Rey L. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic Trematode *Schistosoma mansoni* in Southeastern Brazil. *J Helminthol* 2006; 80(4): 369-375. <http://dx.doi.org/10.1017/JOH2006366>. PMID:17125546.
- Organização de Conservação da Terra – OCT. *Epi Info* [online]. 2019 [cited 2019 Oct 10]. Available from: <https://www.oct.org.br/apa-do-pratigi/apresentacao>
- Paglia AP, Fonseca GAB, Rylands AB, Herrmann G, Aguiar LMS, Chiarello AG, et al. *Lista anotada dos mamíferos do Brasil*. 2nd ed. Arlington, VA: Conservation International; 2012.
- Pérez-Ponce de León G, Gardner SL, Falcón-Ordáz J. Phylogenetic Relationships among Species of *Stilestrongylus* Freitas, Lent and Almeida, 1937 (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae: Nippostrongylinae), Parasites of Myomorph Rodents (Rodentia: Muridae) in the Neotropics. *J Parasitol* 2000; 86(6): 1326-1335. [http://dx.doi.org/10.1645/0022-3395\(2000\)086\[1326:PRASOS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1645/0022-3395(2000)086[1326:PRASOS]2.0.CO;2). PMID:11191911.
- Pinto RM. On *Hassalstrongylus dessetae* sp. n. (Nematoda, Trichostrongyloidea). *Atas Soc Biol Rio de* 1978; 19: 59-61.
- Silva AAS, Alvarez MRDV, Mariano-Neto E, Cassano CR. Is Shadier Better? The Effect of Agroforestry Management on Small Mammal Diversity. *Biotropica* 2020; 52(3): 470-479. <http://dx.doi.org/10.1111/btp.12750>.
- Suriano DM, Navone GT. Systematics and Ecology of *Stilestrongylus* Freitas Durette-Dessete, 1968 and *Hassalstrongylus multiovatus* n. sp. (Nematoda: Nippostrongylinae) from *Akodon simulator* (Cricetidae) in Tucumán (Argentina). *Reserch Rev Parasitol* 1992; 1992(52): 51-55.
- Travassos L. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. XIII: ensaio monografico da familia Trichostrongylidae LEIPER, 1909. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 1921; 13(1): 5-135. <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02761921000100001>.
- Travassos L. Revisão da Familia Trichostrongylidae Leiper, 1912. *JAMA* 1939; 112(4): 360. <http://dx.doi.org/10.1001/jama.1939.02800040078036>.
- Vicente JJ, Rodrigues HO, Gomes DC, Pinto RM. Nematóides do Brasil. Parte V: nematóides de Mamíferos. *Rev Bras Zool* 1997; 14(Suppl 1): 1-452. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81751997000500001>.
- Weirich JM, Catzeffis F, Jiménez FA. *Guerrerostrongylus marginalis* n. sp. (Trichostrongyloidea : Heligmonellidae) from the Guianan Arboreal Mouse (*Oecomys auyantepui*) from French Guiana. *Parasite* 2016; 23: 9. <http://dx.doi.org/10.1051/parasite/2016009>. PMID:26956220.



**6 CAPÍTULO III: NOVA ESPÉCIE DE HELIGMONELLIDAE (NEMATODA) DE  
*EURYORYZOMYS RUSSATUS* (RODENTIA: SIGMONTINAE) NO ESTADO  
DA BAHIA**

### Capítulo III

#### **NOVA ESPÉCIE DE HELIGMONELLIDAE (NEMATODA) DE *Euryoryzomys russatus* (RODENTIA: SIGMONTINAE) NO ESTADO DA BAHIA, BRASIL**

<sup>1</sup>Programa de Pós-graduação em Biologia Parasitária, Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz – Fiocruz, Rio de Janeiro, RJ, Brasil

<sup>2</sup>Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios, Instituto Oswaldo Cruz–FIOCRUZ, Av. Brasil, 4365, 21040-900, Rio de Janeiro, RJ, Brasil.

Manuscrito em preparação para submissão

\* **Correspondente autor:** E-mail: natila1@gmail.com

## Resumo

*Stilestrongylus* sp. é descrita a partir de espécimes coletados do intestino delgado do roedor *Euryoryzomys russatus* (Cricetidae: Sigmodontinae) coletados na Mata Atlântica. A nova espécie foi encontrada na APA do Pratigi, Bahia, Brasil, com prevalência de 21% em 42 hospedeiros examinados. *Stilestrongylus* inclui 25 espécies neotropicais, todas parasitas de roedores, principalmente Sigmodontinae. *Stilestrongylus* sp. pode ser diferenciada pelos seguintes caracteres: padrões de bolsa caudal do tipo 2-2-1 e hipertrofia do lobo direito, os raios 4 e 5 são de comprimento equivalente e divergentes na extremidade e apresenta os espículos mais longos do gênero (SpL /BL 30-36%) superando os de *S. rolandoi* (SpL /BL 21-33%).

**Palavras - chave:** Trichostrongyloidea, Heligmonellidae, *Stilestrongylus*., Roedor, Microscopia Eletrônica de Varredura

## 6.1 Introdução

A família Helligmonellidae (Skrajabin & Schikhobalova, 1952) compreende nematódeos pertencentes a cinco subfamílias: Tricholinstowiinae, Heligmonellinae, Pudicinae, Brevistriatinae e Nippostrongylineae. Dentre estas, os caracteres taxonômicos para os gêneros da subfamília Nippostrongylineae baseiam-se no número de cristas cuticulares da sínlofe, o ângulo de inclinação e presença ou ausência de gradiente no tamanho e orientação das cristas cuticulares em relação ao eixo sagital. Esta família ocorre em roedores em todo mundo, particularmente em cricetídeos nas Américas (Anderson *et al.*, 2009). No Brasil, foram registrados os gêneros *Hassalstrongylus*, *Stilestrongylus*, *Guerrerostrongylus*, *Trichofreitasia* e *Nippostrongylus* (Pérez-Ponce de León, Gardner & Falcón-Ordáz, 2000). Particularmente, o gênero *Stilestrongylus* apresenta como principais características taxonômicas: 24 ou mais cristas cuticulares subiguais na sínlofe no meio do corpo, uma bolsa caudal marcadamente assimétrica e um cone genital hipertrofiado (Durette-Desset & Digiani, 2005).

O gênero *Stilestrongylus* inclui 25 espécies reconhecidas, das quais 23 são parasitas de roedores cricetídeos, uma de murídeos e uma de equímideo (Digiani & Durette-Desset, 2007; Souza *et al.*, 2009; Suriano & Navone, 1992). Este gênero está amplamente distribuído pela região Neotropical, apresentando grande diversificação que acompanha a radiação de seus hospedeiros sigmodontíneos (Durette-Desset & Murua, 1979; Digiani & Durette-Desset, 2003).

O roedor *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848) (sin. *Oryzomys russatus*) (Rodentia, Sigmodontinae), também conhecido como rato-de-arroz-ruivo, têm hábitos terrestres, se alimenta de sementes, frutas e insetos e habita o nordeste da Argentina e leste do Paraguai (Cheida *et al.*, 2006, Percequillo, 2015). Este roedor é predominantemente associado às planícies florestadas costeiras e às florestas sempre verdes e semidecíduas. Esta espécie, aparentemente, evita os tipos de vegetação aberta, como Cerrado e Chaco, preferindo florestas primárias (Patton *et al.*, 2015). No Brasil, ocorre na Mata Atlântica da Bahia até o estado do Rio Grande do Sul, incluindo o leste de Minas Gerais (Bonvicino, Lemos & Weksler, 2005). No presente trabalho, foi descrita uma nova espécie de *Stilestrongylus* parasitando *E. russatus* em áreas de sistema agroflorestal da Área de Proteção Ambiental do Pratigi, município de Igrapiúna, estado da Bahia, Brasil.

## 6.2 *Materiais e Métodos*

### 6.2.1 *Coleta dos helmintos*

Quarenta e três espécimes de *E. russatus* foram coletados em áreas da Área de Proteção Ambiental do Pratigi (13° 51' S; 39° 16' W) no município de Igrapiúna, Sul da Bahia. Os roedores foram capturados em áreas de floresta ombrófila densa formada por vales e planícies dentro do território das Fazendas Reunidas Vale do Juliana durante dez noites consecutivas em agosto de 2014 e março de 2015, usando “Sherman<sup>®</sup>” (7,62cm x 9,53cm x 30,48cm), e de arame do tipo “Tomahwak<sup>®</sup>” (40,64cm x 12,70cm x 12,70cm) (HB Sherman traps, EUA; Tomahawk Live Trap, EUA) e armadilhas de queda utilizando baldes. Estas armadilhas foram colocadas no solo ao longo de seis transectos de 15 pontos de captura. As armadilhas de queda também foram instaladas usando baldes de 60 litros ao longo de quatro transectos adicionais. O espaçamento entre os transectos foi de 500 m e entre armadilhas de 20 m. Todas as armadilhas foram iscadas com uma mistura de pasta de amendoim, sardinha em óleo de soja, banana madura, fubá e flocos de aveia.

Os roedores hospedeiros foram identificados a partir de sua morfologia externa e morfometria craniana. Os espécimes foram preservados por meio de taxidermia e foram depositados como espécimes comprovantes na Coleção de Mamíferos “Alexandre Rodrigues Ferreira” da Universidade Estadual de Santa Cruz (CMARF-UESC). Os animais foram capturados sob autorização do Instituto Chico Mendes de Conservação e Biodiversidade (ICMBio; licença número 17131-4) do governo brasileiro e do Comitê de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Fundação Oswaldo Cruz (licença número LW-39/14). Técnicas de biossegurança e equipamentos de segurança individual foram utilizados durante todos os procedimentos envolvendo o manejo dos animais e amostragem biológica (Lemos & D’Andrea, 2014).

O estômago, intestino, fígado, pulmões e cavidades torácica e abdominal dos hospedeiros foram pesquisados para helmintos. Os nematódeos foram coletados do intestino delgado, lavados brevemente em solução fisiológica de NaCl a 0,9% e fixados em etanol 70%. Quinze nematódeos machos e 10 fêmeas foram examinados quanto às suas características morfológicas e para observação destas características e descrição das estruturas internas, os helmintos foram diafanizados em lactofenol 0,5% ou glicerol 50% e montados entre em lâmina e lamínula. Os desenhos foram feitos usando um microscópio de luz Nikon Eclipse E200MVR (Nikon Corporation,

Tóquio, Japão). As estruturas observadas usando um microscópio composto (Zeiss Standard 20) foram medidas a partir de imagens digitais capturadas pelo software TCapture Imaging Application Versão 5.1.1.0 (N). As medidas foram apresentadas em micrômetros (exceto quando indicados) para espécimes holótipo ou alótipo, seguidos do intervalo para parátipos, com a média entre parênteses. A sínlofe foi estudada em um macho e uma fêmea, e o número total de cristas dorsais e ventrais foram contados de acordo com Durette-Desset & Digiani (2015). A terminologia usada em relação à bolsa caudal seguiu Durette-Desset *et al.* (2017). Espécimes de holótipo, alótipo e parátipos foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC) da Fundação Oswaldo Cruz, no estado do Rio de Janeiro, Brasil. Para Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), quatro espécimes (dois machos e duas fêmeas) foram processados conforme protocolo modificado de Souza *et al.* 2017. Posteriormente, as amostras foram secas no ponto crítico em CO<sub>2</sub>, montadas em “stubs” de metal e revestidas com ouro (20nm). Os espécimes foram examinados em microscópio modelo JEOL JSM-6390 LV (JEOL, Tóquio, Japão) na Plataforma de Microscopia Eletrônica Rudolf Barth Instituto Oswaldo Cruz, Fiocruz PDTIS/FIOCRUZ.

### 6.3 Resultados

#### Resumo taxonômico

*Stilestrongylus* sp. (Figs. 1–13).

Material tipo: Holótipo número de acesso CHIOC no. 39371a (macho); alótipo número de acesso CHIOC no. 39371a (fêmea); número de acesso dos parátipos CHIOC no. 39371b (3 machos e 3 fêmeas) foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Brasil.

Hospedeiro tipo: *Euryoryzomys russatus* (Wagner, 1848) (Cricetidae: Sigmodontinae).

Outros hospedeiros: *Hylaeamys seuanezi* (Weksler, Geise & Cerqueira, 1999)

Localidade-tipo: Área de Proteção Ambiental do Pratigi, Igrapiúna (13° 51' 8" S; 39° 16' 54,9" W), Bahia, Brasil

Local de infecção: Intestino delgado.

Prevalência: 21% (IC – 8,8% - 33.1%) (9 infectados / 43 hospedeiros examinados); *H. seuanezi*, 2%, um dos 50 hospedeiros examinados (vinte e nove helmintos em um único hospedeiro).

Abundância total: 74 (35 machos e 39 fêmeas). Abundância média:  $1,72 \pm 4,90$ ; *H. seuanezi*,  $0,58 \pm 4,10$ .

Etimologia: Nova espécie recebeu o nome do gênero do hospedeiro.

## Descrição

Geral: pequenos nematoides enrolados no intestino delgado. Poro excretor localizado na extremidade posterior do esôfago (Fig. 1). Vesícula cefálica presente. Abertura da boca triangular em vista apical. Dois anfídeos, 6 papilas labiais internas, 4 papilas labiais externas e 4 papilas cefálicas submedianas conectadas entre si por estruturas cuticulares fracas em forma de arco. Machos e fêmeas com cutícula com cristas longitudinais aparecendo posteriormente à vesícula cefálica e terminando imediatamente anterior à bolsa caudal nos machos, atingindo a extremidade posterior nas fêmeas. Sínlofe com 23 cristas (11/12) nos machos e 23 (10/13) nas fêmeas (Figs. 2, 5) ao nível da junção esofágica intestinal; 23 sulcos (11/12) nos machos e 23 (11/12) nas fêmeas (Figs. 3, 6) no meio do corpo; 22 (12/10) em machos anterior à bolsa caudal e 22 (10/12) nas fêmeas, anterior à vulva (Figs. 4, 7). No meio do corpo, cristas ligeiramente desiguais em tamanho, com cristas menores na parte ventral direita (Figs. 3,6). Duplo eixo de orientação das cristas; eixo direito inclinado em cerca de  $62^\circ$  e eixo esquerdo em  $75^\circ$  em relação ao eixo sagital nos machos. Nas fêmeas, eixo direito inclinado em cerca de  $65^\circ$  e eixo esquerdo em  $42^\circ$  em relação ao eixo sagital. Nas fêmeas, as cristas dorsais esquerda são diferentes com tamanho maior na altura da junção esôfago-intestinal. Nos machos, as cristas apresentam tamanho igual na altura anterior à bolsa caudal e a maioria das cristas são perpendiculares à superfície do corpo.

Macho (variação e média) com base em 11 espécimes: Comprimento 3,15 (3,00 - 3,26) mm, 117  $\mu$ m (130-106) de largura no meio do corpo. Vesícula cefálica 59 (56-70) de comprimento e 27 (26-28) de largura. Poro excretor e anel nervoso situados a 310 (246-394) (n=9) e 309 (338-282) (n=8), respectivamente, da extremidade anterior. Esôfago 324 (388-267) de comprimento (Fig. 1). Bolsa caudal assimétrica, com lobo direito mais desenvolvido que lobo esquerdo (CB DS RL+) (Fig. 8, 13), ambos dos tipos 2-2-1. Raio 2 no lobo direito mais curto que o raio 2 no lobo esquerdo.

Raio 3 mais longo que o raio 2, curvo, não atingindo a margem da bolsa. Raio 4 robusto do mesmo tamanho que o raio 5, ambos distalmente, raio 4 curvado anteriormente, raio 5 ligeiramente curvado posteriormente. Raios 4 e 5 seguindo no mesmo tronco bifurcados na extremidade em forma de V. Raio 6 pequeno, surgindo no mesmo nível de bifurcação dos raios 3. Raios 8 surgindo dissimétricos no tronco dorsal, raio esquerdo mais robusto que raio direito. Raio dorsal dividido no terço distal em dois ramos, cada um dividido na extremidade em dois ramos subiguais, raios 9 (externos) ligeiramente mais longos que os raios 10 (internos) (Fig. 8). Espículos alados, iguais em comprimento, 1041 (950-1171) de comprimento, comprimento dos espículos em relação ao comprimento do corpo (SpL/BL) de 33% (30-36%). Gubernáculo presente com 24 (19-23) de comprimento e 20 (18-23) de largura. Cone genital desenvolvido com 54 (49-56) de comprimento e 39 (37-42) de largura (Fig. 8).

Fêmea: (variação e média) com base em 10 espécimes: Comprimento 3,11 (2,78-3,69) mm, 103 (80-130)  $\mu$ m de largura na região central do corpo (Fig. 10). vesícula cefálica presente; 52 (43-65) de comprimento, 24 (20-27) de largura 9 (Fig.11) Distância da extremidade anterior ao poro excretor e anel nervoso: 340 (313-392) (n=6) e 121 (115-127) (n=2), respectivamente. Derídios não visíveis. Esôfago 336 (305-386) longo. Monodelfo, extremidade posterior fortemente invaginada, com cristas cuticulares atingindo a extremidade distal. Vulva situada a 154 (134-195) (n=9), da extremidade caudal, vagina vera 9 (7-12) comprimento, vestíbulo 59 (40-80) comprimento (n=6), esfíncter 33 (24-49) comprimento e 29 (40-20) largo (n=6) e infundíbulo 72 (56-96) (n=7), comprimento, útero 963 (910-1100) longo (n=4), número de ovos 18 (n =4). Cauda 49 (40-60), comprimento (Fig. 9). Ovos 41 (32-54) de comprimento, 9 (7-12) de largura.



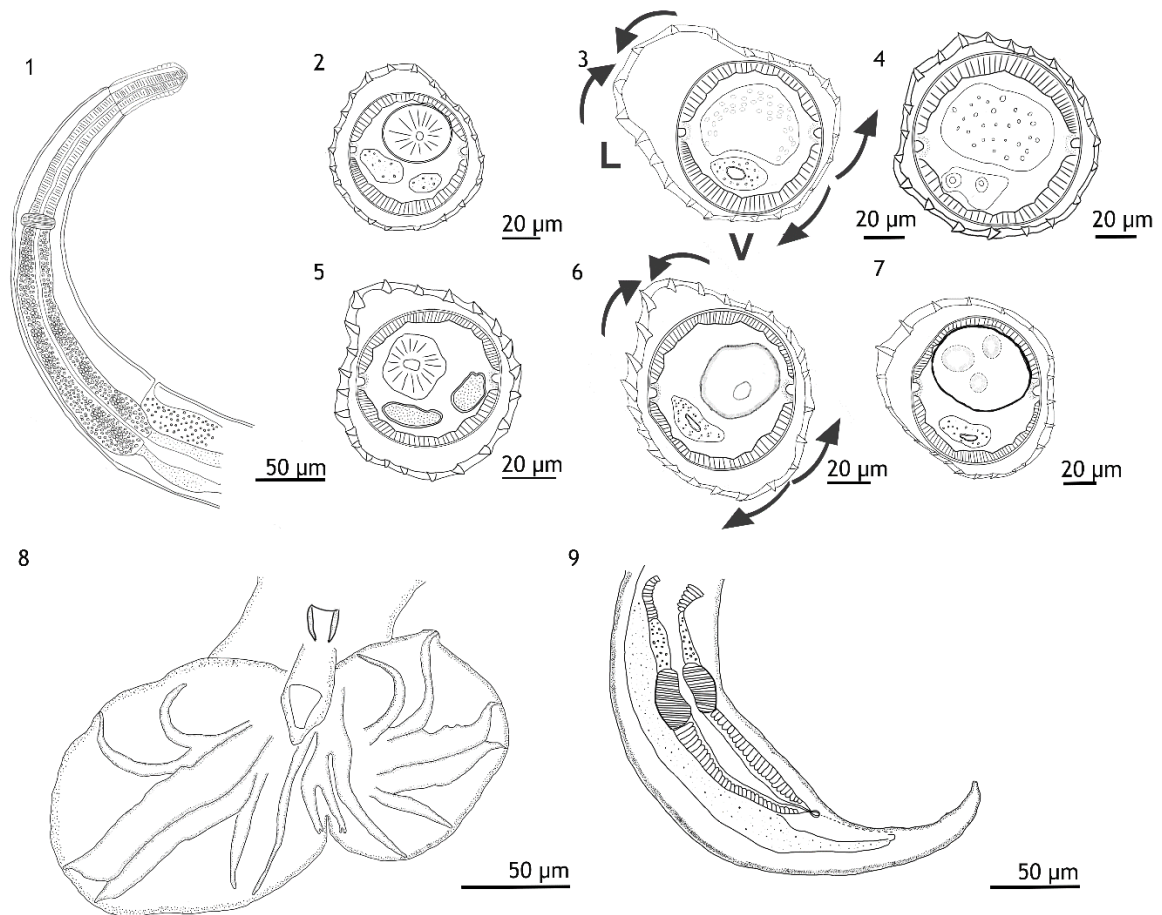


Figura 1-9. *Stilestrongylus* sp. (1), vista ventral da extremidade anterior mostrando vesícula cefálica, esôfago, anel nervo e poro excretor. Sínlofe em diferentes níveis, com orientação no lado dorsal e do lado ventral; (2-7), parátipo macho: (2), na junção esôfago-intestino (3) no meio do corpo; (4) na terceira metade posterior do comprimento do corpo, no nível dos espículos. Fêmea parátipo: (5), na junção esôfago -intestinal; (6), no meio do corpo; (7) no nível da vulva; (8) macho, visão ventral do a extremidade posterior de um parátipo, mostrando bolsa caudal, cone genital; (9) fêmea, vista ventral da extremidade posterior de um parátipo, mostrando esfíncter, infundíbulo vulva e cauda. Símbolos: L, esquerda, V, ventral.

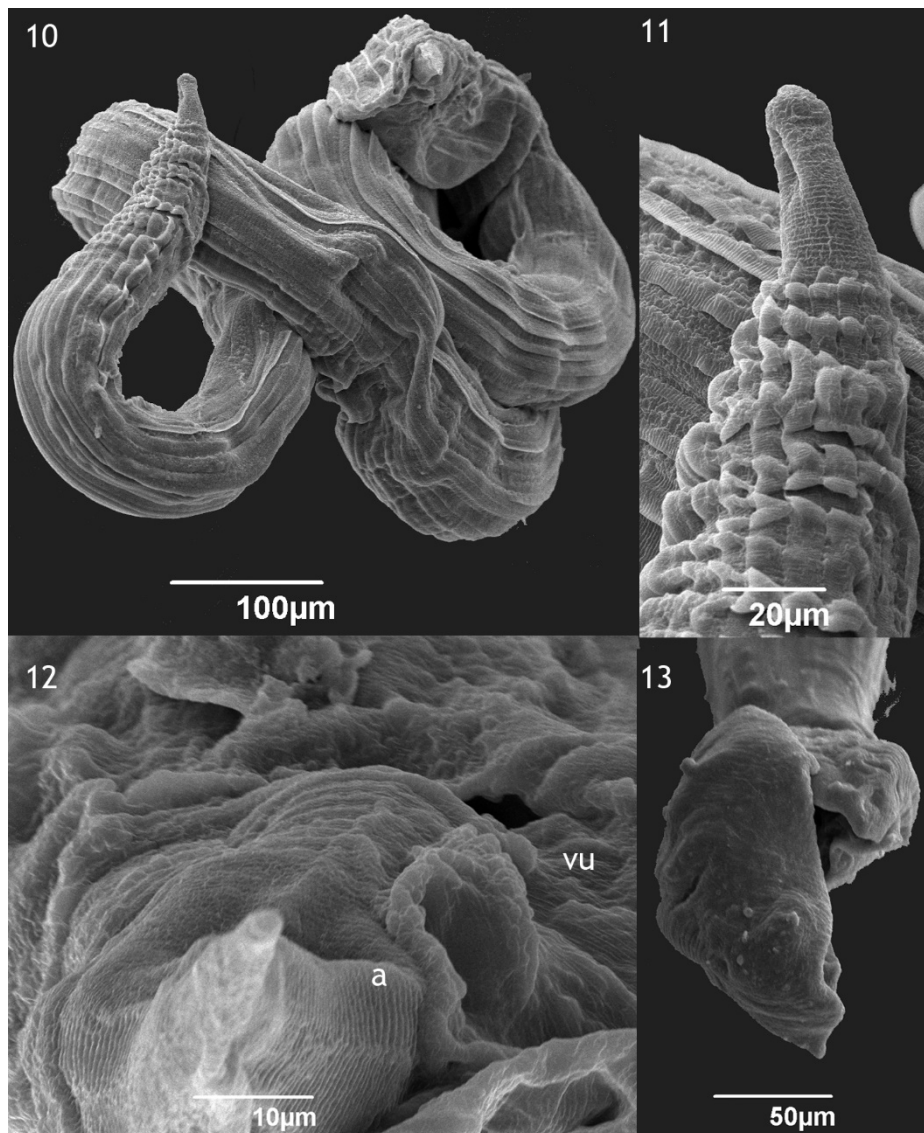


Figura 10-13. Micrografia eletrônica de varredura *Stilestrongylus* sp. (10) vista dorsal anterior de uma fêmea, mostrando vesícula cefálica e cristas aparecendo posteriormente à vesícula cefálica; (11) vista apical da fêmea; (12) extremidade posterior de uma fêmea, mostrando vulva (vu) e ânus (a); (13) macho, vista ventral da extremidade posterior, mostrando bolsa caudal.

#### 6.4 Discussão

O nematódeo do presente estudo caracteriza-se por apresentar uma bolsa caudal marcadamente assimétrica com o padrão do tipo 2-2-1, um cone genital desenvolvido, os raios 8 apresentam inserções assimétricas, raios 6 são pequenos e raios dorsais assimétrico, e os espículos mais longos do gênero. (SpL de 33% do BL). Além disso, foi observado por Digiani e Durette-Desset (2007) que a diferenciação de *Hassalstrongylus* e *Stilestrongylus* tornou-se um tanto problemática devido à

descrição de várias espécies nas quais as sínlofes se sobrepõem entre espécies de ambos os gêneros. Para essa espécie, não foi possível decidir, com base apenas na sínlofe, a qual gênero pertence. Para a atribuição genérica foi atribuído os caracteres da bolsa. Os espécimes aqui estudados apresentam o número de cristas na sínlofe semelhantes a ambos os gêneros. No entanto, *S. eta*, *S. aculeata* apresentam menos de 24 cristas no médio do corpo. Esse achado enfatiza que uma diferenciação baseada apenas no número de cristas no sínlofe é inadequada para distinguir entre *Hassalstrongylus* (cristas cuticulares variando de 19 a 24) e *Stilestrongylus*. Simões e colaboradores (2014) propuseram que as características para o gênero *Stilestrongylus* incluem espécies com mais de 17 cristas cuticulares no médio corpo ao invés de 24 como proposto por Durette-Desset (1971).

No entanto, o desenvolvimento do cone genital e a assimetria da bolsa caudal são mais semelhantes aos encontrados em espécies de *Stilestrongylus*. No que diz respeito, essencialmente, ao número de cristas na sínlofe, o *Stilestrongylus valdivianus* descrito parasitando *Phyllotis micropus* no Chile apresenta 24 cristas na sínlofe no macho e 23 na fêmea, a mesma sobreposição no número de cristas encontrada neste estudo.

Atualmente, oito espécies da família Heligmonelidae ocorrem em *E. russatus*. Estas espécies são *H. luquei* Costa, Maldonado, Bóia, Lucio & Simões, 2014, *Stilestrongylus rolandoi* Boullosa et al. 2019, *Stilestrongylus kaaguayporai* Panisse & Digiani, 2018, *S. moreli* Diaw, 1976, *S. lanfrediae* Souza, Digiani, Simões, Luque, Rodrigues-Silva & Maldonado Júnior, 2009, *Guerrerostrongylus ulysi* Digiani, Notarnicola & Navone, 2012, *G. gomesae* Simões, Santos & Maldonado Júnior, 2012, *G. zetta* (Travassos, 1937) (Boullosa et al., 2019; Costa et al. 2014; Panisse et al. 2017; Panisse & Digiani, 2018, Benatti et al., 2021; Boullosa et al., 2020; Kersul et al., 2020).

A nova espécie apresenta padrões de bolsa caudal do tipo 2-2-1 e hipertrofia do lobo direito, os raios 4 e 5 são de comprimento equivalente e divergentes na extremidade e possui os espículos mais longos do gênero. Embora *S. lanfrediae* apresente o padrão de bolsa caudal 2-2-1 a nova espécie se diferencia por ter o lobo esquerdo mais desenvolvido que o lobo direito. *Stilestrongylus stilesi* difere de *Stilestrongylus* sp. por ter os raios 2 e 3 divergindo na base do seu comprimento, e *S. moreli*, também possui os raios 2 e 3 em formação em V, mas difere de nossos espécimes por ter raios 2 e 3, do lado direito, mais retos. A nova espécie se diferencia do *S. aculeata* por apresentar a inserção do raio 6 na base. *Stilestrongylus* sp. possui

os espículos mais longos do gênero (SpL /BL 30-36%), superando os de *S. rolandoi* (SpL /BL 21-33%). Assim, a presença de caracteres específicos da bolsa caudal nos permite considerar os espécimes de *E. russatus* como uma espécie nova.

## 6.5 Referências

Anderson RC. Parasitas nematóides de vertebrados: seu desenvolvimento e transmissão. 2ª edição. Wallingford, OXON: Editora CABI; 2000.

Benatti D, Andrietti LF, Cândido Júnior JF, Vogliotti A, Moraes MFD, Tebaldi JH, Hoppe EGL. Rodent helminths in fragmented atlantic forest areas in the western region of the state of Paraná. Braz. J. Vet. Parasitol. 2021; 30: 1–14.

Bonvicino CR, Lemos B, Weksler M. Small mammals of Chapada dos Veadeiros National Park (Cerrado of Central Brazil): ecologic, karyologic, and taxonomic considerations. Braz J Biol. 2005; 65: 395–406.

Boullosa RG, Cardoso T dos S, Costa-Neto SF da, Teixeira BR, Freitas TPT de, Júnior AM, Gentile R. Helminth community structure of three sigmodontine rodents in the atlantic forest, southern Brazil. Oecologia Australis 2020; 24: 577–589.

Boullosa RG, Simões RO, Andrade-Silva BE, Gentile R, Maldonado JRA. A new heligmonellid (Nematoda) species of the genus *Stilestrongylus* in *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, southern Brazil. J Helminthol. 2019; 93: 352–355.

Cheida CC, Nakano-Oliveira E, Fusco-Costa R, Rocha-Mendes F, Quadros J. Ordem Carnivora. In: REIS *et al.* 2006. Mamíferos do Brasil. Londrina: 437 p.

Costa MAR, Júnior AM, Bóia MN, Lucio C dos S, Simões R de O. A new species of *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonelidae) from *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, Brazil. Neotrop Helminthol. 2014; 8: 235–242.

Digiani MC, Durette-Desset MC. Two new species of Nippostrongylinae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmonellidae) from the grey leaf-eared mouse *Graomys griseoflavus* (Sigmodontinae) in Argentina. Parasite. 2003; 10: 21–29.

Digiani MC, Durette-Desset MC. Trichostrongylina (Nematoda) parasitic in *Phyllotis* sp. (Rodentia: Sigmodontinae) from Argentina, with description of three new species. Parasitol Int. 2007; 56: 9–18.

Durette-Desset MC. Nematodes Heligmosomes D'Amérique Du Sud VIII. Description de six nouvelles espèces, parasites de Cricétidés. Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle. 1971; 42: 70–744.

Durette-Desset CM, Murua R. Description de *Stilestrongylus valdivianus* n. sp. (Nematoda, Heligmonellidae), parasite d'un Cricétidé du Chili. Bull. Mus. Natl. Hist. Nat., Paris. 1979; 4e serie A: x; 245–249.

Durette-Desset MC, Digiani MC. The axis of orientation of the synlophe in the Heligmosomoidea (Nematoda, Trichostrongylina): a new approach. Parasite. 2005; 12: 195–202.

Durette-Desset MC, Digiani MC. Taxonomic revision of the Nippostrongylinae (Nematoda, Heligmonellidae) parasites of Muridae from the Australasian region. The genus *Odilia* Durette-Desset, 1973. *Parasite* 2015; 22: 32-40.

Durette-Desset MC, Digiani MC, Kilani M. Critical revision of the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea). Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. 2017. 290 pp.

Kersul MG, Costa NA, Boullosa RG, Silva AAS, Rios EO, Munhoz AD, Andrade-Silva BE, Maldonado JRA, Gentile R, Alvarez MR. Helminth communities of sigmonontine rodents in cocoa agroforestry systems in Brazil. *Int J Parasitol Parasites Wild.* 2020; 11: 62–71.

Panisse G, Digiani MC. A new species of *Stilestrongylus* (Nematoda, Heligmonellidae) from the Atlantic Forest of Misiones, Argentina, parasitic in *Euryoryzomys russatus* (Cricetidae, Sigmodontinae). *Parasitol Res.* 2018; 117: 1205–1210.

Panisse G, Robles MDR, Digiani MC, Galliari JNC, Navone GT. Description of the helminth communities of sympatric rodents (Muroidea: Cricetidae) from the Atlantic Forest in northeastern Argentina. *Zootaxa.* 2017; 4337: 243–262.

Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. Mammals of South America. Vol. 2. Rodents. The University of Chicago Press, Chicago and London; 2015. 1336 pp.

Percequillo AR. Genus *Euryoryzomys* Weksler, Percequillo, and Voss, 2006. Mammals of South America. Volume 2. Rodents. 2015; 1861: 312–321.

Pérez-Ponce de León G, Gardner SL, Falcón-Ordáz J. Phylogenetic relationships among species of *Stilestrongylus* Freitas, Lent and Almeida, 1937 (Trichostrongyloidea: Heligmonellidae: Nippostrongylinae), parasites of myomorph rodents (Rodentia: Muridae) in the Neotropics. *J Parasitol.* 2000; 86: 1326–1335.

Simões RO, Luque, JL, Maldonado JRA. Additional Data on the Synlophe of *Stilestrongylus aculeata* (Travassos, 1918) and *Stilestrongylus eta* (Travassos, 1937) (Heligmonellidae) Parasitic in *Akodon montensis* (Sigmodontinae) from the Atlantic Forest, 2014; 100: 151-153.

Souza JGR, Simões RO, Thiengo SRC, Lima WS, Mota EM, Rodrigues-Silva R, Lanfredi RM, Maldonado JRA. A new metastrongilid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. J Parasitol. 2009; 95: 1507–1511.

Souza JGR, Lopes-Torres EJ, Garcia JS, Gomes APN, Rodrigues-Silva R, Maldonado JRA. Light and scanning electronmicroscopy study of in vitro effects of artesunate in newly excysted metacercariae of *Echinostoma paraensei* (Trematoda: Digenea). Exp Parasitol. 2017; 174:10–6.

Suriano DM, Navone GT. Systematics and ecology of *Stilestrongylus freitasi* Durette-Dessete, 1968 and *Hassalstrongylus multiovatus* n. sp. (Nematoda: nippostrongylineae) from *Akodon simulator* (Cricetidae) in Tucumán (Argentina). Reserch and Reviews in parasitology. 1992; 52: 51–55.

## 7 DISCUSSÃO GERAL

Este estudo encontrou 8 espécies de roedores sigmondontíneos dentre as 20 espécies registradas no estado da Bahia. Dentre estas espécies a maioria pertence a tribo Oryzomyini e destaca-se uma dieta do tipo frugívoro/granívoro (Apêndice B).

A helmintofauna encontrada foi de 16 espécies e, pela primeira vez, foi descrita a fauna parasitária de roedores sigmodontíneos na ecorregião de Igrapiúna, dessa maneira contribuindo para o conhecimento a helmintofauna de roedores sigmodontíneos em uma área de mosaico agroflorestal de Mata Atlântica brasileira. O Filo Nematoda foi o mais abundante, sendo registradas 2 novas espécies deste filo: *Hassalstrongylus lauroi* e *Stilestrongylus* sp. Além disso, os cestódeos encontrados do gênero *Raillietina* sp. apresentam características de uma nova espécie. A riqueza de espécies de helmintos foi baixa em todas as espécies hospedeiras, variando de quatro em *H. seuzanezi* a um em *O. catherinae* e *R. mastacalis*, contudo está de acordo com a riqueza encontrada em outros estudos (Apêndice A).

Além disso, 5 novas associações foram relatadas: *H. seuzanezi* - *Raillietina* sp.; *O. catherinae* - *H. epsilon*; *R. mastacalis* - *S. hugoti*; *H. seuzanezi* – *Stilestrongylus* sp; *O. dasytrichus* – *N. scapteromi*. Adicionalmente, este é o primeiro relato da helmintofauna dos roedores *Oxymycterus dasytrichus* e *Oecomys catherinae*. É também um novo registro geográfico no estado da Bahia para *P. numidica criceticola*, *Raillietina* sp., *R. akodontis* e *Nematomystes scapteromi*.

Recentemente, Kersul *et al.* (2020) estudaram helmintos de uma comunidade de roedores sigmondontíneos em um sistema agroflorestal no município de Ilhéus, BA. As comunidades de helmintos aqui relatadas apresentam semelhanças com aquelas registradas por Kersul *et al.* (2020). Neste contexto, duas das oito espécies de roedores encontradas neste estudo não haviam sido relatadas, anteriormente. Kersul *et al.* (2020) relataram o roedor *Hylaeamys seuzanezi* como um importante hospedeiro por ser muito abundante e por apresentar a maior riqueza de espécies de helmintos dentre a comunidade de roedores do local. Além disso, os autores observaram que localidades mais distantes da vegetação nativa e mais próxima da cidade apresentaram maior prevalência de helmintos e riqueza média de espécies do que áreas de vegetação nativa.

Além desse estudo, relatos de helmintos em roedores no estado da Bahia registraram a presença de *Schistosoma mansoni* no rato d'água *N. squamipes* (Silva

& Andrade, 1989) e na comunidade de helmintos do rato comum *Rattus norvegicus* em áreas urbanas (Carvalho-Pereira *et al.*, 2018).

Gomes *et al.* (2003) e Simões *et al.* (2011) relataram uma comunidade de 4 e 3 espécies de roedores com 8 e 18 espécies de helmintos relatadas no Rio de Janeiro, respectivamente. Além disso, no presente estudo, identificamos 4 associações similares sendo, *A. cursor* parasitado por *S. carlitosi*, *R. akodontis*; *N. squamipes* por *H. epsilon*; e *O. nigripes* por *S. eta*. Estes dados confirmam que a helmintofauna destes roedores apresentam alto grau de especificidade.

Comparando-se a helmintofauna de *E. russatus* encontrada com a de estudos realizados na região sul do Brasil (Kuhnen *et al.*, 2012, Boullosa *et al.*, 2020, Benatti *et al.*, 2021), somente os gêneros *Syphacia*, *Stilestrongylus* e *Raillietina* foram encontrados no presente estudo. Os autores citados relataram em *E. russatus* a ocorrência de *Stilestrongylus moreli*, *Guerrerostrongylus zetta*, *Stilestrongylus rolondoi*, *Raillietina guaricanae*, Ancylostomidae, *Hassalstrongylus* sp. *Hymenolepis* sp., *Longistriata* sp., *Strongyloides* sp. e *Syphacia* sp.. Nesse quadro, as características das regiões parecem determinar a comunidade de hospedeiros e influenciar claramente a distribuição de sua comunidade parasitária.

As metacomunidades formadas por parasitos podem responder coerentemente ao gradiente ambiental, se os hospedeiros apresentarem condições similares adequadas à infecção, dentro e entre as espécies hospedeiras, promovendo o estabelecimento, desenvolvimento e reprodução das populações de parasitos. Em hospedeiros mamíferos, a comunidade componente de helmintos pode ser bastante variável, sendo que espécies de hospedeiros filogeneticamente relacionadas e dentro de uma mesma guilda têm maior probabilidade de compartilharem espécies de parasitos (Poulin, 2003). Em contrapartida, o isolamento geográfico das espécies hospedeiras pode levar à especialização dos parasitos, influenciando diretamente na comunidade componente de helmintos (Pence *et al.*, 1990, Poulin, 2003; Krasnov *et al.*, 2006).

O padrão da estrutura da metacomunidade de helmintos no nível de infracomunidade observado foi o quase-Clementsiano, o que indica que as espécies estão agrupadas em conjuntos que são substituídos ao longo de seus hospedeiros (Presley *et al.*, 2010). Cada agrupamento pode consistir em espécies semelhantes de helmintos devido a relações ecológicas interdependentes ou a uma história evolutiva compartilhada. Neste caso, dada a alta especificidade parasitária e um baixo nível de



compartilhamento de parasitos entre as espécies hospedeiras observadas, que corroboram a primeira hipótese, os agrupamentos entre as infracomunidades foram formados por espécies parasitárias que coocorreram na mesma infracomunidade, sugerindo a influência de processos relacionados com a coevolução hospedeiro-parasito. Os altos valores de diversidade beta observados entre as infracomunidades e entre as comunidades componentes dos helmintos indica baixo compartilhamento de parasitos entre hospedeiros. Considerando cada componente da diversidade beta, a metacomunidade de helmintos apresentou maior rotatividade do que aninhamento em ambas escalas. Assim, ocorre mais substituição de espécies do que perda ao longo do gradiente ambiental corroborando o padrão da estrutura da metacomunidade. Isso pode ser atribuído a processos de coevolução hospedeiro-parasito, resultando em alta especificidade do hospedeiro (Dallas & Presley, 2014; Cardoso *et al.*, 2020). Desta forma, apenas quatro das 16 espécies de helmintos foram registradas coinfectando diferentes espécies de hospedeiros.

A estrutura quase-Gleasoniana registrada na escala de componentes da comunidade dos helmintos indicou que as espécies de helmintos foram distribuídas independentemente ao longo das infracomunidades, o que é atribuído às respostas intrínsecas de cada espécie de helmintos ao gradiente ambiental. O baixo compartilhamento de parasitos entre espécies hospedeiras podem estar relacionado à existência de condições distintas para o estabelecimento de parasitos entre espécies de roedores, apresentado pouca sobreposição nos limites de distribuição entre helmintos compartilhados (ex, *H. epsilon*, *H. lauroi*, *Stilestrongylus* sp. e *Raillietina* sp.). Além disso, a distância taxonômica do hospedeiro mostrou-se mais importante do que os atributos do hospedeiro na abundância de helmintos ao longo do gradiente ambiental. Esses resultados e o baixo nível de compartilhamento de helmintos entre os hospedeiros estão de acordo com os processos de coevolução hospedeiro-parasita, pois hospedeiros taxonomicamente próximos podem ter semelhanças em seus parasitas (Poulin, 2014).

Este estudo contribui para preencher uma grande lacuna sobre a composição, os padrões e processos da estrutura de metacomunidades de helmintos de roedores sigmodontíneos, no Nordeste do Brasil. Além disso, este estudo também contribui para o conhecimento da helmintofauna de roedores sigmodontíneos em uma área de mosaico agroflorestral na Mata Atlântica brasileira.

## 8 CONCLUSÕES

- Este é o primeiro relato da composição de espécies e estrutura da comunidade de helmintos para os roedores *Oxymycterus dasytrichus* e *Oecomys catherinae*.
- Este estudo ampliou a lista de hospedeiros das espécies *Hassalstrongylus epsilon* e *Syphacia hugoti*.
- Este estudo ampliou a distribuição geográfica dos helmintos *Nematomystes scapteromi*, *P. numidica criceticola*, *Rodentolepis akodontis*, *Syphacia carlitosi* e *S. hugoti*, incluindo o estado da Bahia na distribuição destas espécies.
- A espécie *Hassalstrongylus lauroi* encontrada em *H. seuanezi* e os espécimes do gênero *Stilestrongylus* encontrados em *E. russatus* apresentaram características morfológicas e morfométricas para se considerar como novas espécies.
- A estrutura quase-Clementsiana encontrada para os helmintos na escala de infracomunidade, que está relacionada a substituições de agrupamentos de espécies em blocos ao longo do gradiente ambiental, indica que as espécies de cada agrupamento apresentam características ecológicas ou de ciclos de vida semelhantes devido a relações ecológicas interdependentes ou a uma história evolutiva compartilhada entre elas.
- A estrutura quase-Gleasoniana registrada para os helmintos na escala de comunidade componente, que está relacionada a mais substituições de espécies do que perda destas, indica a existência de respostas espécie-específicas ao gradiente ambiental.
- O baixo compartilhamento de parasitos entre as espécies de hospedeiros pode estar relacionado à existência de condições distintas para o estabelecimento de parasitos entre espécies de roedores, apresentando pouca sobreposição nos limites de distribuição entre helmintos compartilhados (ex, *H. epsilon*, *H. lauroi*, *Stilestrongylus* sp. e *Raillietina* sp.).
- A maior importância da distância taxonômica do hospedeiro em relação aos outros parâmetros para explicar a abundância dos helmintos indica a existência de processos de coevolução parasito-hospedeiro ao longo do gradiente ambiental.

## 9 PERSPECTIVAS

Os resultados gerados neste estudo podem ser considerados como um arcabouço para novos estudos que aprofundem o conhecimento de relações helmintos-roedores, buscando entender a diversidade e a distribuição deste grupo.

- Apesar de várias espécies pertencerem ao gênero *Raillietina* em outros grupos de vertebrados (aves), praticamente nada se conhece sobre este gênero em roedores. Os espécimes encontrados neste estudo apresentam características morfológicas do gênero *Raillietina*. Com base em um estudo molecular preliminar dos espécimes, foi possível verificar que estes não correspondem à espécie *Raillietina celebensis* relatada em murídeos do gênero *Rattus* sp. (Simões *et al.*, 2017). Posteriormente, pretende-se fazer análises filogenéticas para descrever esta nova espécie.
- A diversidade de espécies de helmintos dentro de uma espécie de hospedeiro pode variar ao longo da distribuição espacial, devido a diferenças de habitat, modulando a exposição do hospedeiro aos parasitos (Cardoso *et al.*, 2016). O roedor silvestre *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia, Sigmodontinae) ocorre em distintas áreas da Mata Atlântica, do estado de Pernambuco ao norte do Rio Grande do Sul, além de ocorrer na Argentina, Paraguai e Uruguai. Diversas espécies de helmintos já foram relatadas para esta espécie de hospedeiro (Oliveira & Bonvicino, 2006). A partir destas informações e do que foi obtido neste estudo, pretende-se fazer um estudo da interação ecológica parasito-hospedeiro entre este roedor e sua fauna de helmintos em distintas localidades da Mata Atlântica, investigando o grau de similaridade na diversidade de espécies de helmintos entre as localidades, bem como o padrão de estrutura da metacomunidade.

## 10 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abu-Madi MA, Behnke JM, Lewis JW, Gilbert FS. Seasonal and site-specific variation in the component community structure of intestinal helminths in *Apodemus sylvaticus* from three contrasting habitats in south-east England. 2000; J Helminthol 74: 7–15.

Benatti D, Andrietti LF, Cândido Júnior JF, Vogliotti A, Moraes MFD, Tebaldi JH, Hoppe EGL. Rodent helminths in fragmented Atlantic Forest areas in the western region of the state of Paraná. Braz J Vet Parasitol. 2021; 30: 1–14.

Binkiene R, Miliute A, Stunženas V. Molecular data confirm the taxonomic position of *Hymenolepis erinacei* (Cyclophyllidea: Hymenolepididae) and host switching, with notes on cestodes of Palaearctic hedgehogs (Erinaceidae). J Helminthol; 2019; 93: 195–202.

Bordes F, Morand S, Kelt DA, Vuren DH van. Home Range and Parasite Diversity in Mammals. The American Naturalist. 2009; 173: 467–474.

Boullosa RG, Cardoso T dos S, Costa-Neto SF da, Teixeira BR, Freitas TPT de, Júnior AM, Gentile R. Helminth community structure of three sigmodontine rodents in the atlantic forest, southern Brazil. Oecologia Australis. 2020; 24: 577–589.

Boullosa RG, Simões RO, Andrade-Silva BE, Gentile R, Maldonado Júnior A. A new heligmonellid (Nematoda) species of the genus *Stilestrongylus* in *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, southern Brazil. J Helminthol. 2019; 93: 352–355.

Braga C, Oliveira JA, Cerqueira R. Metacomunidades: Uma introdução aos termos e conceitos. Oecologia Australis. 2017; 21: 108–118.

Burgin CJ, Colella JP, Kahn PL, Upham NS. How many species of mammals are there? J Mammal. 2018; 99: 1–14.

Bush AO, Fernández, Jacqueline C Esch GW, Seed JRS. Parasitism: The Diversity and Ecology of Animal Parasites (Cambridge University Press, Ed.). Parasitology 2001; 37: 1–12.

Bush AO, Holmes JC. Intestinal helminths of lesser scaup ducks: patterns of association. Canadian Journal of Zoology. 1986; 64: 132–141.

Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW. Parasitology Meets Ecology on Its Own Terms: Margolis *et al.* Revisited. The Journal of Parasitology. 1997; 83-575.

Cardoso T dos S, Andreazzi CS de, Maldonado Junior A, Gentile R. Functional traits shape small mammal-helminth network: patterns and processes in species interactions. *Parasitology*; 2021. 148: 947–955.

Cardoso TDS, Braga CAC, Macabu CE, Simões RO, Costa-Neto SF, Maldonado Júnior A, Gentile R, Luque JL. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. *Braz. J. Vet. Parasitol.* 2018; 27: 495–504.

Cardoso TS, Costa-Neto SF, Braga C, Weksler M, Simões RO, Maldonado Júnior A, Luque JL, Gentile R. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. *Community Ecology.* 2020; 21: 159–170.

Cardoso TS, Simões RO, Luque JLF, Maldonado Júnior A, Gentile R. The influence of habitat fragmentation on helminth communities in rodent populations from a Brazilian Mountain Atlantic Forest. *J Helminthol.* 2016; 90: 460–468.

Carvalho-Pereira T, Souza FN, Santos LRN, Walker R, Pertile AC, Oliveira DS de, Pedra GG, Minter A, Rodrigues MG, Bahiense TC, Reis MG, Diggle PJ, Ko AI, Childs JE, Silva EM, Begon M, Costa F. The helminth community of a population of *Rattus norvegicus* from an urban Brazilian slum and the threat of zoonotic diseases. *Parasitology.* 2018; 145: 797–806.

Cassano CR, Almeida-rocha JM de, Alvarez MR, Steiner C, Bernardo S, Bianconi GV, Campiolo S, Campos CB, Danilewicz D, Falcão FDC, García FV, Andrés G, Giné F, Guidorizzi CE, Jerusalinsky L, Le Y. Primeira Avaliação do Status de Conservação dos Mamíferos do Estado da Bahia, Brasil. *Oecologia Australis.* 2017; 21: 156–170.

CDB. Convenção sobre Diversidade Biológica. Conferência das Nações Unidas sobre Meio Ambiente e Desenvolvimento. Rio de Janeiro, Brasil. 1992. Acesso em 05/10/2022. Disponível em: <https://www.gov.br/mma/pt-br/assuntos/biodiversidade/convencao-sobre-diversidade-biologica>.

Chaisiri K, Chou M, Siew CC, Morand S, Ribas A. Gastrointestinal helminth fauna of rodents from Cambodia: Emphasizing the community ecology of host-parasite associations. *J Helminthol.* 2017; 91: 726–738.

Cheida CC, Nakano-Oliveira E, Fusco-Costa R, Rocha-Mendes F, Quadros J 2006. Ordem Carnivora. In: REIS *et al.* 2006. Mamíferos do Brasil. Londrina: 437 p.

Chilton NB, Huby-Chilton F, Gasser RB, Beveridge I. The evolutionary origins of nematodes within the order Strongylida are related to predilection sites within hosts. *Mol Phylogenet Evol.* 2006; 40: 118–128.

Cirino BS, Costa-Neto SF, Cardoso TS, Estrela PC, Maldonado Júnior A, Gentile R. Gleasonian structure in the helminth metacommunity of the opossum *Didelphis albiventris* in two extremes of the Atlantic Forest. *J Helminthol.* 2022; 96: e7.

Costa NA, Cardoso T dos S, Neto SF da C, Júnior AM, Gentile R. Metacommunity Structure of Helminths of *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) in Different Land Use Areas in the Brazilian Cerrado. *J Parasitol.* 2019; 105 - 271.

Costa MAR, Júnior AM, Bóia MN, Lucio C dos S, Simões R de O. A new species of *Hassalstrongylus* (Nematoda: Heligmonelidae) from *Euryoryzomys russatus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, Brazil. *Neotrop Helminthol.* 2014; 8: 235–242.

Costa-Neto SF, Cardoso TS, Boullosa RG, Maldonado Júnior A, Gentile R. Metacommunity structure of the helminths of the black-eared opossum *Didelphis aurita* in peri-urban, sylvatic and rural environments in south-eastern Brazil. *J Helminthol.* 2019; 93: 720–731.

Cottenie K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*; 2005. 8: 1175–1182.

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

Dayrat B. Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society* 2005; 85: 407–415.

D'Elía G. Phylogenetics of sigmodontinae (Rodentia, Muroidea, Cricetidae), with special reference to the Akodont group, and with additional comments on historical biogeography. *Cladistics.* 2003; 19: 307–323.

Frainer A, McKie BG, Amundsen PA, Knudsen R, Lafferty KD. Parasitism and the Biodiversity-Functioning Relationship. *Trends Ecol and Evol.* 2018; 33: 260–268.

Froeschke G, Matthee S. Landscape characteristics influence helminth infestations in a peri-domestic rodent-implications for possible zoonotic disease. *Parasit Vectors.* 2014; 7: 1-13.

Froeschke G, Sommer S. Role of selection versus neutral processes determining genetic variation in a small mammal along a climatic gradient in southern Africa. *Evolutionary Ecology*. 2014; 28: 1169–1190.

Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica, período 2017-2018. Relatório Técnico: Fundação SOS Mata Atlântica, INPE, São Paulo. 2018; 1-35 pp.

Fundação SOS Mata Atlântica, Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais. A MATA ATLÂNTICA. Relatório Anual 2020; Disponível em: [https://cms.sosma.org.br/wp-content/uploads/2021/07/Relatório\\_SOSMA\\_2020\\_01\\_COM-REVISÃO\\_12\\_07\\_2021.pdf](https://cms.sosma.org.br/wp-content/uploads/2021/07/Relatório_SOSMA_2020_01_COM-REVISÃO_12_07_2021.pdf).

Gardner AL. *Mammals of South America, Volume 1: Marsupials, Xenarthrans, Shrews, and Bats* (pp.1-11) Chapter: American marsupials Publisher: University of Chicago Press Editors. 2008; 11 pp.

Geist HJ, Lambin EF. Proximate causes and underlying driving forces of tropical deforestation. *BioScience*. 2002; 52: 143–150.

Gentile R, D'Andrea PS, Cerqueira R. Home ranges of *Philander frenata* and *Akodon cursor* in a Brazilian Restinga (Coastal Shrubland). *Mastozoología Neotropical*. 1997; 4 (2): 105-112.

Gomes DC, Vicente JJ. 1984. Helminthos parasitos de *Nectomys squamipes* (Brants) do Município de Sumidouro, RJ. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro*, 79: 67-73.

Gomes APN, Costa NA, Gentile R, Vilela R, Maldonado Júnior A. Morphological and genetic description of *Moniliformis necromysi* sp. n. (Archiacanthocephala) from the wild rodent *Necromys lasiurus* (Cricetidae: Sigmondontinae) in Brazil. *J Helminthol*. 2020; 94, 1–12.

Gomes DC, Pereira R, Vicente JJ, Pinto RM, Cruz RP. Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*. 2003; 20: 699–707.

Han BA, Kramer AM, Drake JM. Global Patterns of Zoonotic Disease in Mammals. *Trends Parasitol*. 2016; 32: 565–577.

Han BA, Schmidt JP, Bowden SE, Drake JM. Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. *Proc Natl Acad Sci*. 2015; 112: 7039–7044.

Hancke D, Suárez OV. Structure of parasite communities in urban environments: The case of helminths in synanthropic rodents. *Folia Parasitol*. 2018; 65:1-9.

Hanski I, Gilpin M. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol J Linn Soc.* 1991; 42: 3–16.

Hudson PJ, Dobson AP, Newborn D. Parasitic worms and population cycles of red grouse. In: Berryman, AA, editor. *Population cycles: the case for trophic interactions.* Oxford: Oxford University Press; 2002. 109–130 pp.

Hulbert IAR, Boag B. The potential role of habitat on intestinal helminths of mountain hares, *Lepus timidus*. *J Helminthol.* 2001; 75: 345–349.

Jiménez FA, Patterson BD. A New Species of *Pterygodermatites* (Nematoda: Rictulariidae) from the Incan Shrew Opossum, *Lestoros inca*. *J Parasitol.* 2012; 98: 604–607.

Johns ND. Conservation in Brazil's Chocolate Forest: The Unlikely Persistence of the Traditional Cocoa Agroecosystem. *Environ Manag.* 1999; 23: 31–47.

Joly, Carlos A., Jean Paul Metzger, and Marcelo Tabarelli. Experiences from the Brazilian Atlantic Forest: ecological findings and conservation initiatives. *New phytologist.* 2014; 204 (3) 459-473.

Kamiya T, O'Dwyer K, Nakagawa S, Poulin R. What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biol Rev.* 2014; 89: 123–134.

Keesing F, Holt RD, Ostfeld RS. Effects of species diversity on disease risk. *Ecology Letters.* 2006; 9: 485–498.

Kersul MG, Costa NA, Boullosa RG, Silva AAS, Rios EO, Munhoz AD, Andrade-Silva BE, Maldonado Júnior A, Gentile R, Alvarez MR. Helminth communities of sigmonontine rodents in cocoa agroforestry systems in Brazil. *Int J Parasitol: Parasites and Wildlife* 2020; 11: 62–71.

Krasnov BR, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Degen AA. Relationship between host diversity and parasite diversity: Flea assemblages on small mammals. *J Biogeo.* 2004; 31 (11): 1857-1866.

Krasnov BR, Stanko M, Morand S. Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. *J Anim Ecol.* 2006; 75: 1330–1339.

Kruse H, Kirkemo A-M, Handeland K. Wildlife as Source of Zoonotic Infections. *Emerg Infect Dis.* 2004; 10: 2067–2072.

Kuhnén V, Graipel ME, Pinto CJC. Differences in richness and composition of gastrointestinal parasites of small rodents (Cricetidae, Rodentia) in a continental and



insular area of the Atlantic Forest in Santa Catarina state, Brazil. *Braz J Biol.* 2012; 72: 563–567.

Lafferty KD. Biodiversity loss decreases parasite diversity: Theory and patterns. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences.* 2012; 367: 2814–2827.

Leibold MA, Holyoak M, Mouquet N, Amarasekare P, Chase JM, Hoopes MF, Holt RD, Shurin JB, Law R, Tilman D, Loreau M, Gonzalez A. The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters.* 2004; 7: 601–613.

Leibold MA, Mikkelsen GM. Coherence, species turnover, and boundary clumping: elements of meta-community structure. *Oikos.* 2002; 97: 237–250.

Lemos ERS, D'Andrea PS 2014. Trabalho com animais silvestres: procedimentos, riscos e biossegurança. Editora Fiocruz. Rio de Janeiro, Brasil, 180 pp.

Lucio C dos S, Gentile R, Cardoso T dos S, Oliveira Santos F de, Teixeira BR, Maldonado Júnior A, D'Andrea PS. Composition and structure of the helminth community of rodents in matrix habitat areas of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Int J Parasitol: Parasites and Wildlife.* 2021; 15: 278–289.

MacArthur RH, MacArthur JW. On Bird Species Diversity. *Ecology.* 1961;.42: 594–598.

Mackenstedt U, Jenkins D, Romig T. The role of wildlife in the transmission of parasitic zoonoses in peri-urban and urban areas. *Int J Parasitol: Parasites and Wildlife.* 2015; 4: 71–79.

Maldonado-Junior A, Gentile R, Moraes CCF, D'Andrea OS, Lanfredi RM, Rey L. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. *J Helminthol.* 2006; 80 (4): 369-375.

Mas-Coma S, Valero M a, Bargues MD. Effects of climate change on animal and zoonotic helminthiases. *Rev Sci Tech.* 2008; 27: 443–457.

McGarry JW, Higgins A, White NG, Pounder KC, Hetzel U. Zoonotic helminths of urban brown rats (*Rattus norvegicus*) in the UK: Neglected public health considerations? *Zoo Public Health.* 2015; 62: 44–52.

Mihaljevic JR. Linking metacommunity theory and symbiont evolutionary ecology. *Trends Ecol Evol* 2012; 27: 323–329.

MMA. Ministério do Meio Ambiente. Plano de Manejo da APA do Pratigi. Brasília; 2004. Encarte II.: 38.

Morand S, Krasnov BR, Poulin R. Micromammals and Macroparasites: From evolutionary ecology to management. Chapter 4. Nematodes. Springer Japan, Tokyo. 2006.

Mori AS, Isbell F, Seidl R.  $\beta$ -diversity, community assembly, and ecosystem functioning. *Trends Ecol Evol.* 2018; 33: 549–564.

Mouritsen KN, Poulin R. Parasites boost biodiversity and change animal community structure by trait-mediated indirect effects. *Oikos.* 2005; 108: 344–350.

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Fonseca GAB, Kent J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature.* 2000; 403 853-858.

Noss RF. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology.* 1990; 4: 355–364.

OCT 2019. Organização de Conservação da Terra. Apa do Pratigi. Disponível em: <https://www.oct.org.br/apa-do-pratigi/apresentacao>.

Olival KJ, Hosseini PR, Zambrana-Torrel C, Ross N, Bogich TL, Daszak P. Host and viral traits predict zoonotic spillover from mammals. *Nature.* 2017. 546: 646–650.

Oliveira J, Bonvicino C. Capítulo 12. Ordem Rodentia. In: Mamíferos do Brasil, Suprema; 2006. 347–400 pp.

Oliveira TV, Sampaio BS, Silva WH, Calixto BDM, Carvalho MS, Borges LS, Scherer CS. A fauna de mamíferos voadores e não-voadores da Serra da Jiboia, Bahia, Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia.* 2018; 82: 33–48.

Ollerenshaw CB, Smith LP. Meteorological Factors and Forecasts of Helminthic Disease. In: Dawes ben (Ed.), *Advances in Parasitology Volume 7*, Academic Press, 1969; 283–323 pp.

Padial JM, Riva DL. A response to recent proposals for integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society.* 2010; 101 (3): 747–756.

Papkou A, Gokhale CS, Traulsen A, Schulenburg H. Host-parasite coevolution: why changing population size matters. *Zoology (Jena).* 2016; 119(4):330-338.

Patton JL, Pardiñas UFJ, D'Elía G. *Mammals of South America. Vol. 2. Rodents.* The University of Chicago Press, Chicago and London; 2015. 1336 pp.

Pence DB. Helminth community of mammalian hosts: concepts at the infracommunity, component and compound community levels. In: Esch G, Bush A, Aho J, editors. *Para- site community: patterns and processes.* London: Chapman and Hall; 1990. 233–260 pp.

Pereira VMM. Estudo da helmintofauna de *Mus musculus* (Rodentia) em São Miguel (Açores): factores indutores de diversidade e potencial zoonótico. [PhD Thesis]. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa; 2009. 176 pp.

Poulin R. Species Richness of Parasite Assembles: Evolution and Patterns. *Annu Rev Ecol Syst.* 1997; 28: 341–358.

Poulin R. The decay of similarity with geographical distance in parasite communities of vertebrate hosts. *J Biogeo.* 2003; 30: 1609–1615.

Poulin R. *Evolutionary ecology of parasite.* Princeton University Press, Princeton, NJ. 2nd Edn; 2007; 360 pp.

Poulin R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. *Int J Parasitol.* 2014; 44: 581–589.

Poulin R. Best practice guidelines for studies of parasite community ecology. *J Helminthol.* 2019; 93: 8–11.

Poulin R, Morand S 2004. *Parasite Biodiversity.* Smithsonian Institution Books, Washington D.C.; 2004. 216 pp.

Presley SJ, Higgins CL, Willig MR. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos.* 2010; 9: 908–917.

Püttker T, Meyer-Lucht Y, Sommer S. Effects of fragmentation on parasite burden (nematodes) of generalist and specialist small mammal species in secondary forest fragments of the coastal Atlantic Forest, Brazil. *Ecol Res.* 2008; 23: 207–215.

Quentin JC. Étude de nématodes *Syphacia* parasites de rongeurs Cricetidae Sub-Américains Et de Leurs corrélations biogéographiques avec certaines espèces néarctiques. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle.* 1969; 41: 909–925.

Rezende CL, Scarano FR, Assad ED, Joly CA, Metzger JP, Strassburg BBN, Tabarelli M, Fonseca GA, Mittermeier RA. From hotspot to hopespot: An opportunity for the Brazilian Atlantic Forest. *Perspect Ecol Conserv.* 2018; 16: 208–214.

Setsuda A, Da N, Hasegawa H, Behnke JM, Rana HB, Dhakal IP, Sato H. Intraspecific and interspecific genetic variation of *Gongyлонema pulchrum* and two rodent *Gongyлонema* spp. (*G. aegypti* and *G. neoplasticum*), with the proposal of *G. nepalensis* n. sp. for the isolate in water buffaloes from Nepal. *Parasitol Res.* 2016; 115: 787–795.

Silva TMC, Andrade ZA. Infecção natural de roedores silvestres pelo *Schistosoma mansoni*. *Mem Inst Oswaldo Cruz.* 1989; 84: 227–235.

Simões R, Gentile R, Rademaker V, D'Andrea P, Herrera H, Freitas T, Lanfredi R, Maldonado Júnior A. Variation in the helminth community structure of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia: Echimyidae) in two sub-regions of the Brazilian Pantanal: the effects of land use and seasonality. *J Helminthol.* 2011; 84: 266–275.

Simões RO, Simões SBE, Luque JL, Iñiguez AM, Maldonado Júnior A. First Record of *Raillietina celebensis* (Cestoda: Cyclophyllidea) in South America: Redescription and Phylogeny. *J Parasitol.* 2017; 103: 359–365.

Souza, J. G. R., Simões, R. O., Thiengo, S. a R. C., Lima, W. S., Mota, E. M., Rodrigues-Silva, R., Lanfredi, R. M., & Maldonado Júnior, A. A new metastrongilid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. *J Parasitol*, 2009; 95(6): 1507–1511.

Sorci G, Morand S, Hugot JP. Host-parasite coevolution: comparative evidence for covariation of life history traits in primates and oxyurid parasites. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences.* 1997; 264: 285–289.

Spratt DM. Species of *Angiostrongylus* (Nematoda: Metastrongyloidea) in wildlife: A review. *Int J Parasitol: Parasites and Wildlife.* 2015; 4: 178–189.

Sprent JFA. Parasites lost? *Int J Parasitol.* 1992; 22: 139–151.

Stephens PR, Altizer S, Smith KF, Aguirre AA, Brown JH, Budischak SA, Byers JE, Dallas TA, Davies TJ, Drake JM, Ezenwa VO, Farrell MJ, Gittleman JL, Han BA, Huang S, Hutchinson RA, Johnson P, Nunn CL, Onstad D, Park A, Vazquez-Prokopec GM, Schmidt JP, Poulin R. The macroecology of infectious diseases: a new perspective on global-scale drivers of pathogen distributions and impacts. *Ecology Letters.* 2016; 19: 1159–1171.

Suzán G, García-Peña GE, Castro-Arellano I, Rico O, Rubio A v., Tolsá MJ, Roche B, Hosseini PR, Rizzoli A, Murray KA, Zambrana-Torrel C, Vittecoq M, Bailly X, Aguirre AA, Daszak P, Prieur-Richard AH, Mills JN, Guégan JF. Metacommunity and phylogenetic structure determine wildlife and zoonotic infectious disease patterns in time and space. *Ecol Evol.* 2015; 5: 865–873.

Swaddle JP, Calos SE. Increased Avian Diversity Is Associated with Lower Incidence of Human West Nile Infection: Observation of the Dilution Effect (A Buckling, Ed.). *PLoS ONE.* 2008; 3: e2488.

Tabarelli M, Gascon C. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade.* 2005; 1: 181–188.

Travassos L. Contribuições para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira. XIII: ensaio monografico da familia Trichostrongylidae Leiper, 1909. Mem Inst Oswaldo Cruz. 1921; 13: 5–135.

Tripodi MA, Hancke D, Suarez OV. Analysis of lead pollution levels within an urban ecosystem using the cestode *Hymenolepis diminuta* and its rat hosts as bioindicators. J Helminthol. 2018; 92: 544–548.

Vandermer J, Perfect I. The Agricultural Matrix and a Future Paradigm for Conservation. Conservation Biology. 2007; 21: 274–277.

Vas Z, Csorba G, Rózsa L. Evolutionary co-variation of host and parasite diversity- the first test of Eichler's rule using parasitic lice (Insecta: Phthiraptera). Parasitol Res. 2012; 111(1):393-401.

Vidal-Martínez VM, Wunderlich AC. Parasites as bioindicators of environmental degradation in Latin America: A meta-analysis. J Helminthol. 2017; 91: 165–173.

Winck GR, Raimundo RLG, Fernandes-Ferreira H, Bueno MG, D'andrea PS, Rocha FL, Cruz GLT, Vilar EM, Brandão M, Luís J, Cordeiro P, Andreazzi CS. Socioecological vulnerability and the risk of zoonotic disease emergence in Brazil. Sci Adv. 2022; 8: 5774.

Winegardner AK, Jones BK, Ng ISY, Siqueira T, Cottenie K. The terminology of metacommunity ecology. Trends Ecol Evolut. 2012; 27: 253–254.

Woolhouse MEJ, Gowtage-Sequeria S. Host range and emerging and reemerging pathogens. Emerg Infect Dis. 2005. 11: 1842–1847.

Zohdy S, Schwartz TS, Oaks JR. The Coevolution Effect as a Driver of Spillover. Trends Parasitol. 2019. 35: 399–408.

**APÊNDICE A -** Tabela com os dados de helmintofauna em roedores sigmondontíneos na Mata Atlântica.

Roedores	Helmintos (outros estudos)	Intensidade Média	Prevalência (%)	Localidade	Referência
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	24	4	Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	17,6	28	Guapimirim e Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	16	8	Angra do Reis, Guapimirim e Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Syphacia obvelata</i>	2	4	Casimiro de Abreu, Magé e Maricá, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	2,40 ± 1,14	50,00 (49,97–50,03)	Ilheus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia alata</i>	5,00 ± 0	10,00 (9,97–10,03)	Ilheus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia sp1</i>	3,00 ± 0	10,00 (9,98–10,02)	Ilheus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Moliniformis necromysi</i>	1,00 ± 0	1,39 (1,30–1,48)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Pterygodermatites (P) zygodontomis</i>	1,00 ± 0	1,39 (1,30–1,48)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	2,10 ± 1,89	12,50 (11,78–13,23)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
<b>Akodon cursor</b>	<i>Syphacia alata</i>	2,00 ± 0	1,39 (1,21–1,56)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Syphacia aculeata</i>	11,00 ± 0	1,39 (0,43–2,35)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Stilestrongylus eta</i>	7,00 ± 0	1,39 (0,78–1,99)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Stilestrongylus freitasi</i>	15,50 ± 6,36	2,78 (0,80–4,75)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Tricuris navonae</i>	2,10 ± 1,20	13,89 (13,26–14,51)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Angiostrongylus sp</i>	9	4	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Canaania obesa</i>	2,7 ± 0,67	12	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	1	4	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Litomosoides silvai</i>	2 ± 1,0	12	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Rodentolepis akodontis</i>	3,5 ± 1,32	16	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	13 ± 4,75	24	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus eta</i>	16 ± 8,53	32	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	156	4	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Syphacia carlitosi</i>	6 ± 3,51	12	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
<b>Akodon montensis</b>	<i>Rodentolepis akodontis</i>	2	5	Cascavel e Corbéia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Angiostrongylus sp.</i>	4	5	Cascavel e Corbéia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Protospirura numidica criceticola</i>	1,25	10	Cascavel e Corbéia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021

Roedores	Helmintos (outros estudos)	Intensidade Média	Prevalência (%)	Localidade	Referência
	<i>Stilestrongylus eta</i>	53,5	45	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Trichofreitasia lenti</i>	10,1	55	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	64,5	30	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Stilestrongylus graciellae</i>	41,7	70	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Trichuris navonae</i>	2,2	37,5	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Syphacia alata</i>	12,4	25	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Petastomida gen. sp. (nymph)</i>	1	5	Cascavel e Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Angiostrongylus sp.</i>	2,00	1,40	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	3,60 ± 1,51 (1-5)	3,4	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Litomosoides chagasfilhoi</i>	3	0,7	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Trichofreitasia lenti</i>	5,56 ± 4,64 (1-15)	11	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Trichuris navonae</i>	2,27 ± 2,50 (1-8)	4,8	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Rodentolepis akodontis</i>	1,65 ± 1,49 (1-8)	15,8	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Ancylostomidae</i>	-	14	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
<b>Akodon montensis</b>	<i>Hassalstrongylus sp.</i>	-	5	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Hymenolepis sp.</i>	-	30	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Longistriata sp.</i>	-	11	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Strongyloides sp.</i>	-	5	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Angiostrongylus sp</i>	1	1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Canaania obesa</i>	9,2 ± 2,59	17,3	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Echinostoma luisreyi</i>	2	1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Rodentolepis akodontis</i>	1,1 ± 0,09	25	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	21,8 ± 3,43	50	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus eta</i>	14,5 ± 2,83	45	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	20,2 ± 11,37	5,1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Syphacia carlitosi</i>	10,3 ± 7,51	6,1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Tricofreitasia lenti</i>	5,9 ± 2,01	7,1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Tricuris sp.</i>	1	1	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Protospirura numidica</i>	3 ± 1,00	2	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Litomosoides silvai</i>	26 ± 25	2	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011

Roedores	Helmintos (outros estudos)	Intensidade Média	Prevalência (%)	Localidade	Referência
<b><i>Euryoryomys russatus</i></b>	<i>Stilestrongylus moreli</i>	13	100	Cascavel e Corbéia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	65	3,6	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Stilestrongylus rolondoi</i>	25,5	25	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Raillietina guaricanae</i>	6,3	10,7	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	45,7	54,5	Guapimirim e Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	15,00 ± 11,53	42,86 (42,61–43,10)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Guerrerostrongylus gomesae</i>	18,00 ± 0	14,29 (14,12–14,45)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia</i> sp2	3,00 ± 0	14,29 (14,26–14,31)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	Ancylostomidae	-	15	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Hassalstrongylus</i> sp.	-	23	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Hymenolepis</i> sp.	-	15	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Longistriata</i> sp.	-	8	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Strongyloides</i> sp.	-	15	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Syphacia</i> sp.	-	8	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
<b><i>Hylaeamys seuanezi</i></b>	<i>Hassalstrongylus</i> sp.	7,85 ± 7,06	21,88 (21,83–21,92)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia alata</i>	31,00 ± 50,24	9,38 (9,20–9,55)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia</i> sp3.	14,00 ± 14,14	6,25 (6,20–6,30)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Physaloptera</i> sp.	1,00 ± 0	3,13 (3,13)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	Hymenolepididae	1,00 ± 0	6,25 (6,25)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
<b><i>Necromys lasiurus</i></b>	<i>Stilestrongylus freitasi</i>	19,89 ± 19,27	9,90 (6,36–13,42)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>P. (Paucipectines) zygondontomis</i>	4,64 ± 3,99	19,44 (18,37–20,50)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>P. numidica criceticola</i>	8,91 ± 14,40	48,76 (48,68–48,85)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>S. (Syphacia) alata</i>	22,88 ± 29,79	14,13 (8,41–19,86)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Rodentolepis akodontis</i>	1,00 ± 0	12,01 (11,88–12,15)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021
	<i>Trichuris navonae</i>	17,67 (16,87–18,47)	17,67 (16,87–18,47)	Casimiro de Abreu e Silva Jardim, RJ	Lucio <i>et al.</i> 2021



Roedores	Helmintos (outros estudos)	Intensidade Média	Prevalência (%)	Localidade	Referência
	<i>Pseudechinostomum caballeroi</i>		11,9	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Railletina sp.</i>		9,5	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>		71,4	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Syphacia venteli</i>		9,5	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Aspidodera railletii</i>		2,4	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Physaloptera bispiculata</i>		50	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Litomosoides carinii</i>		45,2	Sumidouro, RJ	Gomes e Vicente, 1984
	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	15	28	Angra dos Reis e Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Syphacia venteli</i>	3	4	Maricá e Casimiro de Abreu, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
<b><i>Nectomys squamipes</i></b>	<i>Litomosoides carinii</i>	24,5	16	Maricá e Casimiro de Abreu, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Physaloptera bispiculata</i>	14	76	Maricá, Casimiro de Abreu, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	106,00 ± 118,49	45,43 (40,75–44,96)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia sp4</i>	3,00 ± 1,41	28,57 (28,53–28,61)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Physaloptera bispiculata</i>	2,50 ± 2,12	28,57 (28,54–28,61)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Hassalstrongylus sp.</i>		20	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Schistosoma mansoni</i>	48,3	34,5	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Physaloptera bispiculata</i>	10,8	40,5	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Hassalstrongylus epsilon</i>	52	6,3	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Syphacia venteli</i>	347,8	52,6	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Echinostoma paraensei</i>	8,7	7,8	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Railletina sp.</i>	7,5	1,7	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
	<i>Litomosoides chagasfilho</i>	24,8	9,5	Sumidouro, RJ	Maldonado Jr <i>et al.</i> 2006
<b><i>Oxymycterus judex</i></b>	<i>Hymenolepis sp.</i>		50	Serra do Tabuleiro - SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Longistriata sp.</i>		50	Serra do Tabuleiro - SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
<b><i>Thaptomys nigrita</i></b>	<i>Stilestrongylus sp.</i>	21,5	100	Cascavel, Corbélia - PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Syphacia criceti</i>	1	50	Cascavel, Corbélia - PR	Benatti <i>et al.</i> 2021

Roedores	Helmintos (outros estudos)	Intensidade Média	Prevalência (%)	Localidade	Referência
	<i>Trichofreitasia lenti</i>	23	40	Cascavel, Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Stilestrongylus franciscanus</i>	14,5	40	Cascavel, Corbélia, PR	Benatti <i>et al.</i> 2021
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	11,42 ± 11,65	76	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	10,75 ± 12,60	16	Serra do Tabuleiro, SC	Boullosa <i>et al.</i> 2020
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	20,9	20,9	Serra dos Órgãos, RJ	Cardoso <i>et al.</i> 2018
	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	41,7	48,8	Serra dos Órgãos, RJ	Cardoso <i>et al.</i> 2018
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	17,6	57,1	Guapimirim e Suruí, Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> ,2003
	<i>Stilestrongylus eta</i>	11,1	50	Guapimirim e Suruí, Magé, RJ	Gomes <i>et al.</i> 2003
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	10,50 ± 9,20	50,00 (49,85–50,15)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Syphacia</i> sp5.	5,00 ± 2,70	16,67 (16,62–16,71)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
	<i>Stilestrongylus eta</i>	26,86 ± 23,91	58,33 (57,93–58,74)	Ilhéus, BA	Kersul <i>et al.</i> 2020
<b><i>Oligoryzomys nigripes</i></b>	<i>Hassalstrongylus</i> sp.	4	33	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Longistriata</i> sp.	1	33	Serra do Tabuleiro, SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Avellaria</i> sp.	17	1,8	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Canaania obesa</i>	5,0 ± 1,0	3,5	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Guerrerostrongylus zetta</i>	30,8 ± 15,13	21,4	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Litomosoides odilae</i>	1	1,8	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Railletina celebensis</i>	1	1,8	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Rodentolepis akodontis</i>	1	3,5	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus aculeata</i>	3,9 ± 1,91	14,3	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus eta</i>	18,3 ± 5,69	5,3	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Stilestrongylus lanfrediae</i>	37,18 ± 7,12	89,5	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Syphacia kinsellai</i>	16,5 ± 6,45	25	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Cysticercus fasciolaris (Taenia taeniaeformis)</i>	2	1,8	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
	<i>Trichofreitasia lenti</i>	1,7 ± 0,67	5,3	Serra dos Órgãos, RJ	Simões <i>et al.</i> 2011
<b><i>Sooretamys angouya</i></b>	<i>Ancylostomidae</i>		67	Serra do Tabuleiro - SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012
	<i>Hymenolepis</i> sp.		11	Serra do Tabuleiro - SC	Kuhnen <i>et al.</i> 2012

**APÊNDICE B -** Tabela das espécies de roedores capturados na APA do Pratigi/BA com as variáveis analisadas.

<b>Hospedeiro</b>	<b>Tribo</b>	<b>Subfamilia</b>	<b>Familia</b>	<b>Superfamilia</b>	<b>Subordem</b>	<b>Ordem</b>	<b>DIETA</b>
<i>Akodon cursor</i>	Akodontini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	insetívoro/onívoro
<i>Euryoryzomys russatus</i>	Oryzomyini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	frugívoro/granívoro
<i>Hylaeamys seuanezi</i>	Oryzomyini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	frugívoro/granívoro
<i>Nectomys squamipes</i>	Oryzomyini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	insetívoro/onívoro
<i>Oecomys catherinae</i>	Oryzomyini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	frugívoro/sementes
<i>Oligoryzomys nigripes</i>	Oryzomyini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	frugívoro/granívoro
<i>Oxymycterus dasytrichus</i>	Akodontini	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	insetívoro/onívoro
<i>Rhipidomys mastacalis</i>	Thomasomys	Sigmodontinae	Cricetidae	Muroidea	Myomorpha	Rodentia	frugívoro/sementes