



UNIVERSIDADE REGIONAL DO CARIRI – URCA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE – CCBS
DEPARTAMENTO DE QUÍMICA BIOLÓGICA – DQB
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOPROSPECÇÃO MOLECULAR

**Endoparasitas de uma taxocenose de anuros da Caatinga,
Nordeste do Brasil**

NAYANE KELY SILVA SAMPAIO

Crato – CE

2019

NAYANE KELLY SILVA SAMPAIO

**Endoparasitas de uma taxocenose de anuros da Caatinga,
Nordeste do Brasil**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Bioprospecção Molecular, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Bioprospecção Molecular.

Orientador: Prof. Dr. Samuel Vieira Brito

Crato – CE

2019

Ficha Catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri – URCA
Bibliotecária: Ana Paula Saraiva CRB 3/1000

Sampaio, Nayane Kely Silva.

D812d Endoparasitas de uma taxocenose de anuros da Caatinga,
Nordeste do Brasil/ Nayane Kely Silva Sampaio. – Crato-CE, 2019
46p.; il.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em
Bioprospecção Molecular da Universidade Regional do Cariri –
URCA.

Orientador: Prof. Dr. Samuel Vieira Brito

1. Interações parasita-hospedeiro, 2. Nematoda, 3. Micro-habitat;
I. Título.

CDD: 591.524

NAYANE KELY SILVA SAMPAIO

**Endoparasitas de uma taxocenose de anuros da Caatinga,
Nordeste do Brasil**

Aprovada em 29/07/2019

Dissertação apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Bioprospecção Molecular, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de Mestre em Bioprospecção Molecular.

Banca Examinadora

Prof. Dr. Samuel Vieira Brito (Orientador)

Universidade Federal do Maranhão - UFMA

Prof. Dr. Waltécio de Oliveira Almeida (Membro interno)

Universidade Regional do Cariri – URCA

Prof. Dr. Leonardo Silvestre Gomes Rocha (Membro externo)

Universidade Regional do Cariri– URCA

Prof. Dr. Francisco Assis Bezerra Cunha (Suplente)

Universidade Regional do Cariri – URCA

DEDICATÓRIA

*A todas as mulheres negras não
letradas, por suas dores e duras
lutas, que plantaram em mim o
desejo de liberdade.*

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Prof. Dr. Samuel Vieira Brito, pela confiança, atenção, por todo conhecimento transmitido e principalmente pelo incentivo e paciência diante das dificuldades encontradas.

Ao Prof. Dr. Waltécio de Oliveira Almeida, por abrir as portas do laboratório de Zoologia para a execução deste trabalho, e ainda pela disponibilidade em compor a banca.

Aos Professores Dr. Leonardo Silvestre Gomes Rocha e Dr. Francisco Assis Bezerra Cunha, pela disponibilidade em compor a banca.

Ao Prof. Dr. Reinaldo José da Silva pela ajuda na identificação dos endoparasitas.

A Herivelto, meu querido amigo, pelo incentivo e ajuda na edição dos gráficos e fotos disponibilizadas.

A galera do Laboratório de Zoologia: Amanda, Igor e Emerson pela ajuda nas coletas e dissecação, a participação de vocês na realização deste trabalho foi imprescindível, valeu queridos!

Débora, pela amizade e por estar sempre pronta em ajudar. Janaina, pela parceria e singela amizade. Joyce, pelas trocas de experiências. João Antônio, pela ajuda na identificação dos endoparasitas, pelas sugestões e pelos momentos de descontração e amizade.

Aos meus também companheiros de mestrado, pequena grande Erica Gomes, o “sertanejo” Leonardo e a galega Rivanilda, pela atenção desde quando cheguei à Iniciação Científica, por toda ajuda ao longo desses anos, aprendo muito com vocês!

Em especial ao meu grande amigo e parceiro Adonias, por toda atenção, pelas broncas que sempre me incentivam a melhorar, pela disponibilidade de vim de João Pessoa para me ajudar nas coletas e estatísticas, por compartilhar comigo discussão sobre ciência como também agradáveis momentos de descontração.

A amiga linda que esse laboratório me deu, Maria Érika, companheira de pesquisa e também de vida, por sempre me apoiar nos meus objetivos, por toda

paciência me ouvindo e afagando meus dias difíceis. Tudo fica mais leve quando temos amigos verdadeiros.

A todos os meus amigos e amigas, agradeço de coração por estarem comigo na jornada da vida, o carinho e incentivo de vocês contribuem sobremaneira para o meu crescimento profissional e pessoal.

Ao café e o ambiente proporcionados pelo ilustre Sr. Saraiva, que tantas vezes me aliviaram as tensões.

A Seu Viana e Dona Cícera, por me ajudarem e “muito” com presteza, carinho e bondade, hospedando a mim e a equipe do laboratório, durante as coletas. E ainda, a Seu Viana por andar com a gente “léguas e léguas a procura dos bichos”. Gratidão eterna!

Aos meus pais, Iane e Cícero, que me inspiraram a lutar para alcançar meus objetivos, e aos meus irmãos Cleyton e Carlinhos por acreditarem nos meus sonhos e por me darem todo apoio para realizar cada um deles. Amo vocês!

A Universidade Regional do Cariri por ser a casa que me acolheu e me proporcionou avanços na pesquisa e como ser humano.

A Fundação Cearense de Apoio ao Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Funcap) pela bolsa de mestrado, sem esse incentivo seria impossível a realização desse trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS

TABELA

LISTA DE ABREVIATURAS

RESUMO.....	11
ABSTRAT.....	12
1 INTRODUÇÃO.....	13
2 MATERIAIS E MÉTODOS	17
2.1 Área de estudo.....	17
2.2 Coleta dos anuros e identificação dos endoparasitas.....	17
2.3 Análises estatísticas.....	18
3 RESULTADOS.....	20
3.1 Composição de endoparasitas.....	20
3.2 Influência dos fatores históricos e ecológicos.....	26
4 DISCUSSÃO.....	28
4.1 Composição de endoparasitas.....	28
4.2 Influência dos fatores históricos e ecológicos.....	29
5 CONCLUSÃO.....	33
REFERÊNCIAS.....	34

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Árvore filogenética da taxocenose. Pyron & Wiens (2011).....	19
Figura 2: Anuros da Caatinga.....	21
Figura 3 Endoparasitas encontrados nos tratos gastrointestinais dos anuros amostrados.....	22
Figura 4: Endoparasitas encontrados nos tratos gastrointestinais dos anuros amostrados.....	23
Figura 5: Média da abundância de endoparasitas entre os sexos dos hospedeiros.....	25
Figura 6. Análise Filogenética de Componentes Principais (AFCP) para os dados de endoparasitas da taxocenose de anuros da Caatinga.....	26
Figura 7. Análise Filogenética de Componentes Principais (AFCP) para os dados de endoparasitas da taxocenose de anuros da Caatinga.....	27

TABELA

Tabela 1. Endoparasitas associados à taxocenose de anuros da Caatinga.....	24
---	-----------

LISTA DE ABREVIATURAS

CRC- Comprimento- Rostro- Cloacal

GLM- Modelo Linear Generalizado

AFCP- Análises Filogenéticas de Componentes Principais

RESUMO

O presente estudo descreveu a composição de endoparasitas de uma taxocenose de anuros, avaliou os efeitos do tamanho, massa e sexo dos hospedeiros sobre abundância de endoparasitas, investigou a influência de fatores ecológicos, históricos e do uso do micro-habitat dos hospedeiros e sobre a composição de endoparasitas em uma área de Caatinga. Foram coletadas 13 espécies de anuros distribuídas em cinco famílias: Odontophrynidae (*Proceratophrys aridus*), Leptodactylidae (*Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus vastus*, *Leptodactylus macrosternum*, *Leptodactylus troglodytes*, *Physalaemus cuvieri*), Hylidae (*Pithecopus nordestinus*, *Scinax x-signatus*, *Boana raniceps*, *Dendropsophus nanus*), Bufonidae (*Rhinella jimi*, *Rhinella granulosa*), Microhylidae (*Dermatonotus muelleri*). Foi encontrada uma abundância de 4.447 endoparasitas, prevalência total de 38% e intensidade média da infecção de $40 \pm 38,6$. Sendo a helmintofauna composta por sete espécies de nematóides: *Aplectana membranosa*, *Cosmocerca* sp., *Oswaldocruzia mazzai*, *Raillietnema spectans*, *Rhabdias fuelleborni*, *Shcrankiana* sp. e larva de *Physaloptera* sp., um trematóide: *Glypthelmins pseudium* e um cestóide não identificado. Um modelo linear generalizado (GLM) foi realizado para avaliar o efeito sexo sobre a abundância de endoparasitas, utilizando as espécies de anuros que apresentaram amostras de macho e fêmea equivalentes (*L. macrosternum* e *R. granulosa*), sendo a abundância de endoparasitas relacionada positivamente com o sexo destes hospedeiros. Para analisar a influência do CRC e da massa sobre a abundância de endoparasitas, foi realizada uma regressão linear simples, que revelou que não houve relação significativa entre o CRC, massa e a abundância de endoparasitas. O efeito dos fatores históricos e ecológico sobre a composição de endoparasitas e sobre o uso do micro-habitat dos hospedeiros foi avaliado através de Análises Filogenéticas de Componentes Principais – AFPCP (Phylogenetic principal component analysis – PPCA), demonstrando que composição de espécies de endoparasitas teve maior influência de fatores ecológicos, embora o componente histórico também tenha influenciado a composição de espécies de endoparasitas para esta taxocenose de anuros. O micro-habitat utilizado pelos hospedeiros teve maior influência de fatores históricos.

Palavras chaves: Interações parasita-hospedeiro; Nematoda; Micro-habitat.

ABSTRACT

The present study described the endoparasite composition of an anuran taxocenosis, evaluated the effects of host size, mass and sex on the abundance of endoparasites, investigated the influence of ecological and historical factors and the use of the host microhabitat the composition of endoparasites in an area of Caatinga. Eight species of anurans distributed in five families were collected: Odontophrynidae (*Proceratophrys aridus*), Leptodactylidae (*Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus vastus*, *Leptodactylus macrosternum*, *Leptodactylus troglodytes*, *Physalaemus cuvieri*), Hylidae (*Pithecopus nordestinus*, *Scinax x-signatus*, *Boana raniceps*, *Dendropsophus nanus*), Bufonidae (*Rhinella jimi*, *Rhinella granulosa*), Microhylidae (*Dermatonotus muelleri*). An abundance of 4.447 endoparasites was found, a total prevalence of 38% and mean infection intensity of 40 ± 38.6 . Helminthofauna consists of seven species of nematodes: *Aplectana membranosa*, *Cosmocerca* sp., *Oswaldocruzia mazzai*, *Raillietnema spectans*, *Rhabdias fuelleborni*, *Shcrankiana* sp. and larva of *Physaloptera* sp., a trematode: *Glypthelmins pseudium* and an unidentified cestode. A generalized linear model (GLM) was performed to evaluate the effect of sex on the abundance of endoparasites, using anurans species that presented equivalent male and female samples (*L. macrosternum* and *R. granulosa*), and the endoparasite abundance was positively related with the sex of these hosts. To analyze the influence of CRC and mass on the abundance of endoparasites, simple linear regression was performed, which revealed that there was no significant relationship between CRC, mass and endoparasite abundance. The effect of historical and ecological factors on the composition of parasites and on the use of host microhabitat was evaluated through Phylogenetic main component analysis (PPCA), demonstrating that the composition of parasite species had a greater influence of ecological factors, although the historical component also influenced the composition of parasite species for this anuran taxocenosis. The microhabitat used by the hosts had greater influence of historical factors.

Key words: Parasite-host relationships; Nematoda; Micro-habitat.

1 INTRODUÇÃO

Os anfíbios consistem em um grupo ecologicamente importante, uma vez que ocupam vários habitats (aquáticos e terrestres), nos quais desempenham diferentes estratégias reprodutivas e posições nas teias alimentares, como predadores e presas (Whiles et al., 2006, Haddad et al., 2008). Essas características fazem desse grupo excelentes modelos para a investigação das relações parasita/hospedeiro (Aho, 1990; Campião et al., 2015b). Além disso, é um grupo diverso, com cerca de 7.489 espécies conhecidas no mundo (Frost, 2018), e o Brasil representa uma parcela considerável dessa diversidade, com mais de 1.080 espécies descritas (Segalla et al., 2016) e uma alta taxa de endemismo, superior a 65% (IUCN, 2018).

Os parasitas representam uma diversidade oculta, sendo componentes de grande importância biológica nas relações tróficas e essenciais em estudos de conservação e manutenção de populações de seus hospedeiros (Marcogliese, 2005). Os anuros são documentados como hospedeiros para nematóides (Camião et al., 2014; Goldberg & Bursey, 2008, Teles et al., 2014), cestóides (Camião et al., 2014, Teles et al., 2015), trematóides (Schaefer et al., 2006) acantocéfalos (Bursey et al., 2006), pentastomídeos (Ali et al., 1982) e ectoparasitas como ácaros e carrapatos (Luque et al., 2005), são hospedeiros definitivos, intermediários e/ou paratênicos para muitas espécies de parasitos pertencentes aos grupos citados acima (Imasuen et al., 2012).

No Brasil, dois trabalhos colaboraram consideravelmente para o conhecimento dos endoparasitas de anfíbios, a revisão com uma lista de trematóides de Travassos et al., (1969) e a revisão de nematóides de Vicente et al., (1990). Esses trabalhos ainda hoje são referências para a identificação dos parasitos de anfíbios brasileiros. Logo após, várias pesquisas sobre helmintos parasitos de anfíbios foram publicadas, especialmente nas últimas décadas: (Boquimpani-Freitas et al., 2001; Luque et al., 2005; Lunaschi & Drago, 2007; Holmes et al., 2008; Pinhão et al., 2009; Aguiar et al., 2014; 2015a; 2015b; Campião et al., 2009; 2014; 2015a; 2015b; 2015c; 2016a; 2016b; Araujo-Filho et al., 2015; Gomes et al., 2013; Madelaire et al., 2012; Teles et al., 2014; 2015; Toledo et al., 2013a, 2013b, 2015). E uma reunião de estudos sobre a helmintofauna de anuros da América do Sul, foi realizada por Campião et al., (2014b),

listando 289 espécies de helmintos, registrados em 186 espécies de anfíbios, sendo 88 do Brasil. Todos esses trabalhos colaboraram para o conhecimento da helmintofauna de anuros, registrando novas ocorrências e descrevendo novas espécies de parasitos, enriquecendo o conhecimento dessa biodiversidade. Alguns desses estudos mostraram que diferentes fatores podem influenciar a composição da comunidade parasitária, incluindo tamanho, sexo, composição da dieta, preferência por habitat e comportamento do hospedeiro (Burse et al., 2001; Hamann et al., 2006a,b; Schaefer et al., 2006; Santos & Amato, 2010).

A Caatinga está localizada na região Nordeste do Brasil, apresenta clima tropical semi-árido com predomínio de duas estações características, uma seca e prolongada e outra com chuvas moderadas distribuídas irregularmente (Nimer, 1972; Chiang & Koutavas, 2004; Leal et al., 2005). Nesse bioma as condições ecológicas são limitantes aos anuros, e exigem adaptações (Arzarbe, 1999; Navas et al., 2002; Pereira et al., 2007), já que os mesmos possuem dependência da presença de água no ambiente (Aininger, 1987; Silvano & Pimenta, 2003; Dayton & Fitzerald, 2006), a disponibilidade de corpos d'água é necessária para reprodução, crescimento e sobrevivência dos anuros (Wels, 2007). Então, o período chuvoso é marcado por ser um período que favorece o forrageio, o crescimento e a reprodução, em comparação ao período desfavorável seco onde as espécies passam por estágios de estivação (Rooff, 1992; Hamback, 1998; Williams & Middleton, 2008), esses aspectos particulares do bioma devem ser considerados em estudos sobre anuros e a helmintofauna associada.

A fauna de anfíbios anuros da Caatinga conhecida contém representantes de 11 famílias: Bufonidae, Odontophrynidae, Ceratophryidae, Craugastoridae, Eleutherodactylidae, Hylidae, Hylodidae, Leptodactylidae, Microhylidae, Ranidae e Pipidae (Rodrigues, 2005; Frost, 2018). Alguns trabalhos sobre helmintos associados a anuros para região da Caatinga foram realizados, por exemplo, Alcantara et al., (2018); Nascimento et al., (2012); Teles et al., (2014); Teles et al., (2015), trabalhos que relatam novas ocorrências de parasitos, ampliando o conhecimento sobre a diversidade da fauna de helmintos e sua distribuição geográfica.

A composição de espécies em comunidades biológicas surge devido a processos que estruturam a diversidade ao longo de gradientes temporais e ambientais, e um conjunto de forças evolutivas e ecológicas agem sobre as comunidades em geral, assim como influenciam a composição das comunidades parasitárias (Wasburton et al., 2018; Morand et al., 2002). A relação parasita-hospedeiro é caracterizada por sua

complexidade, pois embora os hospedeiros funcionem como um habitat, eles não são receptores passivos de parasitos, assim como os parasitos passam por diversas pressões ecológicas e evolutivas (Wasburton et al., 2018), o que nos leva a prerrogativa de quais fatores devem ser considerados para o melhor entendimento da composição de helmintos em seus hospedeiros.

Os trabalhos de Munõz et al., (2006) e Brito et al., (2014) demonstraram haver influência da filogenia de peixes e lagartos respectivamente sobre a composição das espécies de parasitos desses vertebrados, pois os hospedeiros mais próximos filogeneticamente são mais propensos a compartilhar táxons de parasitos que hospedeiros distantes, devido ao conservadorismo de nicho (Lima et al., 2012), que através do processo de co-evolução, hospedeiros e parasitos passam por modificações mútuas, onde os ciclos de vida dos parasitos evoluem em conjunto com a evolução dos traços de vida dos seus hospedeiros e adaptam-se as interações predador-presa (Marcogliese, 2004), sendo possível uma co-especiação máxima, onde a associação evolutiva é tão especializada, que a especiação em uma linhagem de hospedeiro, causa especiação no parasito, o que define filogenias congruentes entre parasitos e hospedeiros (Brooks et al., 2006), que promove similaridades ecológicas no uso de recursos das espécies que coexistem (Wiens & Graham, 2005; Catotte et al., 2008; Pyron et al., 2014).

Embora a competição possa promover a segregação e exclusão de espécies integrantes das comunidades em condições que espécies utilizam os mesmos recursos (Winemiller & Pianka, 1990; Gause, 1932), o uso diferencial desses recursos permite a coexistência (Vitt, 1981). Os anuros geralmente compartilham esses recursos devido a fatores de ordem filogenética (Inger et al., 1969; Eterovick & Sazima, 2000; Toledo et al., 2003; Prado & Pombal, 2005), Protázio et al., (2014) mostraram haver presença de conservação filogenética no nicho espacial de uma taxocenose de anuros da Caatinga, sobretudo entre Hylidae e Leptodactylidae, linhagens que se dividem em arborícolas e terrestres-semiaquáticas. O que demonstra que a conservação filogenética é responsável em determinados casos pelas atuais funções desempenhadas pelas espécies nas taxocenoses (Webb et al., 2002, Cooper et al., 2010). Espera-se que esses traços da vida dos hospedeiros reflitam na composição parasitária.

Em contrapartida, há a possibilidade de os parasitos serem especializados em um recurso, e este ser compartilhado entre muitas espécies hospedeiras, o que possibilita “novas” associações dos parasitos (Brooks et al., 2006), em diferentes linhagens de

hospedeiros. Aho., (1990) descreve os parasitos de anuros como generalistas, e as condições ecológicas determinam a composição de endoparasitas nesses hospedeiros. Luque et al., (2004) reforça essa ideia ao afirmar que a composição de parasitos é determinada pelo contato entre o hospedeiro com a comunidade de parasitos de cada localidade.

Os anuros exploram variados micro-habitats e essas diferenças podem influenciar na composição das comunidades de parasitos (Poulin & Morand, 2004). Aho., (1990) e Bush et al., (1990) também apontam evidências da importância desta variável na determinação da composição de helmintos em anuros, observando a influência do ambiente aquático sobre a intensidade das infecções nestes hospedeiros. Segundo Poulin., (1995) a composição das comunidades de parasitos seria resultado das interações entre a história evolutiva e as características ecológicas dos hospedeiros. Hospedeiros simpátricos e filogeneticamente relacionados com ecologias similares, provavelmente tem comunidades parasitárias similares (Muñoz et al., 2005).

Para a região da Caatinga, estudos sobre a fauna de helmintos associados ainda são escassos e não consideram os fatores ecológicos e/ou históricos para o entendimento dessas relações parasitológicas, apesar de que estudos com esse enfoque apresentarem um relevante crescimento nos últimos anos (Timi et al., 2010).

O objetivo deste estudo foi descrever a composição de endoparasitas associados a uma taxocenose de anfíbios da Caatinga, assim como seus dados ecológicos (prevalência, intensidade média de infecção e abundância), os quais podem servir de parâmetros para a compreensão dos padrões de infecção dos endoparasitas nas espécies de anfíbios estudadas. Verifica a influência do tamanho, massa e do sexo dos hospedeiros sobre a abundância de endoparasitas. E avalia a influência de fatores históricos e ecológicos da vida dos hospedeiros sobre a composição de endoparasitas e sobre o uso de micro-habitat de uma taxocenose de anuros da Caatinga, para assim melhor elucidar as variações em suas composições, riquezas e abundâncias de espécies.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no município de Granjeiro, situado na microrregião de Caririaçu e Região Metropolitana do Cariri no sul do estado do Ceará, com clima tropical quente e semiárido e precipitação pluviométrica anual média de 1.236,6 mm/ano. O período chuvoso ocorre entre os meses de janeiro e maio e a temperatura anual média é de 24 e 26°C.

A área em estudo encontra-se inserida no Bioma Caatinga ao longo de sua extensão, sendo a vegetação composta por Floresta Caducifólia Espinhosa e Floresta Subcaducifólia Tropical Pluvial (IPECE, 2017).

2.2 Coleta dos anuros e identificação dos endoparasitas

Os anuros foram coletadas em duas expedições realizadas no período chuvoso, através de busca ativa noturna, conduzida à procura de espécimes em todos os microhabitats disponíveis e visualmente acessíveis, como ao redor de brejos, lagos e poças temporárias (Crump & Scott, 1994). A procura visual foi realizada com o auxílio e uso de lanternas e os espécimes encontrados foram registrados, identificados e fotografados quando possível. Os anuros também foram localizados por procura auditiva, realizada através do registro de suas vocalizações emitidas, conduzida dentro da área. Por fim, para cada anuro avistado e capturado foram tomadas informações referentes à data, ponto de captura, identificação da espécie e substrato ocupado no momento do avistamento, de acordo com as seguintes categorias: solo exposto, empoleirado sobre o arbusto, sobre a rocha, capim, macrófita, tronco caído, folhiço, margem d'água e corpo d'água. Os anfíbios foram eutanaziados com uma injeção letal de cloridrato de lidocaína a 2%, pesados e o comprimento rostro-cloacal (CRC) foi mensurado através de paquímetro digital (precisão de 0.5). Posteriormente foram fixados em formol a 10%, conservados em álcool a 70%, etiquetados e dissecados sob lupa estereoscópica. Os

tratos respiratórios, gastrointestinais e cavidades corpóreas foram verificados para detectar a presença de endoparasitas. Os helmintos encontrados foram contados e armazenados em álcool a 70%, posteriormente foram montados em lâminas temporárias para identificação. Os nematóides foram clareados com ácido láctico e os trematóides tratados com carmim para melhor visualização de suas estruturas.

2.3 Análises estatísticas

Foram calculadas a prevalência (% de hospedeiros infectados) e intensidade média da infecção *sensu* Bush et al., (1997). Para analisar a influência do CRC e da massa sobre a abundância de endoparasitas, foi realizada uma regressão linear simples com as espécies de hospedeiros que apresentam uma amostra com mais de 10 espécimes. E para avaliar se a abundância de endoparasitas foi influenciada pelo sexo dos hospedeiros foi realizado um modelo linear generalizado (GLM), adotando a distribuição de Poisson e a função de link log com as espécies de hospedeiros que apresentaram amostras de macho e fêmeas equivalentes em tamanho amostral. Usando o Software R, pacote "Commander R" (R CORE TEAM, 2008).

O efeito dos fatores históricos e ecológicos sobre a composição de endoparasitas e sobre o uso do micro-habitat dos hospedeiros foi avaliado através de Análises Filogenéticas de Componentes Principais – AFCP (Phylogenetic principal component analysis – pPCA; Jombart et al., 2017), utilizando o pacote *adephylo* (Jombart et al., 2017) do programa R. Excluindo as espécies com $N < 10$. A pPCA é um método multivariado que procura testar — autocorrelação filogenética (Gittleman & Kot, 1990), ou seja, a dependência de um traço diante de grupos taxonômicos específicos. Numa matriz (X) são dispostos os dados dos endoparasitas (valor de prevalência de infecção) e micro-habitat das espécies (frequências de uso de cada categoria de micro-habitat) e em outra (W) é disposta uma matriz filogenética com as espécies de cada taxocenose (contendo em suas células as respectivas distâncias filogenéticas). Uma autocorrelação maior indica semelhança entre táxons próximos para uma determinada característica e uma baixa autocorrelação divergências entre esses mesmos táxons. Esses padrões são resumidos através da identificação de componentes principais, ou seja, valores altos positivos indicam efeito global (histórico) e valores baixos negativos indicam efeito local (ecológico) (Jombart et al., 2010). A análise foi realizada usando as distâncias filogenéticas disponíveis na filogenia mais recente (Figura 1) publicada para Anura (Pyron & Wiens 2011). Táxons que ocorrem nessa delimitação geográfica que não

foram contemplados na respectiva filogenia foram substituídos por seus parentes mais próximos, assumindo que essa adequação não deve afetar criticamente os resultados, visto que mudanças evolutivas mais acentuadas devem ocorrer nos nós mais basais da árvore (Roelants et al., 2007).

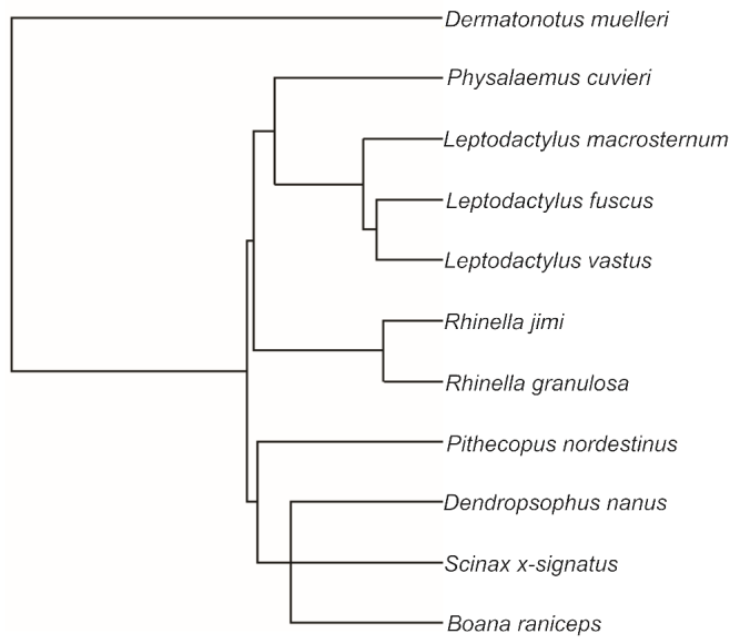


Figura 1. Árvore filogenética da taxocenose de anuros estudados, modificada a partir de Pyron & Wiens (2011).

3 RESULTADOS

3.1 Composição de endoparasitas

Foram coletados 288 indivíduos de 13 espécies de anuros, distribuídas em cinco famílias. Odontophrynidae: um espécime fêmea de *Proceratophrys aridus* Cruz, Nunes, and Juncá, 2012 (CRC= 45,2). Leptodactylidae: 14 espécimes de *Leptodactylus fuscus* Schneider, 1799 duas fêmeas (CRC=32,5), cinco machos (CRC=27,9) e sete juvenis (CRC=19,2), nove *Leptodactylus vastus* Lutz, 1930 dois machos (CRC=122,4) e sete juvenis (CRC=28,5), 30 *Leptodactylus macrosternum* Miranda-Ribeiro, 1926 13 fêmeas (CRC=80,9), 14 machos (CRC=76,4) e três juvenis (CRC=53,7), dois *Leptodactylus troglodytes* A.Lutz, 1926 uma fêmea (CRC=51,2) e um macho (CRC=43,4), vinte e quatro *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 sete fêmeas (CRC=27,4) e 17 machos (CRC=21,2). Hylidae: 31 espécimes de *Pithecopus nordestinus* Caramaschi, 2006 sete fêmeas (CRC=48,9) e 24 machos (CRC=35,7), 33 *Scinax x-signatus* Spix, 1824 seis fêmeas (CRC=37,6) e 27 machos (CRC=34,7), 12 *Boana raniceps* Cope, 1862 com duas fêmeas (CRC=75,3) e 10 machos (CRC=67,2), 32 *Dendropsophus nanus* Boulenger, 1889 incluindo quatro fêmeas (CRC=28,9), 24 machos (CRC=21,5) e quatro juvenis (CRC=18,5). Bufonidae: 32 espécimes de *Rhinella jimi* Stevaux, 2002 15 fêmeas (CRC=138,5) e 17 machos (CRC=124,5), 32 espécimes de *Rhinella granulosa* Spix, 1824 oito fêmeas (CRC=52,4), 21 machos (CRC=52,4) e três juvenis (CRC=32,4). Microhylidae: 36 espécimes de *Dermatonotus muelleri* Boettger, 1885 duas fêmeas (CRC=23,1), 11 machos (CRC=17,6) e 23 juvenis (CRC=12,4) (Figura 2).

Das 288 espécimes de anuros analisadas 110 estavam parasitadas, representando uma prevalência total de 38%, intensidade média da infecção de $40 \pm 38,6$ e abundância de 4.447 endoparasitas, representados por sete famílias e dez espécies, sete nematóides: *Aplectana membranosa* Miranda, 1924 (1.196), *Cosmocerca* sp. Travassos, 1925 (56), *Raillietnema spectans* Gomes, 1964 (119), *Rhabdias fuellborni* Travassos, 1926 (998), *Oswaldocruzia mazzai* Travassos, 1935 (541), *Shcrankiana* sp. Strand, 1942 (4) e larva de *Physaloptera* sp. Pinto et al., 1994 (280), um trematóide: *Glypthelmins pseudium* Mañé-Garzón & Holcman-Spector, 1967 (4) e um cestóide (70). (Figura 3 e 4).

O endoparasita mais comum na amostragem de anfíbios foi o cosmocercídeo *A. membranosa*, presente em 10 das 13 espécies de hospedeiros (*D. muelleri*, *L. fuscus*, *L.*

macrosternum, *L. troglodytes*, *L. vastus*, *P. nordestinus*, *S. x-signatus*, *R. jimi*, *R. granulosa* e *P. aridus*), seguido por larvas de *Physaloptera* sp. presente em oito das 13 espécies hospedeiras (*B. raniceps*, *P. cuvieri*, *S. x-signatus*, *R. jimi*, *R. granulosa*, *L. macrosternum*, *L. vastus* e *D. nanus*), as espécies de nematóides *O. mazzai* foi encontrada infectando sete das 13 espécies, assim como *Rhabdias* sp. (*D. nanus*, *B. raniceps*, *L. macrosternum*, *P. cuvieri*, *S. x-signatus*, *R. jimi* e *R. granulosa*), *R. spectans* infectando quatro espécies (*L. troglodytes*, *R. jimi*, *P. nordestinus* e *R. granulosa*), *Cosmocerca* sp. infectando duas espécies (*R. jimi* e *S.x-signatus*) *Shcrankiana* sp. infectando duas espécies (*R. granulosa* e *S. x-signatus*) e o trematóide *Glythelmins pseudium* e o cestóide encontrados parasitando *L. vastus* (Tabela 1).



Figura 2: Anuros da Caatinga. A- *Rhinella granulosa*, B- *Rhinella jimi*, C-*Boana raniceps*, D-*Dendropsophus nanus*, E- *Pithecopus nordestinus*, F- *Scinax x-signatus*, G-*Physalaemus cuvieri*, H-

Leptodactylus macrosternum, I- *Leptodactylus fuscus*, J- *Leptodactylus troglodytes*, K- *Leptodactylus vastus*, L-*Dermatonotus muelleri*, M- *Proceratophrys aridus*. (Fotos: Oliveira, H.F. 2019).

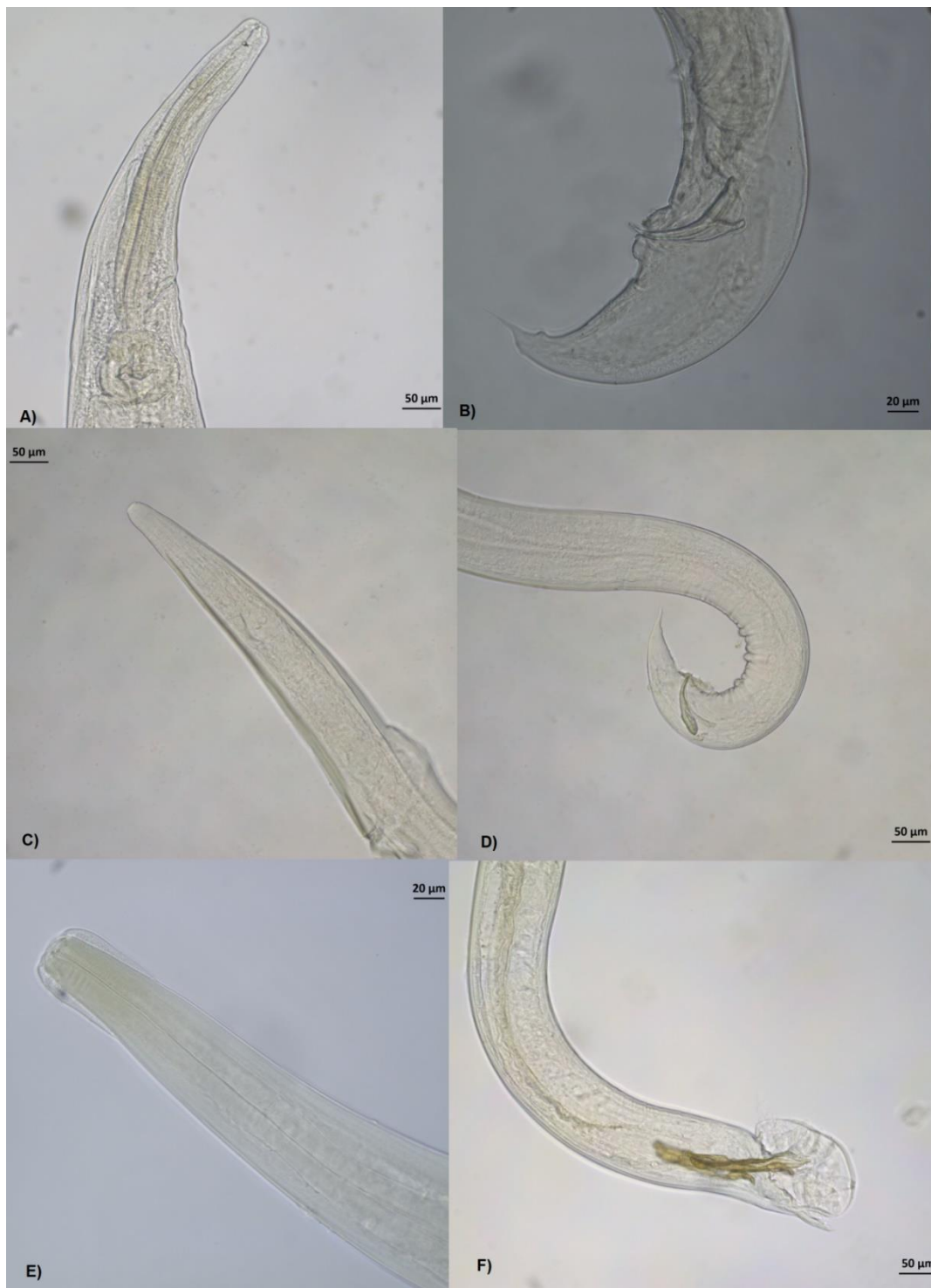


Figura 3. Endoparasitas encontrados nos tratos gastrointestinais dos anuros coletados na Caatinga, nordeste do Brasil. De A-L tratam-se de espécies de nematóides; A- *Aplectana membranosa* (região anterior); B- *Aplectana membranosa* (região posterior); C- *Cosmocerca* sp. (região anterior); D- *Cosmocerca* sp. (região posterior); E- *Oswaldocruzia mazzai* (região anterior); F- *Oswaldocruzia mazzai* (região posterior);

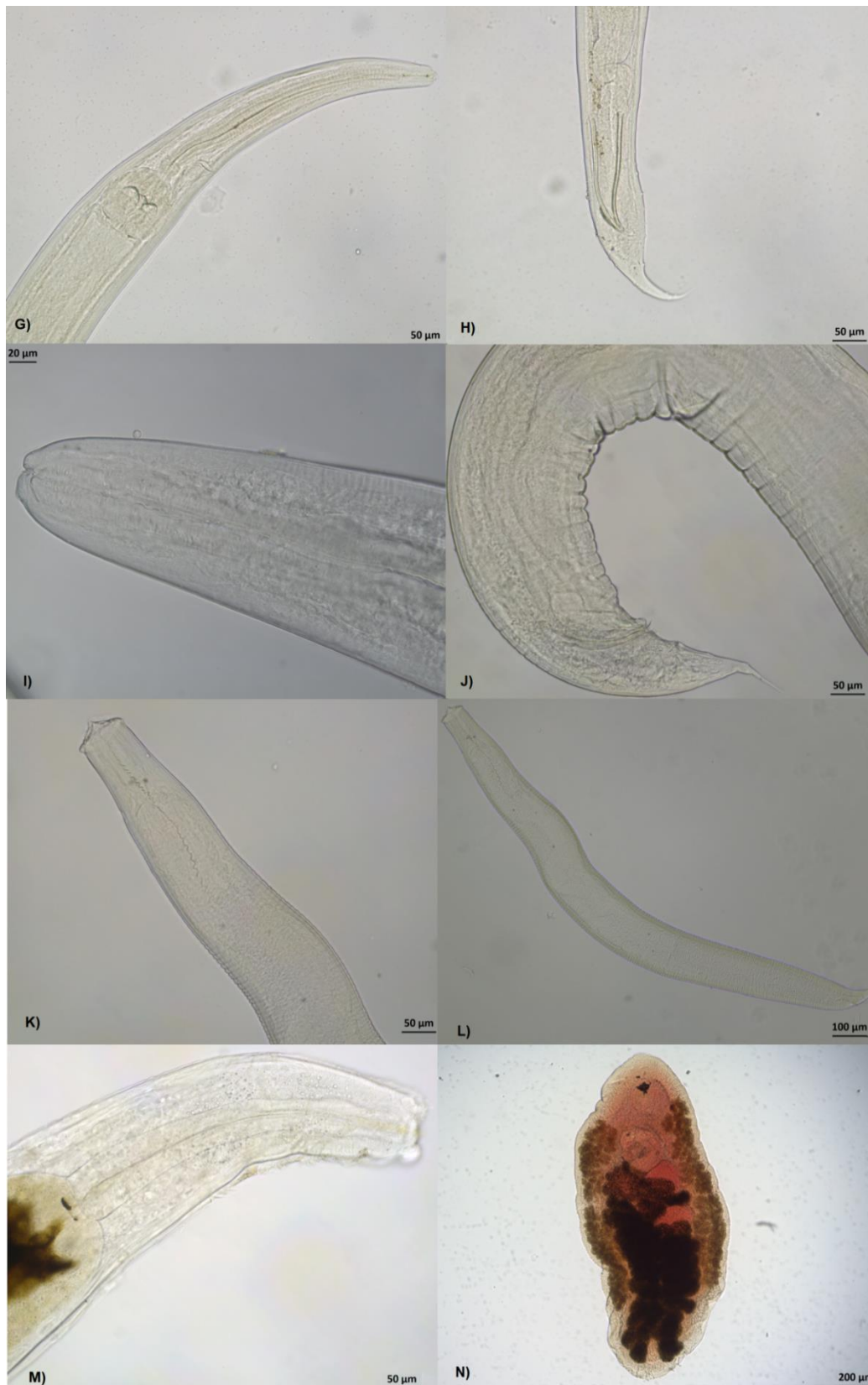


Figura 4. Endoparasitas encontrados nos tratos gastrointestinais dos anuros coletados na Caatinga, nordeste do Brasil. De G-M tratam-se de espécies de nematóides e N trata-se de uma espécie de trematóide; G- *Raillietnema spectans* (região anterior); H- *Raillietnema spectans* (região posterior); I- *Schrankiana* sp. (região anterior); J- *Schrankiana* sp. (região posterior); K- *Physaloptera* sp. (região anterior); L- *Physaloptera* sp. (completo); M- *Rhabdias fuelleborni* (região posterior); N- *Glyphelminis pseudium*.(completo).

Tabela 1. Endoparasitas associados à taxocenose de anuros da Caatinga.

Prevalência: (%), Intensidade de Infecção: (I), sítios de infecção (SI), Intestino delgado (ID), Intestino grosso (IG), Estômago (E), Pulmões (P). M- Monoxênico H- Heteroxênico

* Novos registros.

Taxa	Ciclo	Hospedeiro	%	I	SI
Nematoda					
Cosmocercidae					
<i>Aplectana membranosa</i>	M	<i>Dermatonotus muelleri</i>	8,2%	1	ID
		<i>Leptodactylus fuscus</i> *	7,1%	1	ID
		<i>Leptodactylus macrosternum</i> *	16,6%	51,2	ID, IG
		<i>Leptodactylus troglodytes</i> *	100%	32,5	IG
		<i>Leptodactylus vastus</i>	11,1%	4	IG
		<i>Pithecopus nordestinus</i> *	3,2%	1	ID
		<i>Scinax x-signatus</i> *	6%	1,5	ID
		<i>Rhinella jimi</i>	3,1%	1	IG
		<i>Rhinella granulosa</i>	40,6%	41,8	E, ID, IG
		<i>Proceratophrys aridus</i> *	100%	235	ID
<i>Cosmocerca</i> sp.	M	<i>Scinax x-signatus</i> *	21,2%	7,8	ID, IG
		<i>Rhinella jimi</i>	3,1%	1	IG
<i>Raillietnema spectans</i>	M	<i>Leptodactylus troglodytes</i> *	50%	67	IG
		<i>Rhinella jimi</i>	6,2%	2,5	ID
		<i>Rhinella granulosa</i>	3,1%	32	IG
		<i>Pithecopus nordestinus</i> *	3,2%	15	ID
Molineidae					
<i>Oswaldocruzia mazzai</i>	H	<i>Boana raniceps</i> *	91,6%	11,2	E, ID, IG
		<i>Leptodactylus macrosternum</i> *	30%	7,8	E, ID, IG
		<i>Leptodactylus vastus</i>	11,1%	1	ID
		<i>Pithecopus nordestinus</i> *	6,4%	2	ID, IG
		<i>Physalaemus cuvieri</i>	16,6%	1,2	ID, IG
		<i>Rhinella jimi</i>	59,3%	9,2	ID, IG
		<i>Rhinella granulosa</i> *	3,1%	2	ID
Physalopteridae					
Larva de <i>Physaloptera</i> sp.	H	<i>Boana raniceps</i>	16,6%	1,5	E
		<i>Physalaemus cuvieri</i>	8,3%	1	E, ID
		<i>Rhinella granulosa</i>	9,3%	3,3	E
		<i>Rhinella jimi</i>	53,1%	13	E, ID, IG
		<i>Scinax x-signatus</i> *	6%	1,5	IG
		<i>Dendropsophus nanus</i> *	3,1%	1	ID
		<i>Leptodactylus vastus</i>	33,3%	8,3	E
		<i>Leptodactylus macrosternum</i> *	3,3%	1	E
Rhabdiasidae					
<i>Rhabdias fuelleborni</i>	M	<i>Dendropsophus nanus</i> *	3,1%	1	P
		<i>Boana raniceps</i> *	8,3%	1	P
		<i>Leptodactylus macrosternum</i>	40%	2,1	P
		<i>Physalaemus cuvieri</i>	12,5%	1,6	P

		<i>Rhinella jimi</i>	96,8%	30,9	P
		<i>Rhinella granulosa</i>	6,2%	3	P
		<i>Scinax x-signatus</i>	6%	1	P
Schrankianidae					
<i>Schrankiana</i> sp.	M	<i>Rhinella granulosa</i> *	3,1%	2	IG
		<i>Scinax x-signatus</i> *	6%	1	ID, IG
Trematoda					
Glythelminthidae					
<i>Glythelminis pseudium</i>	H	<i>Leptodactylus vastus</i> *	11,1%	4	ID
Cestoda					
Não identificado					
<i>Não identificado</i>		<i>Rhinella granulosa</i>	12,5%	17,2	ID
		<i>Rhinella jimi</i>	3,1%	1	IG

A análise do modelo linear generalizado (GLM) demonstrou relação significativa entre a abundância de endoparasitas e o sexo dos hospedeiros *Leptodactylus macrosternum* ($Z=-7,581$; $P=0,0000529$) e *Rhinella granulosa* ($Z=4,114$; $P=0,0000389$), com fêmeas apresentando maiores abundâncias que os machos (Figura 5), e não significativa para *Rhinella jimi* ($Z=1,262$; $P=0,207$). A regressão linear simples revelou não haver uma relação significativa entre o CRC, massa e a abundância de endoparasitas: *B.raniceps* ($P=0,261$), *L.macrosternum* ($P=0,4551$), *R.granulosa* ($P=0,000529$), *R.jimi* ($P=0,0526$) e *S.x-signatus* ($P=0,911$).

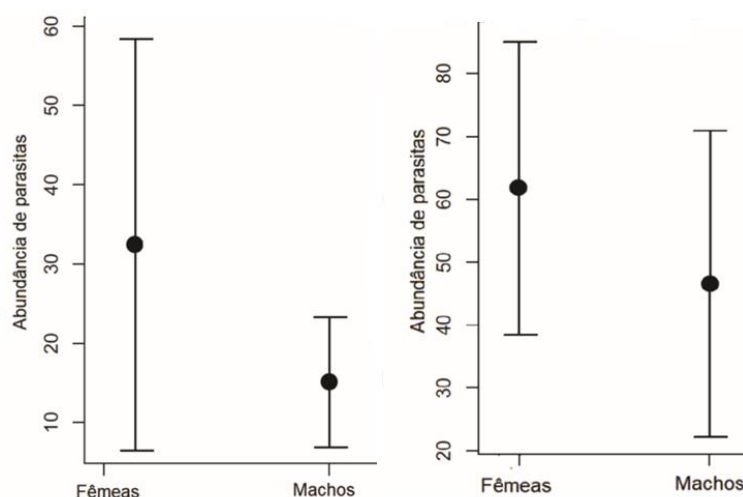


Figura 5. Média de abundância de endoparasitas entre os sexos dos hospedeiros. Respectivamente *Leptodactylus macrosternum* e *Rhinella granulosa*.

3.2 Influência dos fatores históricos e ecológicos

A AFPC indicou que a filogenia (valor do primeiro componente do eixo PC1:100) teve peso inferior a ecologia (valor do primeiro eixo PC9: -300) na organização da composição de endoparasitas nas espécies de hospedeiros estudadas (Figura 6).

O componente ecológico foi mais proeminente nos anuros *Rhinella jimi* e *Boana raniceps* com os maiores autovalores negativos, respectivamente *R. jimi*, com o autovalor mais negativo, onde *Rhabdias fuelleborni*, foi a espécie de parasito que mais influenciou na formação desta parte do eixo, o segundo valor mais negativo foi *B. raniceps*, onde *Physaloptera* sp. foi a espécie de parasito a principal influenciadora. Quanto ao componente histórico, podemos notar um efeito positivo entre Hilídeos e negativo entre os Bufonídeos. Neste caso, o endoparasita *O. mazzai* foi o que mais influenciou positivamente na formação desse eixo e *Rhabdias fuelleborni* negativamente (Figura 6).

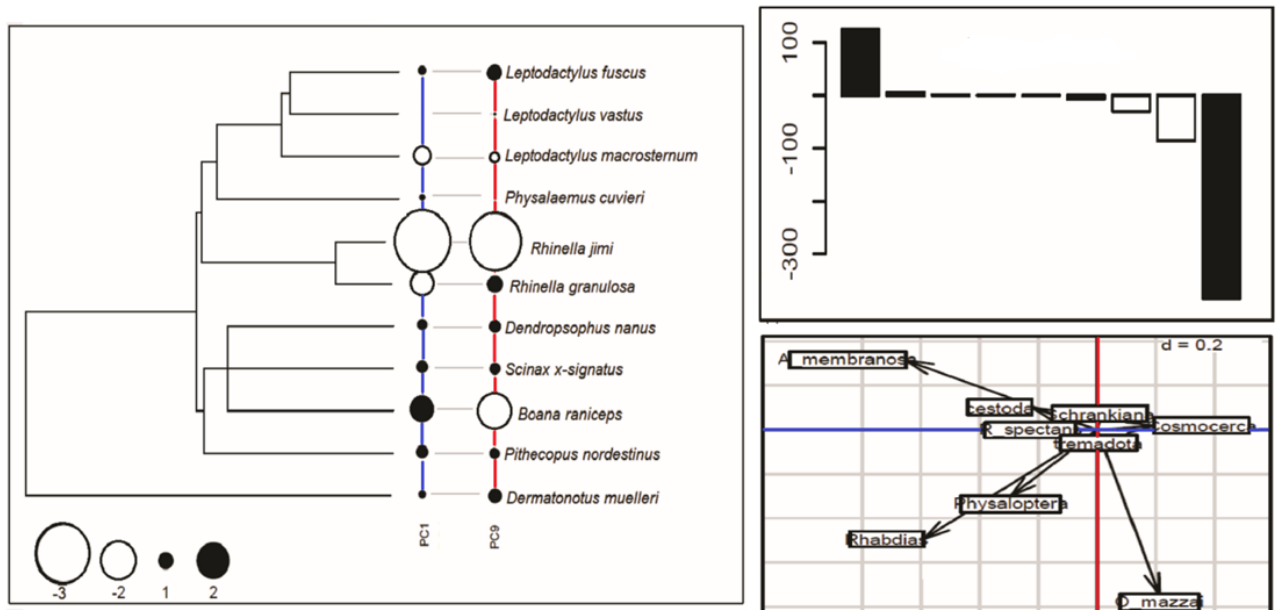


Figura 6. Análise Filogenética de Componentes Principais (AFPC) para os dados de endoparasitas da taxocenose de anuros da Caatinga. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o componente PC1 e o componente PC9. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente histórico (azul) e ecológico (vermelho). Endoparasitas analisados: *Aplectana membranosa*, *Cosmocerca* sp., *Physaloptera* sp., *Schrankiana*, *Rhabdias fuelleborni*, *Cosmocerca* sp., *Raillitnema spectans*, *Oswaldocruzia mazzai*, *Glypthelmins pseudium* e Cestoda.

A AFCP para micro-habitat foi influenciado principalmente por fatores históricos (valor do primeiro componente do eixo PC1: 0.006), evidenciando maior influência da conservação filogenética de nicho (Figura 7) e os fatores ecológicos tiveram pouca influência comparado ao componente histórico (valor do primeiro eixo PC11: - 0.002). O componente ecológico obteve maior autovalor negativo para *R. granulosa*, a formação deste eixo foi influenciada principalmente pela categoria de micro-habitat solo exposto e o maior autovalor positivo foi para *L. vastus*, com influência da categoria de micro-habitat margem d'água. Os maiores autovalores positivo no componente histórico também para os anuros *R. granulosa* teve maior influência do micro-habitat solo exposto, seguido de *D. nanus* com a categoria de micro-habitat arbusto (Figura 7).

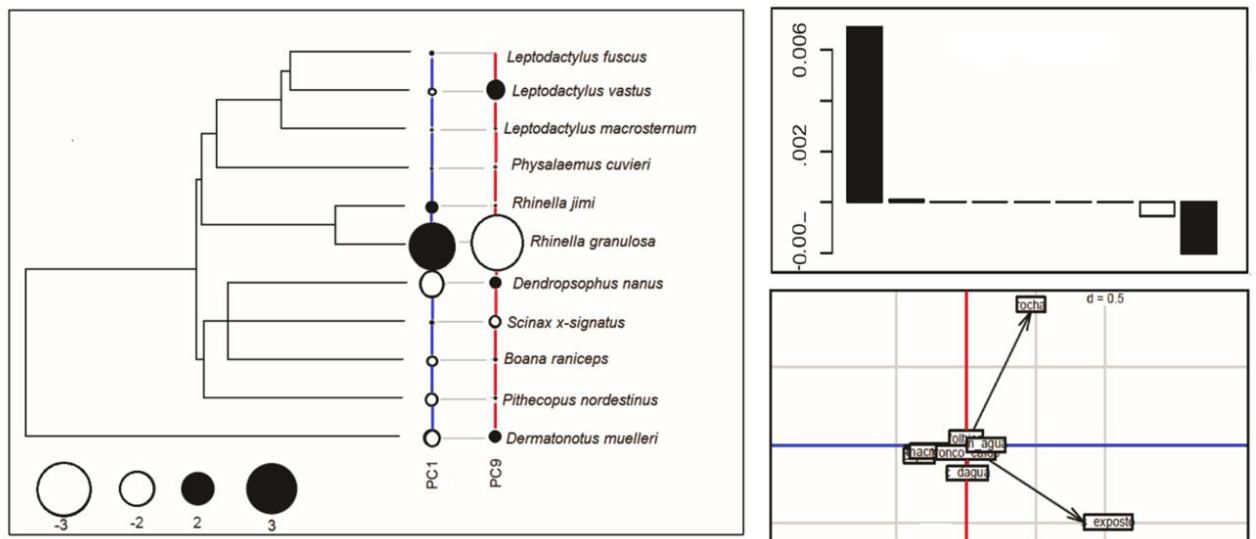


Figura 7. Análise Filogenética de Componentes Principais (AFCP) para os dados de micro-habitat da taxocenose de anuros da Caatinga. À esquerda está a árvore filogenética construída para a taxocenose com o componente PC1 e o componente PC11. Os escores negativos e positivos são indicados pelos círculos branco e preto, respectivamente. O tamanho do círculo é proporcional aos valores dos escores. À direita estão os loadings do primeiro componente histórico (azul) e ecológico (vermelho). Categorias de micro-habitat analisadas: folhço, margem da água, tronco, rocha, corpo da água, macrófita, arbusto, capim e solo exposto.

4 DISCUSSÃO

4.1 Composição de endoparasitas

A helmintofauna associada aos anuros no presente estudo é composta principalmente por nematóides, sendo sete espécies: *Aplectana membranosa*, *Cosmocerca* sp., *Raillietnema spectans*, *Rhabdias fuelleborni*, *Oswaldocruzia mazzai*, *Shcrankiana* sp., e larva de *Physaloptera* sp., e apenas um trematóide: *Glyphelminis pseudium* e um cestóide não identificado. Os nematóides dominam a composição da comunidade parasitária de anfíbios (Aho, 1990; Campião et al., 2014), e esse estudo confirma a esse padrão.

Anfíbios são em sua maioria generalistas e oportunistas, quando ocorre a predação seletiva é, usualmente, mais em função do tamanho da presa do que pela presa específica (Aho, 1990). Consequentemente, isso gera uma baixa seletividade sobre helmintos de anfíbios em relação à adaptação dos hospedeiros intermediários específicos, como as espécies de parasitos de ciclo indireto nesse estudo são compartilhadas pela maioria dos hospedeiros, como *Physaloptera* sp. que foi encontrada infectando 8 das 13 espécies hospedeiras e *Oswaldocruzia mazzai* infectando 7 das 13 espécies (Tabela 1), pode haver uma relação com a dieta generalista dos anuros, que possibilita a obtenção de presas similares, que atuam como hospedeiros intermediários para que ocorra a infecção por essas espécies de parasitos.

Os cosmocercídeos no presente estudo apresentaram maiores índices de prevalência e intensidade média de infecção em relação às demais espécies de parasitos amostrados, corroborando outros estudos que descrevem esse táxon de helmintos como generalista (Aho, 1990; Anderson, 2000; Bursey et al., 2001). Além disso, as comunidades de helmintos infectando os anfíbios aqui estudados são caracterizadas por espécies generalistas, essa baixa especificidade de hospedeiros pode explicar a alta frequência de novos registros (Aho, 1990).

O regime hídrico influencia a segregação de nichos alimentares, pois as chuvas influenciam diretamente a abundância de artrópodes (James, 1991; Develey & Peres, 2000), nesse período a oferta de alimento para os anuros é maior, sua obtenção deve ser rápida, tendo em vista o curto período favorável à reprodução desses anfíbios e o longo tempo de estivação (Hollenweg & Reyer, 2000; Kovács et al., 2007; Yu et al., 2009). E

nesses habitats que funcionam como fatores limitantes da reprodução, os anuros ficam agregados (Crump, 1974), fato esse que também explica o compartilhamento de espécies de parasitos entre os hospedeiros estudados, que foram coletados no período reprodutivo.

A compreensão dos determinantes da riqueza de espécies de parasitos em hospedeiros é de suma importância (Morand & Poulin, 2008), pois o parasitismo é um modelo ecológico particular no qual os habitats, ou seja, os hospedeiros podem ser mais facilmente demarcados em termos de energia disponível (Poulin, 1995), machos e fêmeas de uma mesma espécie apresentam necessidades energéticas específicas e investimentos distintos (Woolbright, 1983; Morrison & Hero, 2003), os machos dispendem energia na defesa, manutenção de território e vocalização enquanto que as fêmeas alocam boa parte dos seus recursos na produção de ovos (Wells, 2007), estas variações relacionadas ao comportamento entre os sexos, podem explicar diferenças na abundância de endoparasitas entre machos e fêmeas (Aho, 1990; Pereira et al., 2012b). Assim como o dimorfismo sexual, comum entre anuros, com fêmeas maiores do que machos (Shine, 1979), por produzirem ovos (Crump & Kaplan, 1979; Prado et al., 2000) e os machos menores devido a restrições energéticas relacionadas à reprodução (Woolbright, 1983), pode explicar a ocorrência de fêmeas mais parasitadas que os machos.

4.2 Influência dos fatores históricos e ecológicos

O nematóide *A. membranosa* esteve presente em 10 das 13 espécies de hospedeiros e *Physaloptera* sp. presente em 8 das 13 espécies hospedeiras (Tabela 1), demonstrando que espécies hospedeiras com filogenias distintas compartilham espécies de parasitos. De acordo com Krasnov et al., (2012) os parasitos podem explorar hospedeiros com filogenias distintas devido a troca de hospedeiros, ajustamento ou alternância co-evolutiva. Esses traços da história dos parasitos, que se caracteriza por frequentes alternância entre linhagens de hospedeiros relacionados ou não (Johnson et al., 2011; Krasnov & Shenbrot, 2002; Zietara & Lumme, 2002) pode explicar o fato da filogenia dos hospedeiros ter um peso menor do que a ecologia no presente estudo.

Os fatores ecológicos atuam como filtros para parasitos, e cada fator pode afetar cada espécie de parasito de maneira diferente, moldando as comunidades componentes (Holmes, 1987). Visto que as comunidades de parasitos de anuros apresentam caráter

generalista (Aho, 1990) e estão expostas a condições ecológicas similares, a espécie *Aplectana membranosa* foi compartilhada pela maioria das espécies hospedeiras, pois os anuros estavam agregados em poças d'água para reprodução, já que em ambientes áridos como a Caatinga, anuros se reúnem em poças temporárias após um evento de chuva exibindo comportamento explosivo de reprodução (Sullivan, 1989), ficando expostos as mesmas espécies de larvas infectantes, e apresentam também dietas similares (James, 1991; Develey & Peres, 2000), o que permite a aquisição dos hospedeiros intermediário para que ocorra a infecção de parasitos de ciclo heterógeno, como é o caso de *Physaloptera* sp.

Esse trabalho corrobora Campião et al., (2015b), em que os fatores ecológicos (contemporâneos), são determinantes na riqueza de espécies de endoparasitas para anfíbios. Através de eventos de ajuste ecológico como a troca de hospedeiros, os parasitos se dispersam, colonizando novos habitats, ou seja, novos hospedeiros, causando as incongruências em relação à filogenia hospedeira (Nuismer & Thompson, 2006).

Por outro lado, as comunidades componentes de parasitos ou os parasitos encontrados em uma população hospedeira são subconjuntos da fauna de parasitos da espécie hospedeira. Eles geralmente formam comunidades saturadas, de tal forma que sua riqueza nem sempre é um reflexo de toda a fauna de parasitos (Poulin, 1997). O que dificulta dentro de uma amostragem, revelar se estas espécies de parasitos não foram realmente conservadas na linhagem de hospedeiros, ou a amostragem não alcançou a riqueza ainda não explorada (Poulin, 1997).

Além disso, diferentes linhagens de parasitos podem responder de forma diferente as variáveis ecológicas (Muñoz et al., 2005). Dessa forma, espécies de parasitos que poderiam permanecer em uma linhagem de hospedeiros, por compatibilidade de filogenia, podem ser impedidas por condições ecológicas incompatíveis a espécie parasita (Muñoz et al., 2005). Visto que a composição dos endoparasitas é considerada um produto da sua ecologia atual, suas características fisiológicas e a história filogenética dos hospedeiros (Vickery & Poulin, 1998), todos esses fatores devem ser considerados para melhor elucidar as composições parasitárias nas taxocenoses.

Os anfíbios em geral estão associados a dois tipos de ambientes (aquático e terrestre), e isso permite que uma grande diversidade de parasitos se instale nestes

animais (Chandra & Gupta, 2007), pois a forma como o hospedeiro explora seu habitat pode também explicar a riqueza e a diversidade de parasitos associados a estes hospedeiros (Poulin & Morand, 2004). Os micro-habitats explorados pelos hospedeiros é um dos fatores importante na determinação da composição das espécies de parasitos, sendo que uma especialização para o mesmo micro-habitat do hospedeiro pode conduzir a um aumento na probabilidade de haver encontro entre os parasitos e seus hospedeiros, beneficiando o contágio (Kerr & Bull, 2006), pois os parasitos ao estarem presentes nos mesmos locais que seus hospedeiros podem ser transmitidos entre os hospedeiros que usam esses locais constantemente (Leu et al., 2010), como demonstra Brito et al., (2014) em seu estudo com endoparasitos de lagartos, onde a composição das espécies de parasitos obteve influência dos micro-habitats explorados pelos hospedeiros.

No presente estudo, alguns hospedeiros que estavam no mesmo micro-habitat apresentaram composições endoparasitárias similares, por exemplo, a espécie *Cosmocerca* sp. foi encontrada parasitando apenas *Scinax x-signatus* e *R. jimi*, que estiveram explorando a categoria de micro-habitat rocha (Figura 7). Os Bufonídeos foram encontrados em sua grande maioria no solo, e compatilharam cinco espécies de parasitos (*Aplectana membranosa*, larva de *Physaloptera*, *Oswaldocruzia mazzai*, *Rhabdias fuelleborni* e *Raillitnema spectans*). Já os Hilídeos, embora de hábitos arborícolas, foram encontrados explorando variados micro-habitats e seguiram o padrão de infecção helmíntica dos anfíbios terrestres (Bolek & Coggins, 2003), com a maioria das espécies de helmintos encontradas (*R. fuelleborni* e *Cosmocerca* sp.) de ciclo direto e infecção ativa (Anderson, 2000). Portanto, o uso do micro-habitat que se manteve dentro de grupos com filogenias relacionadas, reflete na composição de seus endoparasitas.

Em consonância com Losos et al., (2008) de que espécies intimamente relacionadas tendem a ser ecologicamente semelhantes, as espécies de anuros da taxocenose em estudo, próximas filogeneticamente exploraram os mesmos micro-habitats. Resultados semelhantes já foram encontrados por Leite-Filho et al., (2017) em seu estudo com uma comunidade de anuros em um fragmento da Mata Atlântica, no qual o uso de micro-habitat foi influenciado pelo grau de parentesco dos anfíbios. Protázio et al., (2015) também analisou a influência dos efeitos históricos e ecológicos na diferenciação de nicho de uma assembleia de anuros em lagos temporários da Caatinga, encontrando uma influência positiva do efeito histórico no uso de micro-habitat. Então o uso de micro-habitat, assim como outros aspectos que moldam o

comportamento das espécies hospedeiras, é refletido em seus parasitos ao longo do tempo evolutivo, como menciona Hoberg & Adams, (2000).

Sabe-se que hospedeiros mais aparentados filogeneticamente, serão mais facilmente colonizados pelas mesmas espécies de parasitos (Poulin & Morand, 1999), esse mecanismo é facilitado pela sobreposição geográfica dos hospedeiros (Poulin & Morand, 1999), principalmente em parasitos que apresentem o ciclo de vida monóxeno (Poulin & Morand, 1999), como a maioria das espécies de parasitos amostrados nesse estudo, já que as espécies infectam seus hospedeiros através da pele ou pela ingestão acidental de ovos ou larvas infectantes (Anderson, 2000), o que facilita a infecção. Portanto, o local em que os hospedeiros estão inseridos é fundamental na determinação das comunidades de parasitos (Valtonen et al., 2001).

5 CONCLUSÃO

Os resultados aqui apresentados demonstram que a fauna de endoparasitas em anuros foi composta principalmente por nematóides. Sendo as espécies encontradas nesse estudo: os nematóides *Aplectana membranosa*, *Cosmocerca* sp., *Raillietnema spectans*, *Rhabdias fuelleborni*, *Oswaldocruzia mazzai*, *Shcrankiana* sp., e larva de *Physaloptera* sp., e apenas um trematóide: *Glypthelmins pseudium* e um cestóide. O sexo influenciou na abundância de endoparasitas nos anuros *R. granulosa* e *L. macrosternum*, com fêmeas mais parasitadas que os machos. E os fatores ecológicos tiveram maior influência que os históricos na composição de espécies de parasitos para esta taxocenose de anuros. O micro-habitat utilizado pelos hospedeiros teve maior influência da filogenia dos anuros do que os fatores ecológicos, e as variações na exploração dos micro-habitats pelos anuros do presente estudo refletiram na composição das comunidades parasitárias.

REFERÊNCIAS

- Ab'sáber, A. N. (1974). O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. *Geomorfologia* 43:1-26.
- Ab'sáber, A. N. (1990). Paleoclimas quaternários e pré-história da América Tropical. II. *Revista Brasileira de Biologia* 50: 821-31
- Aguiar, A., Morais, D.H., Cicchi, P.J.P., Silva, R.J. (2014). Evaluation of helminths associated with 14 amphibian species from a Neotropical island near the southeast coast of Brazil. *Herpetol Rev.* 45:13–17.
- Aguiar, A., D. H. Morais, L. A. F. Silva, and R. J. Silva.(2015a). The first report of *Aplectana hylambatis* (Nematoda: Cosmocercidae) associated with *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae) from Brazil. *Herpetological Review* 46: 336–338.
- Aguiar, A., G. M. Toledo, L. A. Anjos, and R. J. Silva. (2015b). Helminth parasite communities of two *Physalaemus cuvieri* Fitzinger, 1826 (Anura: Leiuperidae) populations under different conditions of habitat integrity in the Atlantic Rain Forest of Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 75: 963-968.
- Aho, J. M. (1990). Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. Pages 157-195.
- Alcantara, E.P., Ferreira-Silva, C., Silva, L. A. F., Lins, A. G. S., Ávila, R.W., Morais, D. H. & Silva, R. J. (2018). Helminths of *Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae) from Northeastern Brazil. *Journal of Parasitology*. 6-160R2.
- Ali, J.H.; Riley, J. and Self, J.T. (1982). Amphibians as definitive hosts for pentastomids: *Raillietiella bufonis* n sp. From *Bufo lemur* in Puerto Rico and a reassessment of *Raillietiella indica* Gedoelst, 1921. *Systematic Parasitology* (4), 279-284.
- Amphiaweb. (2017). Amphibiaweb: Information on amphibian biology and conservation. Berkley, California. Disponível em: <http://amphibiaweb.org/>. (acesso em: 30.11.2017).
- Anderson, R. M. (2000). Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission, 2nd ed., CABI Publishing, Wallingford, Oxon, U.K. 650 pp.
- Araújo-Filho, J. A., S. V. Brito, W. O. Almeida, D. H. Morais, and R. W. Ávila. (2015). A new species of *Parapharyngodon* (Nematoda: Pharyngodonidae) infecting

- Dermatonotus muelleri* (Anura: Microhylidae) from Caatinga, northeastern Brazil. *Zootaxa* 4012: 386–390.
- Aichinger, M. (1987). Annual activity patterns of anurans in a seasonal neotropical environment. *Oecologia* 71:583-592.
- Arzabe, C. (1999). Reproductive activity patterns of anurans in two different altitudinal sites within the Brazilian Caatinga. *Revista Brasileira de Zoologia* 16:851-864.
- Baker, M. R. (1987). Synopsis of the Nematoda parasitic in amphibians and reptiles. Memorial University of Newfoundland, Occasional Papers in Biology 11: 1–325.
- Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsend. (1996). *Ecology: Individuals, populations and communities*. Oxford Blackwell Science, Oxford, U.K., 1068 p.
- Brito, S.V., Corso, G., Almeida, A.M., Ferreira, F.S., Almeida, W.O., Anjos, L.A., Mesquita, D.O. & Vasconcellos, A. (2014). Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid R, 10.1007/s00436-014-4061-z.
- Boquimpani-Freitas, I.D., Vrcibradic, D., Vicente, J.J., Bursey, C.R., Rocha, C.F.D, Sluys, M.V. (2001). Helminths of the horned leaf frog, *Proceratophrys ppendiculata*, from southeastern Brazil. *J Helminthol.* 75:233–236.
- Bolek, M.G. & Coggins, J.R. (2000). Seasonal occurrence and community structure of helminth parasites from the Eastern American toad, *Bufo americanus americanus*, from southeastern Wisconsin, U.S.A. *Comparative Parasitology*, 67, 202–209.
- Bolek, M. G.; Coggins, J. R. (2001). Seasonal occurrence and community structure of helminth in green frogs, *Rana clamitans melanota*, from Southeastern Wisconsin, U.S.A. *Comparative Parasitology*, v. 68, p. 164-172.
- Bolek, M. G., & J. R. Coggins. (2003). Helminth community structure of sympatric eastern American toad, *Bufo americanus*, northern leopard frog, *Rana pipiens*, and blue-spotted salamander, *Ambystoma laterale*, from southeastern Wisconsin. *Journal of Parasitology* 89: 673–680.
- Bush, A. O., J. M. Aho, and C. R. Kennedy. (1990). Ecological versus phylogenetic determinants of helminth parasite community richness. *Evolutionary Ecology* 4: 1–20.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M., Shostak, A. W. (1997): Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology*, Canadá, 83(4): 575-583.

- Bursey, C.R., Goldberg, S.R. & Parmelee, J.R. (2001) Gastrointestinal helminths of 51 species of anurans from Reserva Cuzco
- Bursey, C. R. & Goldberg, S. R. (2005). New species of *Oswaldocruzia* (Nematoda: Molineoidae), new species of *Rhabdias* (Nematoda: Rhabdiasidae), and other helminths in *Rana cf. forreri* (Anura: Ranidae) from Costa-Rica. *Journal of Parasitology*, v. 91, p. 600-605.
- Bursey, C.R., Vrcibradic, D., Hatano, F.H. & Rocha, C.F.D. (2006) New genus, new species of *Acanthocephala* (Echinorhynchidae) from the Brazilian frog *Hyllodes phyllodes* (Anura: Leptodactylidae). *Journal of Parasitology*, 92, 353–356.
- Brooks, D. R., & D. A. McLennan. (1993). *Parascript: parasites and the language of evolution*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Brooks, D. R. (1980). Allopatric speciation and non-interactive parasite Community structure. *Systematic Zoology* 29:192-203.
- Brooks, D. R., V. León-Regagnon, D. A. McLennan, and D. Zelmer. (2006). Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology* 87:S76–S85.
- Cabrera-Guzmán, E.; León-Regagnon, V. & García-Prieto, L. (2007). Helminth parasites of the leopard frog *Rana cf. forreri* (Amphibia: Ranidae) in Acapulco, Guerrero, Mexico. *Comparative Parasitology* 74: 96–107.
- Cadotte, M. W., B. J. Cardinale, & T. H. Oakley. (2008). Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:17012-17017.
- Campiã, K.M.; Silva, R.J. & Ferreira, V.L. (2009). Helminth parasites of *Leptodactylus podicipinus* (Anura: Leptodactylidae) from south-eastern Pantanal, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Journal of Parasitology* 83, 345-349. 24.
- Campiã, K. M., V. L. Ferreira, and R. J. da Silva. (2010). Helminth component community of the paradoxal frog *Pseudis platensis* Gallardo, 1961 (Anura: Hylidae) from south-eastern Pantanal, Brazil. *Parasitology Research* 106:747–751.
- Campiã, K.M., Silva, R.J., Ferreira, V.L., (2014a). Helminth parasite communities of allopatric populations of the frog *Leptodactylus podicipinus* from Pantanal, Brazil. *J. Helminthol.* 88, 13-19.

- Campião, K. M., D. H. Morais, O. T. Dias, A. Aguiar, G. Toledo, L. E. R. Tavares, and R. J. da Silva. (2014b). Checklist of Helminth parasites of Amphibians from South America. *Zootaxa* 30:3843(1):1–93
- Campião, K. M., A. C. A. Ribas, S. J. Cornell, M. Begon, and L. E. R. Tavares. (2015a). Estimates of coextinction risk: How anuran parasites respond to the extinction of their hosts. *International Journal for Parasitology* 45: 885–889.
- Campião, K. M., A. C. A. Ribas, D. H. Morais, R. J. Silva, and L. E. R. Tavares. (2015b). How many parasites species a frog might have? Determinants of parasite diversity in South American anurans. *Plos One* 10: e0140577. doi:10.1371/journal.pone.0140577.
- Campião, K.M., Da Silva Ico, Dalazen, G.T., Paiva F., Tavares, L.E.R. (2016a). Helminth parasites of 11 anuran species from the Pantanal Wetland, Brazil. *Comp Parasitol.* 83:92–100.
- Campião, K.M., Ribas, A.C.A., Silva, I.C.O, Dalazen, G.T., Tavares, L.E.R. (2016b). Anuran helminth communities from contrasting nature reserve and pasture sites in the Pantanal wetland, Brazil. *J Helminthol.* 23:1–6.
- Chandra, P. & Gupta, N.(2007). Habitat preference and seasonal fluctuations in the helminthofauna of amphibian hosts of Rohilkhand Zone, India. *Asian Journal of Experimental Science*, v. 21, p. 69-78.
- Cooper, N., W. Jetz, & R. P. Freckleton. (2010). Phylogenetic comparative approaches for studying niche conservatism. *Journal of Evolutionary Biology* 23:2529-2539.
- Crump, M. L. (1974). Reproductive strategies in a tropical anuran community. *Miscellaneous Publication - University of Kansas Publications Museum of Natural History* 61:1-68.
- Crump, M.L. & Kaplan, R.H. (1979). Clutch energy partitioning of tropical tree frogs (hylidae). *Copeia* 1979: 626-635.
- Chiang, J. C., & A. Koutavas. (2004). Climate change: tropical flip-flop connections. *Nature* 432:684-685.
- Crump, M. L., & N. J. J. Scott. (1994). Measuring and monitoring biological diversity: standard methods for amphibians. Pages 76-141 *in* W. R. Heyer, M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. C. Hayek, & M. S. Foster, editors. *Standard techniques for inventory and monitoring*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Dayton, G.H. Jung, R.E. & Droege, S. (2004). Large-scale habitat associations of four desert anurans in Big Bend National Park, Texas. *Journal of Herpetology*. v. 38, n. 4, p. 619–627.

- Develey, P. F., & C. A. Peres. (2000). Resource seasonality and the structure of mixed species bird flocks in a coastal Atlantic forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16:33-53.
- Duellman, W.E. & Trueb, L. (1994). *Biology of amphibians*. 670 pp. Baltimore, The Johns Hopkins University Press.
- Dayton, G. H., & L. A. Fitzgerald. (2006). Habitat suitability models for desert amphibians. *Biological Conservation* 132:40-49.
- Eterovick, P. C., & I. Sazima. (2000). Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21:439-461.
- Frost, D.R. (2019). *Amphibians Species of the World 6.0* – an online reference. American Museum of Natural History.
:http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia (Accessed on 20/05/2017).
- Fabio, S. P.(1982). Helminths de populações simpátricas de algumas espécies de anfíbios anuros da família Leptodactylidae. *Arquivos da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro*, v. 5, n. 1, p. 69-83.
- Gause, G. F. (1932). Experimental studies on the struggle for existence I. Mixed population of two species of yeast. *Journal of Experimental Biology* 9:389-402.
- Gittleman, J. L., & M. Kot. (1990). Adaptation: statistics and a null model for estimating phylogenetic effects. *Systematic Biology* 39:227-241.
- Goater, T. M.; Esch, G. W.; Bush, A.O. (1987). Helminth parasites of sympatric salamanders: ecological concepts at infracommunity, component and compound community levels. *American Midland Naturalist*, p. 289-300.
- Goldberg, S. R., and C. R. Bursey. (2008). Helminths from 10 species of brachycephalid frogs (Anura: Brachycephalidae) from Costa Rica. *Comparative Parasitology* 75:255–262.
- Gomes, T.F.F, Melo, F.T.V, Giese, E.G., Furtado, A.P., Gonçalves, E.C., Santos, J.N. (2013). A new species of *Mesocoelium* (Digenea: Mesocoeliidae) found in *Rhinella marina* (Amphibia: Bufonidae) from Brazilian Amazonia. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 108:186–191.
- Haddad, C. F. B., L. F. Toledo, and C. A. Prado. (2008). *Anfíbios da Mata Atlântica: guia dos anfíbios anuros da Mata Atlântica*. Editora neotropica, São Paulo.
- Holmes, J. C. (1987). The structure of helminth communities. *International Journal for Parasitology* 17: 203–208.

- Holmes, R.M.; Bocchiglieri, A. & José, R. (2008). New records of endoparasites infecting *Hypsiboas albopunctatus* (Anura : Hylidae) in a savanna area in Brasília, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 621-623.
- Hoberg, E.P. & Adams, A. (2000). Phylogeny, history and biodiversity: understanding faunal structure and biogeography in the marine realm. *Bulletin of the Scandinavian Society of Parasitology*, 10, 19–37.
- Hamann, M. I. (2006). Seasonal maturation of *Glyphelminis vitellinophilum* (Trematoda: Digenea) in *Lysapsus limellus* (Anura: Pseudidae) from an Argentinian subtropical permanent pond. *Brazilian Journal of Biology* 66:85–93.
- Hamann, M. I., C. E. González, & A. I. Kehr. (2006a). Helminth community structure of the oven frog *Leptodactylus latinasus* (Anura, Leptodactylidae) from Corrientes, Argentina. *Acta Parasitologica* 51:294–299.
- Hamann, M. I., A. I. Kehr, & C. E. González. (2006b). Species affinity and infracommunity ordination of helminths of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in two contrasting environments from Northeastern Argentina. *Journal of Parasitology* 92: 1171–1179.
- Holenweg, A. K., & H. U. Reyer. (2000). Hibernation behavior of *Rana lessonae* and *R. esculenta* in their natural habitat. *Oecologia* 123:41-47.
- Hambäck, P. A. (1998). Seasonality, optimal foraging, and prey coexistence. *The American Naturalist* 152:881-895.
- IPECE, (2018). Perfil básico municipal: Várzea Alegre. Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará (IPECE). Fortaleza-Ceará. 1-10.
- IUCN, CONSERVATION INTERNATIONAL AND NATURESERVE (2018). Global Amphibian Assessment. <www.globalamphibians.org>.
- Inger, R. F. (1969). Organization of communities of frogs along small rain forest streams in Sarawak. *Journal of Animal Ecology* 38:123-148.
- Imasuen, A.A., Ozemoka, H.J., and Aisien, M.S.O. (2012). Anurans as Intermediate and Paratenic Hosts of Helminth Infections in the Rainforest and Derived Savanna Biotopes of Southern Nigeria, *International Journal of Zoology* :10.1155/2012/823970.
- James, C. D. (1991). Temporal variation in diets and trophic partitioning by coexisting lizards (*Ctenotus*: Scincidae) in central Australia. *Oecologia* 85:553-561.
- Jombart, T., S. Pavoine, S. Devillard, & D. Pontier. (2010). Putting phylogeny into the analysis of biological traits: a methodological approach. *Journal of Theoretical Biology* 264:693-701.

- Jombart, T., S. Dray & A.E. Bilgrau. (2017). Adephylo: Exploratory Analyses for the Phylogenetic Comparative Method. R package version 1.1-11.
- Johnson, K. P., J. D. Weckstein, J. M. Meyer, D. H. Clayton. (2011). There and back again: switching between host orders by avian body lice (Ischnocera: Gonioididae). *Biological Journal of the Linnean Society* 102:614–625.
- Krasnov, B. R., M. A. Fortuna, D. Mouillot, I. S. Khokhlova, G. I. Shenbrot, & R. Poulin. (2012). Phylogenetic Signal in Module Composition and Species Connectivity in Compartmentalized Host-Parasite Networks. *American Naturalist* 179:501-511.
- Krasnov, B. R., and G. I. Shenbrot. (2002). Coevolutionary events in history of association of jerboas (Rodentia: Dipodidae) and their flea parasites. *Israel Journal of Zoology* 48:331–350.
- Kerr, G. D. & C. M. Bull. (2006). Interactions between climate, host refuge use, and tick population dynamics. *Parasitology research* 99:214-222.
- Kovács, É. H., I. Sas, S. D. Covaciu-Marcov, T. Hartel, D. Cupsa, & M. Groza. 2007. Seasonal variation in the diet of a population of *Hyla arborea* from Romania. *Amphibia-Reptilia* 28:485-491.
- Kuris, A.M., Blaustein, A.R. & Alio, J.J. (1980). Hosts as islands. *The American Naturalist*, 116, 570-586.
- Leu, S. T., P. M. Kappeler, & C. M. Bull. (2010). Refuge sharing network predicts ectoparasite load in a lizard. *Behavioral ecology and sociobiology* 64:1495-1503.
- Leite-Filho, E., Oliveira, F.A., Eloi, F.J., Liberal, C.N., Lopes, A.O., Mesquita, D.O. (2017). Evolutionary and Ecological Factors Influencing an Anuran Community Structure in an Atlantic Rainforest Urban Fragment. *The American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. doi.org/10.1643/CH-15-298.
- Lima Jr, D.P.; Giacomini, H.C.; Takemoto, R.M.; Agostinho, A.A. and Bini, L.M. (2012). Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. *Journal of Animal Ecology*. doi: 10.1111/j.1365-2656.
- Losos, J. B. (2008). Phylogenetic niche conservatism, phylogenetic signal and the relationship between phylogenetic relatedness and ecological similarity among species. – *Ecol. Lett.* 11: 995 – 1007.
- Lunaschi, L. & Drago, F.B. (2007). Checklist of digenean parasites of amphibians and reptiles from Argentina. *Zootaxa*, 1476, 51-68.

- Luque, J. L.; Mouillot, D.; Poulin, R. (2004). Parasite biodiversity and its determinants in coastal marine teleost fishes of Brazil. *Parasitology*, v. 128, p. 671-682.
- Luque, J.F.; Martins, A.N. & Tavares, L.E.R. (2005). Community structure of metazoan parasites of the yellow Cururu toad, *Bufo ictericus* (Anura, Bufonidae) from Rio de Janeiro, Brazil. *Acta Parasitologica*, 50(3), 215-220.
- Leal, I. R., M. Tabarelli, & J. M. C. Silva. (2005). *Ecologia e conservação da Caatinga*. Editora da UFPE, Recife.
- Madelaire, C.B., Gomes, C.R., Silva, R.J. (2012). Helminth Parasites of *Hypsiboas prasinus* (Anura: Hylidae) from two Atlantic Forest fragments, São Paulo State, Brazil. *J Parasitol.* 98:560–564.
- Magalhães, T. (2012). Caatinga: um bioma exclusivamente brasileiro... e o mais frágil. Entrevista à Haroldo Schistek. IHU On-line, Revista do Instituto Humanitas Unisinos, São Leopoldo, 23 de abril de 2012, edição 389.
- Marcogliese, D. J. (2004). Parasites: Small players with crucial roles in the ecological theatre. *Ecohealth*, v. 1, p. 151-164.
- Marcogliese, D.J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology*, v.35, n.7, p.705-16.
- McAlpine, D. F.(1997). Helminth communities in bullfrogs (*Rana catesbeiana*), green frogs (*Rana clamitans*), and leopard frogs (*Rana pipiens*) from New Brunswick, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, v. 75, p. 1883-1890.
- Morand, S., Simkova, A., Matejusova, I., Plaisance, L., Verneau, O. and Desdevises, Y. Endoparasite communities of cheilinine fishes 11 (2002). Investigating patterns may reveal processes: evolutionary ecology of ectoparasitic monogeneans. *International Journal for Parasitology* 32, 111–119.
- Morais, D.H. Aspectos ecológicos do parasitismo de anfíbios Leptodactylídeos (Anura) no Estado do Mato Grosso, Brasil. 2013. 117f. Tese (Doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Botucatu–SP.
- Morand, S & Poulin, R. (2008). Density, body mass and parasite species richness of terrestrial mammals. *Evolutionary Ecology*. v. 12, p. 717-727.
- Morrison, C., & J. M. Hero. (2003). Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review. *Journal of Animal Ecology* 72:270-279.
- Munõz, G., Grutter, A.S., Cribb, T. H. (2005). Endoparasite communities of five fish species (Labridae:Cheiliniinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology*.doi:10.1017/S0031182005009133.

- Muñoz, G., A. S. Grutter, & T. H. Cribb. (2006). Endoparasite communities of five fish species (Labridae:Cheilinae) from Lizard Island: how important is the ecology and phylogeny of the hosts? *Parasitology* 132:363-374.
- Nascimento, E.M.S., Araujo Filho, J.A., Oliveira, H.F., Oliveira, D.B. and Ávila, R.W. (2012). *Hypsiboas raniceps*. Endoparasites. *Herpetological Review*, 43 (4), 632-633.
- Navas, C. A., C. Jared, & M. M. Antoniazzi. (2002). Water economy in the casque-headed tree-frog *Corythomantis greeningi* (Hylidae): role of behaviour, skin, and skull skin co-ossification. *Journal of Zoology* 257:525-532.
- Nimer, E. (1972). Climatologia da região Nordeste do Brasil. Introdução climatologia dinâmica. *Revista Brasileira de Geografia* 34: 3-51.
- Nuismer, S. L., and J. N. Thompson. (2006). Coevolutionary alternation in antagonistic interactions. *Evolution* 60:2207–2217.
- Patterson, A. M., & R. D. Gray. (1997). Host-parasite co-speciation, host switching and missing the boat. *In* Host-parasite evolution: General principles and avian models, D. H. Clayton, and J. Moore (eds.). Oxford University Press, Oxford, U.K., p. 236–250.
- Patterson, B. D., C. W. Dick, & K. Dittmar. (2008). Parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae) on neotropical bats: effects of host body size, distribution, and abundance. *Parasitology research* 103:1091-1100.
- Pereira, I. C., C. A. I. Navas, & J. E. Carvalho. (2007). Biochemical adjustments of energy metabolism during dry season in *Pleurodema diplolistris* (Anura/Leptodactylidae). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 148:154-155.
- Pinhão, R.; Wunderlich, A.; Anjos, L.A. & Silva, R.J. (2009). Helminths of toad *Rhinella icterica* (Bufonidae), from the municipality of Botucatu, São Paulo State, Brazil. *Neotropical entomology*, 3, 35-40.
- Pillar, V. D., L. S. Duarte, E. E. Sosinski, & F. Joner. 2009. Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20:334-348.
- Poulin, R. (1995). Phylogeny, ecology, and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs* 65, 283–302.
- Poulin, R. (1997). Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 341–358.

- Poulin R., (1998). Comparison of three estimators of species richness in parasite component communities. *Journal of Parasitology*. 84:485– 90.
- Poulin, R & S. Morand.(1999). Geographical distances and the similarity among parasite communities of conspecific host populations. *Parasitology* 119: 369–374.
- Poulin, R. & Mouillot, D. (2003). Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* (2003), 126, 473–480.DOI: 10.1017/S003118200300299.
- Poulin, R. & Morand, S. (2004). *Parasite Biodiversity*. Smithsonian Books, Washington, 216 p.
- Poulin, R.(2007). Are there general laws in parasite ecology? *Parasitology*, 134: 763–776.
- Poulin, R. (2008). *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Protázio, A. S., R. L. Albuquerque, L. M. Falkenberg, & D. O. Mesquita. (2014). Acoustic ecology of an anuran assemblage in the arid Caatinga of northeastern Brazil. *Journal of Natural History*:1-20.
- Protázio, A. S., R. L. Albuquerque, L. M. Falkenberg, and D. O. Mesquita.(2015). Niche differentiation of an anuran assemblage in temporary ponds in the Brazilian semiarid Caatinga: influence of ecological and historical factors. *Herpetological Journal* 25:109–121.
- Pyron, R.A. & Wiens.J.J. (2011). A large-scale phylogeny of Amphibia including over 2800 species, and a revised classification of extant frogs, salamanders, and caecilians. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. doi : 10.1016.
- Pyron, R. A., G. C. Costa, M. A. Patten, & F. T. Burbrink. (2014). Phylogenetic niche conservatism and the evolutionary basis of ecological speciation. *Biological Reviews* 1:1-16.
- Prado, C.P.A., Uetanabaro, M. & Lopes, F.S. (2000). Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brasil. *J. Herpetol.* 34(1):135-139.
- Prado, G. M., & J. P. Pombal. (2005). Distribuição espacial e temporal dos anuros em um brejo da Reserva Biológica de Duas Bocas, sudeste do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro* 63:685-705.

- Rodrigues, M.T. (2005). Herpetofauna da Caatinga. In: I.R. Leal, M. Tabarelli & J.M.C. Silva (eds.). Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universidade UFPE, Recife. Pp: 181-236.
- Richardson, J. M. (2001). The relative roles of adaptation and phylogeny in determination of larval traits in diversifying anuran lineages. *The American Naturalist* 157:282-299.
- Roelants, K., D. J. Gower, M. Wilkinson, S. P. Loader, S. D. Biju, K. Guillaume, L. Moriau, & F. Bossuyt. (2007). Global patterns of diversification in the history of modern amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104:887-892.
- Roff, D. A. (1992). *Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman e Hall, New York.
- Silvano, D. L., & B. V. S. Pimenta. (2003). Diversidade e distribuição de anfíbios na Mata Atlântica do Sul da Bahia. Pages 1-22 in P. I. Prado, E. C. Landau, R. T. Moura, L. P. S. Pinto, G. A. B. Fonseca, & K. Anger, editors. *Corredor de Biodiversidade da Mata Atlântica do Sul da Bahia*. IESB/CI/CABS/UFMG/UNICAMP, Ilhéus (BA).
- Schaefer, E.F., Hamann, M.I., Kehr, A.I., González, C.E. & Duré, M.I. (2006). Trophic, reproductive and parasitological aspects of the ecology of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in Argentina. *Herpetological Journal*, 16, 387–394.
- Segalla, M. V., U. Caramaschi, C. A. G. Cruz, T. Grant, C. F. B. Haddad, P. C. A. Garcia, B. V. M. Berneck, & J. A. Langone. (2016). Brazilian Amphibians: List of species. Available at: <http://www.sbherpetologia.org.br/index.php/anfibios>. Accessed 12 August 2016.
- Shine, R. (1979). Sexual selection and sexual dimorphism in the Amphibia. *Copeia* 2: 297-306.
- Sullivan, B.K. (1989). Desert environments and the structure of anuran mating systems. *J. Arid Environ.* 17: 175–183.
- Tavares, L. E. R. & Luque, J. L. (2008). Similarity between metazoan parasite communities of two sympatric brackish fish species from Brazil. *Journal of Parasitology*, v.94, n. 4, p. 985-989.
- Teles, D.A., Cabral, M.E.S., Araujo Filho, J.A., Dias, D.Q., Ávila, R.W. and Almeida, W.O. (2014). Helminths of *Leptodactylus vastus* (Anura:Leptodactylidae) in an area of the Caatinga, Brazil. *Herpetology notes*, 7, 355-356.

- Teles, D. A.; Sousa, J. G. G.; Teixeira, A. A. M.; Silva, M.C.;Oliveira, R. H.; Silva, M. R. M. & Ávila, R. W.(2015). Helminths of the frog *Pleurodema diplolister*(Anura, Leiuperidae) from the Caatingain Pernambuco State, Northeast Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, São Carlos ,v. 75(1), p. 251-253 .
- Teles, D. A.; Brito S. V.; Araujo Filho, J. A.;Ribeiro, S.C.; Teixeira, A. A. M.;Mesquita, D. O.; Almeida, W.O. (2018). Nematodes of the *Rhinella granulosa* Spix, 1824 (Anura: Bufonidae) from the Semiarid Northeastern Caatinga Region of Brazil. *Comparative Parasitology*, 85(2):208-211.
- Travassos, L. (1931). Pesquisas helmintológicas realizadas em Hamburgo IX. Ensaio Monografico da Família Cosmocercidae (Nematoda). *Memorias do Instituto Oswaldo Cruz* 25: 237–298.
- Toledo, G.M., Aguiar, A., Silva, R.J, Anjos, L.A. (2013a). Helminth fauna of two species of *Physalaemus* (Anura: Leiuperidae) from an undisturbed fragment of the Atlantic Rainforest, southeastern Brazil. *J Parasitol.* 99:919–922.
- Toledo, G.M., Fiorillo, B.F., Silva, R.J., Anjos, L.A., Prado, C.P.A. (2013b). Occurrence of *Ochoterenella digiticauda* (Nematoda: Onchocercidae) infecting the gladiator frog *Hypsiboas lundii* (Anura: Hylidae) in Brazil. *Herpetol Notes.* 6:47–50.
- Toledo, G.M., Morais, D.H., Silva, R.J., Anjos, L.A. (2015). Helminth communities of *Leptodactylus latrans*(Anura: Leptodactylidae) from the Atlantic Rainforest, south-eastern Brazil. *J Helminthol.* 89:250–254.0-181.
- Toledo, L. F., J. Zina, & C. F. Haddad. (2003). Distribuição espacial e temporal de uma comunidade de anfíbios anuros do município de Rio Claro, São Paulo, Brasil. *Holos Environment* 3:136-149.
- Travassos, L.; Freitas, J.F.T. & Kohn, A. (1969). Trematódeos do Brasil. *Mem I Oswaldo Cruz* 67:1–886.
- Thomas, F.; Gueâgan, J.F.; Michalakakis, Y.; Renaud, F. (2000). Parasites and host life-history traits: implications for Community ecology and species co-existence. *International Journal for Parasitology.* 30: 669±674.
- Timi, J. T., A. L. Lanfranchi, & J. L. Luque. (2010). Similarity in parasite communities of the teleost fish *Pinguipes brasilianus* in the southwestern Atlantic: Infracommunities as a tool to detect geographical patterns. *International Journal for Parasitology* 40:243-254.

- Valtonen, E. T., K. Pulkkinen, R. Poulin, M. Julkunen. (2001). The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology* 122: 471–481.
- Vicente JJ, Rodrigues HO, Gomes DC, Pinto RM (1990). Nematódeos do Brasil. Parte II: Nematódeos de anfíbios. *Rev Brasil Zool* 7(1): 549-626.
- Vicente, J. J., H. O. Rodrigues, D. C. Gomes, and R. M. Pinto.(1991). Nematóides do Brasil 2a parte: nematóides de Anfíbios. *Revista Brasileira de Zoologia* 7: 549–626.
- Vickery, W. L. & Poulin, R. (1998). Parasite extinction and colonisation and the evolution of parasite communities: a simulation study. *International Journal for Parasitology* 28, 727–737.
- Vitt, L. J. (1981). Lizard reproduction: habitat specificity and constraints on relative clutch mass. *The American Naturalist* 117:506-514.
- Yamaguti, S. (1975). A synoptical review of life histories of digenetic trematodes of vertebrates. Kyoto, Japão.
- Yu, T. L., Y. S. Gu, J. Du, & X. Lu. (2009). Seasonal variation and ontogenetic change in the diet of a population of *Bufo gargarizans* from the farmland, Sichuan, China. *Biharean Biologist* 3:99-104.
- Warburton, E.M.; Van Der Mescht1, L.; Khokhlova, I.S.; Krasnov, B.R.; Vonhof, M.J. (2018). Nestedness in assemblages of helminth parasites of bats: a function of geography, environment, or host nestedness? *Parasitology Research*.117:1621–1630.
- Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeck, & M. J. Donoghue. (2002). Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:475-505.
- Winemiller, K. O., & Pianka, E. R. (1990). Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* 60:27-55.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*:519-539.
- Whiles, M. R.; Lips, K. R.; Pringle, C. M.; Kilham, S. S.; Bixby, R. J.; Brenes, R.; Connelly, S.; Colon-Gaud, J. C.; Hunte-Brown, M; Huryn, A. D.; Montgomery, C.; Peterson, S. (2006).The effects of amphibian population declines on the structure of Neotropical stream ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*, v. 4, n. 1, p. 27-34.

- Woolbright, L.L. (1983). Sexual selection and size dimorphism in anuran amphibia. *Am. Nat.* 121(1):110-119.
- Wells, K. D. (2007). *The Ecology and Behavior of Amphibians*. University of Chicago Press, Chicago.
- Williams, S. E., & J. Middleton. (2008). Climatic seasonality, resource bottlenecks, and abundance of rainforest birds: implications for global climate change. *Diversity and Distributions* 14:69-77.
- Zietara, M. S., & J. Lumme. (2002). Speciation by host switch and adaptive radiation in a fish parasite genus *Gyrodactylus* (Monogenea, Gyrodactylidae). *Evolution* 56:2445-2458.