



UNIVERSIDADE FEDERAL DA PARAÍBA
CENTRO DE CIÊNCIAS EXATAS E DA NATUREZA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)

JOÃO ANTONIO DE ARAUJO FILHO

ESTRUTURA E DINÂMICA DE COMUNIDADES DE ENDOPARASITOS DE
LAGARTOS EM ÁREAS DE CAATINGA EM REGIME PÓS-DISTÚRBIO

João Pessoa – PB

2020

JOÃO ANTONIO DE ARAUJO FILHO

**ESTRUTURA E DINÂMICA DE COMUNIDADES DE ENDOPARASITOS DE
LAGARTOS EM ÁREAS DE CAATINGA EM REGIME PÓS-DISTÚRBIO**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia) da Universidade Federal da Paraíba, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof^a. Dra^a. Ana Carolina Figueiredo Lacerda

Co-orientador: Prof. Dr. Waltécio de Oliveira Almeida

João Pessoa – PB

2020

Catálogo na publicação
Divisão de Processos Técnicos

A633e Araujo Filho, João Antonio de.
 Estrutura e dinâmica de comunidades de endoparasitos de lagartos
 em áreas de Caatinga em regime pós-distúrbio / João Antonio de Araujo
 Filho. - João Pessoa, 2020.
 122 f. : il.

 Orientação: Ana Carolina Figueiredo Lacerda.
 Coorientação: Waltécio de Oliveira Almeida.
 Tese (Doutorado) – UFPB/CCEN.

 1. Endoparasitos. 2. Relações ecológicas. 3. Impactos ambientais. 4.
 Caatinga. I. Lacerda, Ana Carolina Figueiredo. II. Almeida, Waltécio de
 Oliveira. III. Título.

UFPB/BC

CDU 576.89(043)

Ata da 134ª Apresentação e Banca de Defesa de Doutorado de João Antonio de Araujo Filho

Ao(s) vinte e oito dias do mês de maio de dois mil e vinte, às 09:00 horas, no(a) Ambiente Virtual, da Universidade Federal da Paraíba, reuniram-se, em caráter de solenidade pública, membros da banca examinadora para avaliar a tese de doutorado de **João Antonio de Araujo Filho**, candidato(a) ao grau de Doutor(a) em Ciências Biológicas. A banca examinadora foi composta pelo(s) orientador(es) **Dra. Ana Carolina Figueiredo Lacerda, UFPB**, ; e examinadores **Dr. Alexandre Vasconcellos, UFPB/PB**, **Dr. Samuel Vieira Brito, UFMA/MA**, **Dr. Robson Waldemar Ávila, UFCE (CE)**, e **Dr. Ricardo Massato Takemoto, UEM (PR)**. Compareceram à solenidade, além do(a) candidato(a) e membros da banca examinadora, alunos e professores do PPGCB. Dando início à sessão, a coordenação fez a abertura dos trabalhos, apresentando o(a) discente e os membros da banca. Foi passada a palavra ao(à) orientador(a), para que assumisse a posição de presidente da sessão. A partir de então, o(a) presidente, após declarar o objeto da solenidade, concedeu a palavra a **João Antonio de Araujo Filho**, para que dissertasse, oral e sucintamente, a respeito de seu trabalho intitulado **“ESTRUTURA E DINÂMICA DE COMUNIDADES DE ENDOPARASITOS DE LAGARTOS EM ÁREAS DE CAATINGA EM REGIME PÓS-DISTÚRBIO”**. Passando então a discorrer sobre o aludido tema, dentro do prazo legal, o(a) candidato(a) foi a seguir arguido(a) pelos examinadores na forma regimental. Em seguida, passou a Comissão, em caráter secreto, a proceder à avaliação e julgamento do trabalho, concluindo por atribuir-lhe o conceito **APROVADO**. Perante o resultado proclamado, os documentos da banca foram preparados para trâmites seguintes. Encerrados os trabalhos, nada mais havendo a tratar, eu, **Dra. Ana Carolina Figueiredo Lacerda**, como presidente, lavrei a presente ata que, lida e aprovada, assino juntamente com os demais membros da banca examinadora.

João Pessoa, 28/05/2020.

Dra. Ana Carolina Figueiredo Lacerda

Dr. Robson Waldemar Ávila

Dr. Alexandre Vasconcellos

Dr. Ricardo Massato Takemoto

Dr. Samuel Vieira Brito

João Antonio de Araujo Filho
(Discente ciente do resultado)

(Em modo de webconferência, assinaturas digitalizadas e certificadas pela **Orientadora**, presidente da banca).

DEDICATÓRIA

A minha família e a todas as pessoas que me guiam no caminho da vida.

“Sou Biólogo viajo muito (...) pelo meu país.

Nessas regiões encontro gente que não sabe ler livros, mas que sabem ler o seu mundo.

Nesse Universo de outros saberes, sou eu o analfabeto...”

Mia Couto.

AGRADECIMENTOS

A Deus pelo dom da vida e pela curiosidade em estudá-la.

A minha orientadora pela imensa ajuda, compreensão e estímulo em seguir aprendendo ciência, inspirar pessoas é algo raro, e a senhora faz isso com perfeita naturalidade, obrigado.

Ao meu coorientador pela parceria e ensino ao longo desses 10 anos de caminhada.

A minha amiga Dra. Stéphanie Menezes Rocha pela presteza com que aceitou minha proposta de trabalho, sem a sua compreensão tudo teria sido mais difícil.

A todo o corpo docente da pós em Ciências Biológicas (PPGCB - UFPB), especialmente aos professores Daniel Mesquita; Pablo Riul; Rafael Raimundo e Gustavo Calazans.

A Fagner Delfim (Curador da coleção Herpetológica - CHUFPB) e a Josias Xavier (secretário da pós graduação), pela ajuda e palavras de conforto nos momentos de dúvidas.

Aos meus amigos Izabele e Dauberson pelo teto cedido em várias ocasiões de urgência.

Aos meus camaradas da operação *Thundercats* (Érica e Leonardo), por se deslocarem das terras Cariris para João Pessoa, a fim de me socorrerem nas atividades de laboratório.

Aos meus irmãos Diêgo (Diegão) e Adonias (Mestre Adônis) pela amizade e ensinamentos de longa, longa data. Vocês sempre me fazem acreditar que pode dar certo.

A toda equipe do Laboratório de Hidrologia, Microbiologia e Parasitologia (LAHMP - UFPB) Marcilene, Creuza, os Gilson's Melo e Moura, Suênia, Anderson, Júlia, Paulo Henrique, Manuele, Brenda, Natália, e Tuane pelo carinho, apoio, ótimas conversas e cafés!

Aos meus amigos que fazem parte do Laboratório de Zoologia (LZ - URCA), Érica, Leonardo, Nayane, Igor, Emerson, Amanda, Janaína, Monique e Débora, é um prazer entrar naquele laboratório e encontrar pessoas dedicadas como vocês.

Ao prof. Dr. Francisco Cunha (URCA), pelo apoio laboratorial, por ceder seu espaço e equipe.

Ao laboratório de Herpetologia da URCA, onde sempre sou bem recebido, onde sempre vou tirar dúvidas e encontrar rostos amigos.

A minha mãe (Dona Lindalva – 4º série) e ao meu pai (Seu João Grande – 3º série incompleta)... Não sei o que escrever para vocês.. Não cabe aqui.. quem ler não saberá.... Nordestinos fortes, plantadores de feijão e milho (a maior parte da vida em terras alheias), indestrutíveis! Se estou pleiteando hoje esse título, foi porque vocês sonharam junto comigo!

A minha querida Aline! Pelo amor e paciência nesses últimos anos. Por desculpar minhas ausências, minhas viagens, minhas chatices. Por fazer o melhor café que já tomei! Amo você minha linda.

Aos membros componentes desta banca examinadora, obrigado por dedicar seu tempo em me ajudar a crescer.

As inúmeras pessoas que encontrei durante esses anos na Universidade, não caberia aqui os nomes de todos, mas a vivência nesse espaço é muito gratificante.

Aos funcionários que mantêm nossas IES de pé, muitas vezes invisíveis aos nossos olhos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de estudos.

Tive ajuda de amigos, pessoas que não conhecia... Os erros contidos nessa Tese são inteiramente meus, representam meus muitos defeitos. Mas sou grato a todo esse processo de aprendizagem.

RESUMO

O estudo das populações de parasitos e sua relação com seus hospedeiros e meio ambiente vem ganhando espaço nos últimos anos. Espécies de parasitos podem ser usadas para entender mecanismos de coevolução, relação entre predador/presa, efeito das variações temporais e impacto das ações antrópicas sobre o ambiente. No presente trabalho, nós avaliamos o efeito da supressão da vegetação, e da variação temporal sobre a abundância, aquisição de espécies e nas relações ecológicas entre endoparasitos e seus hospedeiros lagartos. As coletas foram todas realizadas em áreas de Caatinga no Alto Sertão Sergipano, Nordeste do Brasil, sendo uma coleta realizada no período seco, e outra no período das chuvas. Foram coletados 2141 espécimes de lagartos, pertencentes a 16 espécies, foram coletados 25687 espécimes de endoparasitas pertencentes a 13 espécies. Nossos principais objetivos foram: (i) entender a estrutura da comunidade de endoparasitos, (ii) avaliar o efeito da retirada da vegetação e da variação temporal sobre a comunidade de endoparasitos, e (iii) descrever o padrão nas redes de interação entre endoparasitos, hospedeiros e dieta. Nossos resultados apontam que, para ambientes de Caatinga, a fauna de endoparasitos associada a lagartos são: (i) compostas por espécies generalistas, com alto grau de agregação, onde a abundância média é regulada pela variância, (ii) alterações no ambiente refletem na abundância e aquisição de espécies endoparasitas, em hospedeiros lagartos, (iii) os endoparasitos, também como a dieta, apresentam padrão aninhado nas redes de interação. Nós avaliamos o possível efeito da supressão da vegetação local, em relação a comunidade e aquisição de espécies endoparasitas de lagartos.

Palavras-chave: Caatinga; Endoparasitos; Relações Ecológicas; Impactos Ambientais

ABSTRACT

The study of parasite populations and their relationship with their hosts and the environment has been gaining ground in recent years. Parasite species can be used to understand mechanisms of coevolution, predator / prey relationship, effect of temporal variations and impact of human actions on the environment. In the present work, we evaluated the effect of vegetation suppression, and the temporal variation on abundance, species acquisition and on the ecological relationships between endoparasites and their lizard hosts. The collections were all carried out in areas of Caatinga in the Alto Sertão Sergipano, Northeast Brazil, with one collection carried out in the dry period, and another in the rainy season. 2 141 lizard specimens belonging to 16 species were collected, 25 687 specimens of endoparasites belonging to 13 species were collected. Our main objectives are: (i) to understand the structure of the endoparasite community, (ii) to evaluate the effect of vegetation removal and temporal variation on the endoparasite community, and (iii) to describe the pattern in the interaction networks between endoparasites, hosts and diet. Our results indicate that, for Caatinga environments, the endoparasite fauna associated with lizards are: (i) composed of generalist species, with a high degree of aggregation, where the average abundance is regulated by variance, (ii) changes in the environment reflect the abundance and acquisition of endoparasitic species, in lizard hosts, (iii) endoparasites, also like the diet, present a nested pattern in the interaction networks. We present the first work with lizard endoparasites, in relation to the effect of suppression of vegetation shaping aspects of the community and species acquisition.

Keywords: Caatinga; Endoparasites; Ecological Relationship; Environmental Impacts

Sumário

INTRODUÇÃO GERAL	11
Cronossequência ambiental <i>versus</i> endoparasitos de vertebrados terrestres: estado da arte	16
REFERÊNCIAS	18
CAPÍTULO 01.....	22
Using Lizards to Evaluate the Influence of Average Abundance on the Variance of Endoparasites in Semiarid Areas: Dispersion and Assemblage Structure	22
RESUMO	23
ABSTRACT	24
INTRODUCTION	25
MATERIALS AND METHODS.....	27
RESULTS.....	29
DISCUSSION	40
REFERENCES	47
CAPÍTULO 02.....	57
“Endoparasitos de Lagartos <i>Versus</i> Áreas Semiáridas em Regime Pós-distúrbio: Espécies monoxênicas são Pioneiras?”	57
RESUMO	58
ABSTRACT	59
INTRODUÇÃO	60
MATERIAIS E MÉTODOS.....	63
RESULTADOS.....	67
DISCUSSÃO.....	74
CONSIDERAÇÕES FINAIS	78
REFERRÊNCIAS	79
CAPÍTULO 03.....	86
“Padrões Topológicos em Redes de Interações entre Dieta, Endoparasitos e seus Hospedeiros Lagartos, em Áreas de Caatinga Pós-Distúrbio”	86
RESUMO	87
ABSTRACT	88
INTRODUÇÃO	89
MATERIAL E MÉTODOS.....	91
RESULTADOS.....	95
DISCUSSÃO.....	101
CONSIDERAÇÕES FINAIS	105
REFERÊNCIAS	106

APÊNDICES.....	111
-----------------------	------------

INTRODUÇÃO GERAL

Eventos que alteram o meio podem ser divididos em duas grandes categorias: perturbações naturais (ex.: atividades vulcânicas, furacões) e as que apresentam origens em ações antrópicas (ex.: perda do habitat, poluição, introdução de espécies exóticas), estas últimas são apontadas como as principais causas do aumento de extinções em todo o mundo (Gibbons et al., 2000). Processos antrópicos, como os anteriormente mencionados, podem provocar “estresse no ambiente”, que, por sua vez, é entendido como uma força externa que impede/perturba os processos normais do ambiente, sendo muitas vezes necessário se deter a um ou outro tipo de estressor, para se compreender seu efeito sobre as comunidades naturais (Esch et al., 1975).

Os efeitos da supressão da vegetação para populações de animais e o desmatamento de áreas naturais são atualmente duas das piores ameaças para populações de vertebrados terrestres (Gardner et al., 2007; Sodhi et al., 2010). Os habitats modificados dessa maneira implicam em populações fragmentadas ou extintas, baixa densidade e redução na variabilidade populacional das espécies, diminuindo a complexidade faunística do ambiente (Gibbs, 1998). Esta ideia de complexidade pode ser inferida de várias formas, mas no geral é aceito que ambientes com alta diversidade sejam mais complexos do que ambientes com baixa diversidade (Constanza e Mageau, 1999).

A maioria dos trabalhos sobre efeitos de estressores antrópicos em populações de parasitos tem sido realizada em ambientes aquáticos (Lafferty e Kuris, 2005). Alternativamente, várias espécies têm se mostrado promissoras quanto ao seu uso como bioindicadoras de poluição no ambiente, dado sua capacidade de acumular metais pesados em seus tecidos (Sures et al., 2017). Esse campo é chamado de parasitologia ambiental, e vem sendo incrementado nos últimos 20 anos (Zargar e Chishtia, 2017). Porém, ao contrário dessa vertente, a relação entre estressores e populações de parasitos é ainda pouco explorada, dado a complexidade em quantificar como um determinado estressor afeta uma dada espécie de parasito, levando-se em conta a relação parasito/hospedeiro/ambiente (Lafferty, 1997; Vidal-Martínez e Wunderlich, 2017).

Populações de endoparasitos podem ser susceptíveis a fatores biológicos, como sexo e tamanho dos hospedeiros, e a fatores externos do ambiente, como variações sazonais (Hamann et al., 2006). Estudos voltados para regiões semiáridas, como no caso

da Caatinga, revelam que, o sexo e o tamanho dos hospedeiros lagartos são associados ao incremento na infecção de endoparasitos: os lagartos *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) e *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) apresentam variação na intensidade média da infecção, onde hospedeiros machos são mais parasitados que as fêmeas, já para *T. hispidus* a diferença na infecção só ocorre durante a estação seca, onde os machos são mais infectados que as fêmeas (Brito et al., 2014). Apenas os endoparasitos monoxênicos como *Parapharyngodon alvarengai* (Oxyurida: Pharyngodonidae) e *Strongyluris oscari* (Rhabdiasida: Heterakidae) infectando *T. hispidus* apresentaram variação sazonal, com maior abundância durante o período chuvoso (Brito et al., 2014). Da mesma forma, Araujo Filho et al., (2017) encontraram relação temporal entre a abundância de endoparasitos para *T. hispidus* entre os meses dos períodos seco e chuvoso, sendo os endoparasitos mais abundantes durante o período chuvoso, que coincide com o período reprodutivo dos hospedeiros lagartos. Nesses trabalhos, a fauna de endoparasitos para lagartos na Caatinga apresentou-se composta por espécies generalistas, comumente encontradas em outros trabalhos nesse ambiente (Anjos et al., 2007; Almeida et al., 2008; Ávila et al., 2012; Lima et al., 2017; Oliveira et al., 2017; Teixeira et al., 2017; Teles et al., 2017), onde a abundância é relacionada com o tamanho, sexo, período reprodutivo e estação chuvosa dos hospedeiros lagartos, sugerindo que vários aspectos do hospedeiro e ambiente são responsáveis pela organização das populações de endoparasitos para a Caatinga. Até o presente momento, não há trabalhos disponíveis sobre como essas populações de endoparasitos se comportam em resposta à ação antrópica nesse ambiente.

Comunidades biológicas são compostas por todas as populações de organismos que se utilizam de um determinado habitat, num dado espaço de tempo (Begon et al., 2009). As interações entre essas populações podem formar níveis de organização como, teia alimentar e uso de hábitat (Pianka, 1973; Begon et al., 2009). Ambientes naturais podem sofrer alterações na composição de sua fauna e flora por meio de fatores naturais (ex.: gradientes ambientais, furacões, enchentes, lava vulcânica), também como por ações humanas (ex.: poluição, desmatamento, monoculturas). O tipo de impacto e o tempo decorrido pós-evento são importantes fatores no estabelecimento de espécies na área, sendo que a natureza desses eventos é importante para a colonização por espécies na área afetada (Begon et al., 2009; Koprivnikar e Redfern, 2012).

Após algum evento estressor, o ambiente tende naturalmente a se recompor quanto a espécies de animais e plantas, com a sequência de mudanças iniciadas após a perturbação sendo conhecida como sucessão (Rickleffs, 2003). Dessa forma, sucessão é um modelo de mudanças na composição de espécies de uma comunidade após um distúrbio, e/ou abertura de uma “mancha” no ambiente físico (Horn, 1974; Tilman, 1987). O distúrbio pode ser seguido de invasões e colonização por espécies pioneiras, estas podem permanecer no ambiente e proporcionar subsídios para a colonização por espécies tardias (Horn, 1974; Dunn, 2004; Rickleffs, 2003).

A exposição de novas áreas sem a interferência de comunidades anteriores do local é conhecida como sucessão primária. Esta pode ser vista em ambientes formados por dunas (Lichter, 2000), também como áreas afetadas por congelamento (Cázares et al., 2005) e por derramamento de lava (Dell Moral e Bliss, 1993). Muitas vezes, o ambiente impactado pode permanecer com solos que ainda apresentam bancos de sementes, e uma fauna e flora associada, sendo que esse tipo de evento é chamado de sucessão secundária (Tilman, 1987; Begon et al., 2009; Vater e Matthews, 2014).

A supressão da vegetação é uma prática comum em atividades antrópicas, seja para fins agrícolas, construção de habitações ou exploração de minérios. Normalmente, após o uso a terra é abandonada e pode servir para estudos sobre o efeito do impacto antrópico nas populações de animais e plantas (Tilman, 1987; Aide et al., 2000; Gardner et al., 2008). A retirada da vegetação altera a dinâmica entre as populações, modificando micro-habitats e a disponibilidade de recursos do ambiente (Aide et al., 2000; Pianka e Goodyear, 2012). Anfíbios e lagartos são susceptíveis a modificações na estrutura de seus micro-habitats; florestas primárias apresentam mais espécies desses vertebrados do que áreas de floresta secundária e plantações de eucalipto (Gardner et al., 2007). Em ambientes impactados, lagartos podem apresentar menor riqueza de espécies devido a traços históricos como preferência por hábitat e especialização na dieta (Santos e Poquet, 2010). Áreas modificadas (por eventos naturais ou antrópicos) podem influenciar negativamente as populações de invertebrados (Dunn, 2012), consequentemente, modificando as populações de seus predadores, como lagartos (Santos e Pouquet 2010; Pianka e Goodyear, 2012).

Áreas em estágio de sucessão secundária podem apresentar variações na umidade do solo, estrutura da vegetação e profundidade da serrapilheira, afetando diretamente populações de vertebrados e invertebrados (Aide et al., 2000; Dunn, 2012). A recolonização desses ambientes varia de acordo com o grupo analisado, também

como com o tempo decorrido após o evento estressor (Davies et al., 1999; Borges e Stouffer, 1999; Pawar et al., 2004). Com o avanço da sucessão (cronssequência), as interações entre as populações podem voltar a se estabelecer, sendo que grupos como mamíferos (Fonseca, 1989), aves (Borges e Stouffer, 1999), répteis e anfíbios (Gardner et al., 2007) e invertebrados (Dunn, 2004) apresentam aumento na riqueza de espécies com a recuperação da área. Embora esses modelos sejam conhecidos para tais grupos, a relação entre áreas em estágios sucessionais e sua influência na interação entre parasitas e seus hospedeiros em ambientes terrestres é pouco conhecida.

O fenômeno de sucessão ecológica está relacionado de forma inerente aos eventos de distúrbios no ambiente e pode influenciar a dinâmica populacional de espécies animais, como parasitas (Esch et al., 1975; Anderson e Gordon, 1982; Marcogliese, 2004, 2005). Sabe-se que as perturbações ambientais podem aumentar ou diminuir as taxas de natalidade e mortalidade, refletindo em mudanças na abundância e riqueza de espécies nas populações de endoparasitas (Huspeni e Lafferty, 2004). Os ambientes alterados por ações antrópicas dificilmente são avaliados quanto a sua riqueza de espécies parasitos; além de negligenciada, a maioria dos trabalhos com essa temática se refere a ambientes aquáticos (Esch, 1971; Knudsen et al., 2004; Hernandez et al., 2006; Sures et al., 2003, 2017).

Os parasitos exercem papel importante nas comunidades biológicas e na manutenção das populações de seus hospedeiros, no entanto, raramente estão incluídos em trabalhos com enfoque na diversidade de espécies (Poulin, 1997). Aspectos como ciclo de vida, forma de transmissão e uso de hospedeiros intermediários e definitivos por parasitos são resultados de fatores históricos e ecológicos, e o conhecimento desses dados fornece informações sobre a história evolutiva das espécies relacionadas (Anderson, 2000), porém, a atenção na biologia de parasitos se dá frequentemente apenas quando esses são de importância econômica (Marcogliese, 2004).

Em uma população, hospedeiros entram em contato com diferentes taxas de formas infectantes dispersas no ambiente; o tamanho, sexo e tipo de habitat do hospedeiro são alguns dos determinantes na infecção por parasitos, também como parasitos heteroxênicos podem se utilizar de um mesmo hospedeiro intermediário, e este último quando predado pode assegurar a infecção do hospedeiro por várias espécies de endoparasitos, agregando essas espécies em um mesmo organismo (Anderson e May, 1979; Poulin, 2008; Pfenninger e Schwenk, 2007).

O desenvolvimento e ciclo de vida de helmintos endoparasitas necessitam muitas vezes de uma ou mais espécies de hospedeiros intermediários para a transmissão; os parasitos heteroxênicos estão associados a relações intrínsecas de predação, geralmente de hospedeiros intermediários (ex.: invertebrados) por hospedeiros definitivos (ex.: vertebrados) (Poulin, 2008). Perturbações no ambiente podem gerar pressões negativas em ambas as categorias de hospedeiros, alterando possíveis interações tróficas entre espécies, resultando em modificações no recrutamento de parasitas (Poulin e Cribb 2002). Um estudo de caso sobre áreas impactadas e a prevalência e riqueza de espécies heteroxênicas de endoparasitos foi realizado por Huspeni e Lafferty (2004), os quais relatam que, após seis anos pós-evento estressor, a prevalência triplicou e a riqueza duplicou para espécies de trematódeos parasitas, atribuindo tal variação ao uso do ambiente recuperado por espécies de aves (hospedeiro definitivo), que se alimentam de caracóis (hospedeiro intermediário).

Populações de endoparasitos podem sofrer influência umas das outras, e isso pode ser avaliado em ambientes naturais baseando-se na resposta numérica, onde a coocorrência de espécies pode aumentar ou diminuir a abundância uma da outra, ou de forma funcional, onde diferentes espécies ocupam lugares específicos em seus hospedeiros (Poulin, 2008; Hamann et al., 2006).

A resposta funcional é indicada para revelar interações antagonistas, uma vez que, em populações silvestres de hospedeiros, a infecção pode ter ocorrido em momentos diferentes no tempo, influenciando o número de indivíduos não por competição, mas pelo tempo de “chegada” e, consequentemente, desenvolvimento no hospedeiro (Poulin, 2008). É aceito que a ocorrência de determinada espécie de endoparasito, em um dado sítio de infecção, na presença ou na ausência de outras espécies de endoparasitos, seja entendida como sendo seu nicho (Hutchinson, 1957; Poulin, 2008). O habitat para espécies parasitos pode ser considerado como o hospedeiro por inteiro, ou através da partição e organização em sistemas (ex.: sistema respiratório; digestivo), este podendo ser considerado como micro-habitat, o qual revela com maior precisão o local de ocorrência da espécie (Poulin, 2008).

Cronossequência ambiental versus endoparasitos de vertebrados terrestres: estado da arte

No que tange a literatura sobre o efeito da cronossequência ambiental nas populações de endoparasitos (Nematoda; Acantocephala; Pentastomida; Trematoda; Cestoda) infectando vertebrados terrestres, foram realizadas buscas nas principais bases de dados (BioOne; Taylor e Francis Online; PubMed, Scielo, Scopus, Elsevier e ScienceDirect), livros e capítulos sobre ecologia de parasitos, *sites* de instituições, páginas pessoais de pesquisadores da área e nos serviços ResearchGate e Google Acadêmico, utilizando as seguintes palavras-chave: Altered habitats and endoparasites; Effects of chronosequence for endoparasites; Infection by endoparasites in areas of succession. Foram consultados 6185 títulos, entre resumos de artigos, capítulos de livro e resumos publicados em congressos.

Os trabalhos encontrados são especialmente voltados para hospedeiros mamíferos em gradientes ambientais, sejam entre florestas e campos de monoculturas, ou entre campos e áreas urbanas. O padrão varia de acordo com a espécie de parasito estudada: por exemplo, para a espécie de roedor *Rattus tanezami*, a fauna de helmintos gastrointestinais varia entre ambientes de floresta e habitações humanas, havendo um aumento na prevalência e riqueza de espécies do ambiente de floresta para as habitações (Chaisiri et al., 2010). A análise da comunidade de helmintos para o roedor *Akodon azarae*, em ambientes de criadouro de aves, monoculturas e campos abandonados, revela uma maior abundância de endoparasitos em áreas de criadouros, sendo menor em ambientes de monocultura.

Esse modelo é explicado pelo aumento na densidade de hospedeiros definitivos em ambientes de criadouros, e a menor abundância de helmintos em campos de cultivo pode ser associada ao uso de pesticidas, uma vez que tais produtos podem eliminar possíveis hospedeiros intermediários do local (Miño et al., 2018). Para coiotes (*Canis latrans*), a análise das fezes coletadas em parques ambientais (área de proteção) e em regiões suburbanas demonstrou maior riqueza de nematódeos intestinais em áreas de parques (Grigione et al., 2014). Da mesma forma, o estudo de Zanzani et al. (2015) encontrou maior riqueza de endoparasitos heteroxênicos em fezes de gatos domésticos, coletados próximo a áreas verdes em centros urbanos, provavelmente devido a um maior contato com potenciais hospedeiros intermediários. De acordo com nosso

conhecimento, este é o primeiro trabalho a utilizar endoparasitos de lagartos como modelo para estudo de cronosequência ambiental.

A presente tese tem como objetivo principal, avaliar o efeito da supressão vegetal sobre a abundância e composição de espécies endoparasitas de lagartos em três áreas de Caatinga, no nordeste do Brasil. Também foi abordado a estrutura da infracomunidade e variações nas topologias de rede, levando em consideração a influência temporal e a dieta associada aos lagartos.

REFERÊNCIAS

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera e H. Marcano-Vega (2000) Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- Almeida, W., E. Freire e S. Lopes (2008) A new species of Pentastomida infecting *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from caatinga in Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 68, 207-211.
- Anderson, R. M. e R. M. May (1979) Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature*, 280, 361-367.
- Anderson, R. M. and D. M. Gordon (1982). Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* 85(2): 373-398.
- Anderson, R. C. (2000). Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission, Cabi.
- Anjos, L. A., W. O. Almeida, A. Vasconcellos, E. M. X. Freire e C. F. D. Rocha (2007) The alien and native pentastomids fauna of an exotic lizard population from Brazilian Northeast. *Parasitol Res*, 101, 627-628.
- Araujo Filho, J., S. Brito, V. Lima, A. Pereira, D. Mesquita, R. Albuquerque e W. Almeida (2017) Influence of temporal variation and host condition on helminth abundance in the lizard *Tropidurus hispidus* from north-eastern Brazil. *Journal of helminthology*, 91, 312-319.
- Ávila, R. W., L. A. Anjos, S. C. Ribeiro, D. H. Morais, R. J. da Silva e W. O. Almeida (2012) Nematodes of lizards (Reptilia: Squamata) from Caatinga biome, northeastern Brazil. *Comparative Parasitology*, 79, 56-63.
- Begon, M., et al. (2009). Ecologia: de indivíduos a ecossistemas, Artmed Editora.
- Brito, S. V., F. S. Ferreira, S. C. Ribeiro, L. A. Anjos, W. O. Almeida, D. O. Mesquita e A. Vasconcellos (2014) Spatial-temporal variation of parasites in *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) and *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Tropiduridae) from Caatinga areas in northeastern Brazil. *Parasitol Res*, 3, 1163-1169.
- Borges, S. H. and P. C. Stouffer (1999). Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *Condor*: 529-536.
- Cázares, E., et al. (2005). Mycorrhiza-plant colonization patterns on a subalpine glacier forefront as a model system of primary succession. *Mycorrhiza* 15(6): 405-416.
- Chaisiri, K., W. Chaeychomsri, J. Siruntawinetti, A. Ribas, V. Herbreteau e S. Morand (2010) Gastrointestinal helminth infections in Asian house rats (*Rattus tanezumi*) from northern and northeastern Thailand. *Journal of Tropical Medicine and Parasitology*, 39, 29-35.
- Constanza, R. e M. Mageau (1999) What is a healthy ecosystem? *Aquatic ecology*, 33, 105-115.
- Davies, R. G., P. Eggleton, L. Dibog, J. H. Lawton, D. E. Bignell, A. Brauman, C. Hartmann, L. Nunes, J. Holt e C. Rouland (1999) Successional response of a

- tropical forest termite assemblage to experimental habitat perturbation. *Journal of Applied Ecology*, 36, 946-962.
- Del Moral, R. e L. C. Bliss. 1993. Mechanism of primary succession: Insights resulting from the eruption of Mount St. Helens. *Advances in Ecological Research* 24: 1-66.
- Dunn, R. R. (2004) Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18, 302-309.
- Dunn, A.M., Torchin, M.E., Hatcher, M.J., Kotanen, P.M., Blumenthal, D.M., Byers, J.E., Coon, C.A., Frankel, V.M., Holt, R.D., Hufbauer, R.A., Kanarek, A.R., Schierenbeck, K.A., Wolfe, L.M. and Perkins, S.E. (2012), Indirect effects of parasites in invasions. *Funct Ecol*, 26: 1262-1274. doi:10.1111/j.1365-2435.2012.02041.x
- El Valor de la Biodiversidad de Bosques Primarios, Secundarios y Plantaciones para una Herpetofauna Neotropical. *Conservation Biology*, 21, 775-787.
- Esch, G. W. (1971) Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. *American Midland Naturalist*, 86, 160-168.
- Esch, G. W., J. W. Gibbons e J. E. Bourque (1975) An Analysis of the Relationship Between Stress and Parasitism. *The American Midland Naturalist*, 93, 339-353.
- Fonseca, G. A. B. da (1989) Small mammal species diversity in brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6, 381-422.
- Gardner, T. A., M. A. Ribeiro -Júnior, J. O. S. Barlow, T. C. S. Ávila-Pires Ávila-Pires, M. S. Hoogmoed e C. A. Peres (2007) The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forests for a Neotropical Herpetofauna.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., ... e Hoogmoed, M. S. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology letters*, 11(2), 139-150.
- Gibbons, J. W., D. E. Scott, T. J. Ryan, K. A. Buhlmann, T. D. Tuberville, B. S. Metts, J. L. Greene, T. Mills, Y. Leiden e S. Poppy (2000) The Global Decline of Reptiles, Déjà Vu Amphibians: Reptile species are declining on a global scale. Six significant threats to reptile populations are habitat loss and degradation, introduced invasive species, environmental pollution, disease, unsustainable use, and global climate change. *BioScience*, 50, 653-666.
- Gibbs, J. P. (1998) Distribution of woodland amphibians along a forest fragmentation gradient. *Landscape Ecology*, 13, 263-268.
- Grigione, M., P. Burman, S. Clavio, S. Harper, D. Manning e R. Sarno (2014) A comparative study between enteric parasites of Coyotes in a protected and suburban habitat. *Urban ecosystems*, 17, 1-10.
- Hamann, M., A. Kehr e C. González (2006) 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.

- Hernandez, A. D., Bunnell, J.F., Sukhdeo, M.V.K. (2006). Composition and diversity patterns in metazoan parasite communities and anthropogenic disturbance in stream ecosystems. *Parasitology* 134(1): 91-102.
- Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5(1): 25-37.
- Huspeni, T. C. e K. D. Lafferty (2004) Using larval trematodes that parasitize snails to evaluate a saltmarsh restoration project. *Ecological Applications*, 14, 795-804.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- Knudsen, R., Curtis., Kristoffersen. (2004). Aggregation of helminths: the role of feeding behavior of fish hosts. *J Parasitol* 90(1): 1-7.
- Koprivnikar, J. e J. C. Redfern (2012) Agricultural effects on amphibian parasitism: importance of general habitat perturbations and parasite life cycles. *J Wildl Dis*, 48, 925-36.
- Lafferty, K. D. (1997). Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today* 13(7): 251-255.
- Lafferty, K. D. e A. M. Kuris (2005) Parasitism and environmental disturbances. *Parasitism and ecosystems*, 113-123.
- Lichter, J. (2000). Colonization Constraints during Primary Succession on Coastal Lake Michigan Sand Dunes. *Journal of Ecology* 88(5): 825-839.
- Lima, V. F., S. V. Brito, J. A. Araujo Filho, D. A. Teles, S. C. Ribeiro, A. A. Teixeira, A. Pereira e W. O. Almeida (2017) Helminth parasites of Phyllodactylidae and Gekkonidae lizards in a Caatinga ecological station, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 17. (<https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2016-0263>)
- Marcogliese, D. J. (2004). Parasites: Small Players with Crucial Roles in the Ecological Theater. *EcoHealth* 1(2): 151-164.
- Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology* 35(7): 705-716.
- Miño, M. H., E. J. Rojas Herrera, J. Notarnicola e K. Hodara (2018) Helminth community from Azara's grass mouse (*Akodon azarae*) in three habitats with different land use in farming systems of Argentina. *Journal of Helminthology*, 93, 187-194.
- Oliveira, B. H. S., A. A. M. Teixeira, R. N. M. Queiroz, J. A. Araujo-Filho, D. A. Teles, S. V. Brito e D. O. Mesquita (2017) Nematodes infecting *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Caatinga, northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 12, 103-108.
- Pawar, S. S., G. S. Rawat e B. C. Choudhury (2004) Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC Ecology*, 4, 10-10.
- Pfenninger, M. and K. Schwenk (2007). Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC Evol Biol* 7: 121.
- Pianka, E. R. (1973). The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4(1): 53-74.

- Pianka, E. R. and S. E. Goodyear (2012). Lizard responses to wildfire in arid interior Australia: Long-term experimental data and commonalities with other studies. *Austral Ecology* 37(1): 1-11.
- Ricklefs, R.E. 2003. *A Economia da Natureza*. 5ª ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Poulin, R. (1997). Species richness of parasite assemblages: evolution and patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28(1): 341-358.
- Poulin, R. and T. H. Cribb (2002). Trematode life cycles: short is sweet? *Trends Parasitol* 18(4): 176-183.
- Poulin, R. 2008. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.
- Santos, X. and J. M. Poquet (2010). Ecological succession and habitat attributes affect the postfire response of a Mediterranean reptile community. *European Journal of Wildlife Research* 56(6): 895-905.
- Sodhi, N. S., L. P. Koh, R. Clements, T. C. Wanger, J. K. Hill, K. C. Hamer, Y. Clough, T. Tscharntke, M. R. C. Posa e T. M. Lee (2010) Conserving Southeast Asian forest biodiversity in human-modified landscapes. *Biological Conservation*, 143, 2375-2384.
- Sures, B. (2003). Accumulation of heavy metals by intestinal helminths in fish: an overview and perspective. *Parasitology* 126(7): S53-S60.
- Sures, B., M. Nachev, C. Selbach e D. J. Marcogliese (2017) Parasite responses to pollution: what we know and where we go in 'Environmental Parasitology'. *Parasites e Vectors*, 10, 65. (doi: 10.1186/s13071-017-2001-3).
- Teixeira, A., S. Brito, D. Teles, S. Ribeiro, J. Araujo-Filho, V. Lima, A. Pereira e W. Almeida (2017) Helminths of the Lizard *Salvator merianae* (Squamata, Teiidae) in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 312-317.
- Teles, D., S. Brito, A. Teixeira, S. Ribeiro, J. Araujo-Filho, V. Lima, A. Pereira e W. Almeida (2017) Nematodes associated with *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758) (Squamata, Iguanidae) in Semi-arid areas of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 514-518.
- Tilman, D. (1987). Secondary Succession and the Pattern of Plant Dominance Along Experimental Nitrogen Gradients. *Ecological Monographs* 57(3): 190-214.
- Vater, A. E. and J. A. Matthews (2014). Succession of pitfall-trapped insects and arachnids on eight Norwegian glacier forelands along an altitudinal gradient: Patterns and models. *The Holocene* 25(1): 108-129.
- Vidal-Martinez, V. M. and A. C. Wunderlich (2017). "Parasites as bioindicators of environmental degradation in Latin America: A meta-analysis." *J Helminthol* 91(2): 165-173.
- Zanzani, S. A., A. Gazzonis, S. Magistrelli e M. T. Manfredi (2015) Pulmonary and intestinal parasites in colony cats as markers for biodiversity in an urban area. *Urban ecosystems*, 18, 1415-1425.
- Zargar, U. R e Chishtia (2017) A note on enviromental parasitology: A new trend is brewing. *J. Env. Bio-Sci*, 31, 255-260.

CAPÍTULO 01

Using Lizards to Evaluate the Influence of Average Abundance on the Variance of Endoparasites in Semiarid Areas: Dispersion and Assemblage Structure

Araujo Filho, J., Teixeira, A., Teles, D., Rocha, S., Almeida, W., Mesquita, D., e Lacerda, A. (2020). Using lizards to evaluate the influence of average abundance on the variance of endoparasites in semiarid areas: Dispersion and assemblage structure. *Journal of Helminthology*, 94, E121. doi:10.1017/S0022149X19001147

RESUMO

A distribuição de parasitos nas populações e comunidades hospedeiras e os mecanismos responsáveis por esses padrões são aspectos pouco compreendidos na parasitologia de animais silvestres. Aqui, avaliamos a influência da variância média sobre a abundância média das espécies de endoparasitas, os espécimes lagartos foram coletados no domínio de Caatinga (região semiárida), nordeste do Brasil. Nossa hipótese foi que, devido ao alto número de espécies generalistas de endoparasitos, estas ocorrem de forma aleatória nas populações de hospedeiros, apresentando um padrão agregado. Além disso, avaliamos o grau em que a variância media influência a abundância média das espécies de endoparasitos, também como, os padrões de coocorrência e dominância entre as espécies, similaridades entre abundância e riqueza das infra-comunidades nas espécies de hospedeiros lagartos. As coletas ocorreram entre setembro de 2015 e fevereiro de 2016, foram coletados 2 141 lagartos (1233 infectados) pertencentes a 16 espécies. No total, foram coletados 25 687 endoparasitos, pertencentes a 13 espécies, distribuídos entre nematóides, pentastomídeos, cestóides, trematódeos e acantocéfalos. Nós encontramos 39 novos registros de hospedeiros. As espécies de endoparasitos ocorreram em um padrão tipicamente agregado; não houve preferência significativa relacionada à aquisição de hospedeiros pelos endoparasitos. Apesar dos novos registros, os endoparasitos encontrados são comumente associados aos lagartos nos ambientes de Caatinga, o que pode refletir uma fauna composta por espécies generalistas de ampla distribuição nesse ambiente.

Palavras-chave: Helmintos; Agragação; Parasitismo; Região Neotropical; Modelo Nulo

ABSTRACT

The distribution of parasites within host populations and communities, and the mechanisms responsible for these patterns, are poorly understood aspects of wildlife parasitology. Here, we evaluate the influence of the average abundance of endoparasite variance, using endoparasites of lizards from the Caatinga domain (semiarid region), north-eastern Brazil. We hypothesized that, due to the high number of generalist endoparasite species, they may occur randomly throughout host populations in an aggregate pattern. In addition, we evaluated the degree to which sample variance is influenced by the average abundance of endoparasite species, patterns of co-occurrence and dominance among endoparasite species and similarities between abundance and the richness of endoparasite infracommunities in several host species. Between September 2015 and February 2016, 2141 lizards (1233 infected) from 16 species were collected from six Caatinga areas. In total, 25,687 endoparasites were collected, which belonged to 13 species including nematodes, pentastomids, cestodes, trematodes and acanthocephalans. Parasite–host associations documented here included 39 newly identified interactions. Endoparasites occurred in a typical aggregate pattern of distribution within their hosts; there was no measurable preference related to the acquisition of hosts by endoparasites. Despite the new records, endoparasites found were commonly associated with lizards in Caatinga environments, which may reflect fauna composed of generalist endoparasite species.

Keywords: Helminths; Aggregation; Parasitism; Neotropical region; Null model

INTRODUCTION

Historically, ecological studies were divided into composite systems, such as ecosystems, into smaller units, such as communities, guilds and populations (Rynkiewicz *et al.*, 2015); this break in complexity allows the comparison of these components through different habitats and localities (Thomas *et al.*, 2005). Studies on species abundance, occurrence and fluctuation are considered central themes in ecology (Holt *et al.*, 2003). Parasites can be considered good models to test ecological hypotheses, since they are commonly found in natural environments, and their habitat (hosts) has well-defined limits and, depending on the group, can be effectively replicated (Pietroock e Marcogliese, 2003).

Parasites present some peculiarities compared to free-living organisms (Holmes e Price, 1980), where characteristics such as dispersion and recruitment are closely related to the ecology and phylogeny of their hosts (Poulin, 2007). Infrapopulations (*sensu* Bush *et al.*, 1997) are all individuals of a given parasite species present in a single host specimen within a given period of time. The species composition and distribution form of these infrapopulations are influenced by aspects such as the size and sex of the host, seasonality, diet and habitat type (Esch *et al.*, 1990; Holt *et al.*, 2003; Poulin, 2007).

The component community (all infrapopulations in a particular host species) is commonly aggregated in their hosts (Shaw e Dobson, 1995). Usually, hosts offers heterogeneous environments for infection by parasites, and individual variation in behavior, genetic and immune response may contribute to the aggregation of parasites (Poulin, 2013). The aggregation in parasites is so prevalent in the association with their hosts that it has been proposed as a premise to define this ecological relationship (Crofton, 1971). The aggregate form may provide important clues regarding the relationship between parasites and their hosts, and some models have been proposed to identify the factors that determine such distribution, such as host density, mortality rate, size, age and sex (Gordon e Rau, 1982; Adjei *et al.*, 1986; Rousset *et al.*, 1996; Combes, 2001).

Various patterns have been proposed for the models of occurrence and distribution of parasites in natural hosts, such as competitive exclusion (King, 1964), increased prevalence (Janovy *et al.*, 1995) and resource partitioning (Mouillot *et al.*, 2003). Additionally, null model analyses (Harvey *et al.*, 1983; Krasnov *et al.*, 2006) can be used to evaluate if the occurrence of the communities are randomly distributed or are

the result of interactions among species (Ulrich e Gotelli, 2010; 2013); assemblages may present a continuum between randomness and structure in their organization (Price, 1987; Poulin, 1996; Leung, 1998; Lacerda *et al.*, 2013), where assemblages composed of small populations, or an organism with low vagility, are typically random (Gotelli e Rhode, 2002).

Another way of explaining what promotes the aggregated assemblage structure is according to the relationship between the variance and the average parasite abundance *per* host, indicating how much aggregation may be regulated by the mean infection value (Shaw e Dobson, 1995). This assumption is based on the aggregated distribution of organisms, and follows Taylor's law species distribution (1961), in which the variance in the density of organisms varies proportionally in relation to the mean of the population density. Parasite assemblages can also be characterized by cooccurrence models, where pairs of parasites may have positive or negative associations in host infection (Price, 1987). Although it is difficult to interpret these results, as they may reflect competition and/or specialization in the exploitation of a particular host (historical or current), it is necessary to test more hypotheses concerning the mechanisms that shape parasite assemblages, especially from terrestrial hosts (Poulin, 1996; Krasnov *et al.*, 2006; Budischak *et al.*, 2012).

The Caatinga, a semiarid region located in northeastern Brazil, covers approximately 11% of the Brazilian territory (Bucher, 1982). Although the number studies on lizard endoparasites from Caatinga have increased in recent years (Ávila *et al.*, 2012; Brito *et al.*, 2014a; Araujo Filho *et al.*, 2017; Teixeira *et al.*, 2017; Teles *et al.*, 2017), there is a lack of studies on endoparasite assemblage structure regarding both abundance and aggregation patterns (Ávila *et al.*, 2012; Araujo Filho *et al.*, 2014). The endoparasite fauna from Caatinga lizards is composed mainly by generalist species, whose abundances are positively related to the size, sex and reproductive period of the hosts, as well as with the rainy season, indicating that several aspects of the host and environment are important to determine resource patterns use of parasite species (Anjos *et al.*, 2007; Almeida *et al.*, 2008; Ávila *et al.*, 2012; Lima *et al.*, 2017; Oliveira *et al.*, 2017; Teixeira *et al.*, 2017; Teles *et al.*, 2017).

Although some of these patterns are known, the species distribution models are rarely discussed. Thus, our goals are (i) to determine the assemblage composition of endoparasites. (ii) Given the above, we tested the following hypothesis: (H0) due to interspecific competition, the endoparasites presents structure in the occurrence in their

hosts, and homogeneous distribution, (H1) due to the high generalism of endoparasite species, these species occur randomly in their hosts, presenting aggregate pattern.

Besides that, we evaluate (iii) how much the sample variance is influenced by the average abundance of endoparasite species, (iv) to verify patterns of cooccurrence and dominance among species of endoparasites, and (v) to evaluate the similarity between the abundance and richness of an endoparasite infracommunity in host species.

MATERIALS AND METHODS

Study areas

The collections were performed in three areas in the Alto Sertão of Sergipe, Northeast Brazil. Each area is composed of two sampling sites, totaling six sample units. Area I is located in Porto da Folha (Quilombola settlement of Mocambo) and Poço Redondo (private farm) municipalities; area II is located in Poço Redondo municipality (Grotta do Angico Natural Monument and the Angico Farm); and area III is located in Canindé do São Francisco (Jerimum Farm) and Porto da Folha (Quilombola settlement of Mocambo) municipalities. The areas are located close each other, approximately 40 km away from the most distant points.

All of the sampling sites are located in the Caatinga domain, a semiarid region of northeastern Brazil with a BSh climate, according to Köppe, belonging to the Southern Sertaneja Depression (Ab 'Saber, 1974; Velloso *et al.*, 2002), in the Alto Sertão of Sergipe state. The rainfall has two well-pronounced seasons, with four months of rain and an eight-month long dry season. The average annual precipitation is approximately 500 mm, and the average annual temperature varies between 26 and 28 °C. The vegetation is composed of typical plants from the arboreal shrubby Caatinga, in which cacti and bromeliads are present (Andrade-Lima, 1981; Sá *et al.*, 2004).

Data collection

The sites were sampled during 30 days, both on the dry period between April and August (2016) and during the rainy season between September (2015) and February (2016). The specimens were collected with pitfall-traps and with active search. After collection, the specimens were euthanized and deposited in the Herpetological Collection of the Federal University of Paraíba (Universidade Federal da Paraíba – CHUFPB).

The lizards were dissected under a stereomicroscopic, and the lung, stomach, liver, gallbladder and small and large intestine were analyzed, as well as the cavities in search of endoparasites. When found, the endoparasites were counted and stored in 70% ethanol for subsequent identification. The specimens were identified to the lowest possible taxonomic level with the aid of a microscope equipped with an image analyzer (Carl Zeiss Microimaging GmbH, Gottingen, Germany) and mounted on temporary slides with the use of a lactic acid medium (nematodes), Hoyer's medium (pentastomids) and stained with acetic carmine and mounted in Eugenol (acanthocephalans, trematodes and cestodes).

Statistical analysis

The ecological terminology followed the definitions of Bush *et al.* (1997). The endoparasites were considered on a community component scale, i.e., all species of endoparasites present in a host species, and part of an infracommunity, i.e., all the infrapopulations present in each host specimen. To determine the distribution pattern of the infrapopulations (all endoparasites of a particular species present in the hosts), the dispersion index (DI) was calculated, which ranges from 0 to 1, where $DI = 0$ indicates that all species are uniformly distributed and $DI = 1$ indicates that all endoparasites were found in only one host (Poulin, 1993), using the Quantitative Parasitology 3.0 software (Rózsa *et al.*, 2000). In addition, the Morisita index of aggregation was calculated by computing the abundance of species, which has an associated p value (chi-square), using the XLstat software (Addinsoft, 2004).

A pseudocommunity analysis were used throughout 10,000 randomizations of a null model to test whether the endoparasites assemblage was randomly distributed across host species. The presence-absence matrix was computed where the species of endoparasites corresponded to rows and hosts species corresponded to columns. We used the algorithm "R3" because it maintains the specialization of each endoparasite species but considers the possibility of using new available resources (Winemiller e Pianka, 1990).

A linear regression analysis was performed between variance of intensity mean ($\log^{10}$) of and the average abundance of endoparasites to identify a possible degree of aggregation restriction, although this parameter is influenced by aggregated populations,

reflecting possible competition for space (host/site of infection) and/or the "limit abundance" that a host specimen can support (Shaw e Dobson, 1995).

The normality of abundance and richness were assessed using the Shapiro-Wilk test. The data presented a non-normal distribution ($W = 0.410$; $p < 0.0001$; $W = 0.803$; $p < 0.0001$, respectively). Therefore, the Spearman and Pearson correlation test was used to evaluate a possible correlation between pairs of endoparasite species. The Bray-Curtis similarity index was used to evaluate the relationship between the richness and abundance of an endoparasite infracommunity within each group of hosts analyzed, with the following species of lizard hosts being used: *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1825; *Phyllopezus pollicaris* Spix, 1825 (Phyllodactylidae); *Ameivula ocellifera* Spix, 1825 (Teiidae); *Vanzosaura multiscutata* Amaral, 1993 (Gymnophthalmidae); and *Tropidurus hispidus* Spix, 1825 and *T. semitaeniatus* Spix, 1825 (Tropiduridae). These species had at least 10 specimens collected in each study area. The similarity matrix was constructed using the Bray-Curtis method. Analyses were performed using the R program (Core Team, 2019).

Finally, dominance (d) of endoparasite species was calculated according to the Berger-Parker index (Magurran, 2013). Later, the Kruskal-Wallis test was performed to evaluate significant differences in dominance in the component community among host species and within each host species. Only endoparasite species with a prevalence greater than 5% were used.

RESULTS

A total of 2,141 lizards were dissected, from 16 species: *Acratosaura mentalis* ($n = 62$; SVL: 48.1 ± 9.5); *Ameiva ameiva* ($n = 12$; SVL: 77.6 ± 38.5); *Ameivula ocellifera* ($n = 541$; SVL: 65.7 ± 10.1); *Coleodactylus meridionalis* ($n = 1$; SVL: 17.1); *Gymnodactylus geckoides* ($n = 477$; SVL: 38.7 ± 2.4); *Hemidactylus brasiliensis* ($n = 1$; SVL: 39.1); *Hemidactylus mabouia* ($n = 1$; SVL: 59.7); *Iguana iguana* ($n = 2$; SVL: 124.3); *Lygodactylus klugei* ($n = 65$; SVL: 27.5 ± 2.1); *Brasiliscincus heathi* ($n = 25$; SVL: 63 ± 5.7); *Phyllopezus pollicaris* ($n = 173$; SVL: 60.6 ± 9.3); *Polychrus acutirostris* ($n = 1$; SVL: 126.8); *Tropidurus hispidus* ($n = 354$; SVL: 71.1 ± 16.2); *T. semitaeniatus* ($n = 307$; SVL: 67.6 ± 10.2); *Salvator merianae* ($n = 7$; SVL: 90 ± 5.1); and *Vanzosaura multiscutata* ($n = 112$; SVL: 32.4 ± 2.1). A total of 25,687 endoparasites were collected and identified, including nematodes, pentastomids,

acanthocephalans, trematodes and cestodes, totaling 13 taxa (see Table 1) of 1,233 hosts.

Of the total number of hosts analyzed, 57.58% were parasitized by at least one parasite species, with a mean of 20.8 ± 15.5 parasites per infected host. A total of 39 new host records were observed (Table 1). In the overall host population, 23.76% were infected by two species of endoparasites; 6.40% were infected by three species; 1.54% were infected by four species; 0.24% were infected by five species; and only two specimens of *T. hispidus* (0.16%) were each infected by six endoparasites species.

Prevalence

Nematodes exhibited the highest prevalence among the endoparasites analyzed; of the seven species with a prevalence greater than 5%, five were nematodes, followed by Pentastomida and Cestoda, with one species each (Table 1).

Dispersion and aggregation index

All endoparasite species exhibited a typical aggregate distribution pattern (Table 2); although subtle variations can be perceived between monoxenic and heteroxenic species, the latter has slightly higher values of discrepancy.

Table 1: Endoparasites associated with the lizards collected in the Caatinga environment, a semiarid region of the Alto Sertão of Sergipe, Northeast Brazil. Prevalence (%); mean intensity of infection (I_F); infection site (I_S); abundance (Abu); number of hosts (H); life cycle (L_C; monoxenic "M"; heteroxenic "H"). Lung (L); stomach (S); small intestine (SI); large intestine (LI); gallbladder (GB); cavity (CAV); esophagus (ESO); ovary (OVA).

Parasite	Host	%	I_F	I_S	Abu	H	L_C
NEMATODA							
Pharyngodonidae							
<i>Parapharyngodon alvarengai</i>	<i>Acratosaura mentalis</i> *	3.5	2	LI	2	1	M
	<i>Ameiva ameiva</i>	20	3	LI	6	2	
	<i>Ameivula ocellifera</i>	3.5	3.7 ± 0.9	SI, LI	71	19	
	<i>Gymnodactylus geckoides</i>	28.5	1.9 ± 1	LI	261	136	
	<i>Lygodactylus klugei</i> *	2.1	2	LI	2	1	
	<i>Brasiliscincus heathi</i>	48	2.8 ± 1.8	LI	34	12	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i>	6.3	4.1 ± 1.5	LI	46	11	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	52.8	5.4 ± 5.4	SI, LI	1,017	187	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	46.9	7.4 ± 7.3	SI, LI	1,072	144	
	<i>Vanzosaura multiscutata</i> *	6.2	1	LI	1	1	
	Total	42.2	4.9		2,512	514	
<i>Pharyngodon cesarpintoi</i>	<i>Ameiva ameiva</i>	3.5	102	LI	102	1	M
	<i>Ameivula ocellifera</i>	63.2	44 ± 67.5	S, SI, LI	15,061	342	
	<i>Lygodactylus klugei</i> *	5.8	3	S	3	1	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i> *	4	14.7 ± 4	LI	103	7	
	<i>Tropidurus hispidus</i> *	1.4	19 ± 3.1	S, LI	95	5	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	4.5	6.4 ± 2.2	S, LI	90	14	
	<i>Salvator merianae</i> *	14.2	15	LI	15	1	
	<i>Vanzosaura multiscutata</i> *	1.7	3	LI	3	1	
	Total	30	42.5		15,472	372	
<i>Spauligodon oxkutzcabensis</i>	<i>Acratosaura mentalis</i> *	32.2	3.4 ± 2.3	LI	68	20	M
	<i>Ameivula ocellifera</i> *	2	4.4 ± 1.4	LI	49	11	

	<i>Gymnodactylus geckoides</i>	2.7	6.3 ± 2.8	LI	82	13	
	<i>Lygodactylus klugei</i>	2.1	1	LI	1	1	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i>	75.1	28 ± 32.3	SI, LI	3,651	130	
	<i>Tropidurus hispidus</i> *	1.9	5.7 ± 1.1	LI	40	7	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	0.8	1	LI	1	1	
	<i>Vanzosaura multiscultata</i> *	2.6	1	LI	1	1	
	Total	14.5	22.2		3,893	184	
Heterakidae							
<i>Strongyluris oscari</i>	<i>Ameivula ocellifera</i>	2.5	1.6 ± 0.6	L, LI	23	14	M
	<i>Gymnodactylus geckoides</i> *	0.5	10	LI	10	1	
	<i>Ligodactylus klugei</i> *	5.8	2	S	2	1	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	12.1	10.8 ± 5.8	L, SI, LI	467	43	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	57.6	12.7 ± 10.8	L, ESO, S, SI, LI	1,487	117	
	Total	13.4	12.2		1,989	176	
Physalopteridae							
<i>Physaloptera lutzi</i>	<i>Ameivula ocellifera</i>	1.4	6.5 ± 1	S, CAV	52	8	H
	<i>Ameiva ameiva</i>	8.3	2	S	2	1	
	<i>Gymnodactylus geckoides</i>	2.3	1.2 ± 0.2	S	14	11	
	<i>Lygodactylus klugei</i>	9.2	5 ± 2.1	S	30	6	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	46	6.5 ± 5.7	S, SI, LI, CAV	1,063	163	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	3.9	1.5 ± 0.3	S	18	12	
	<i>Vanzosaura multiscutata</i>	0.9	3	S	3	1	
	Total	9.5	5.8		1,182	202	
<i>Physaloptera retusa</i>	<i>Ameivula ocellifera</i> *	0.5	5.6 ± 0.4	S, LI	17	3	H
	<i>Tropidurus hispidus</i>	6.2	5.2 ± 3.3	S, SI, LI, CAV	116	22	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	1.6	5	CAV	5	5	
	<i>Salvator merianae</i>	14	1	S	1	1	

	Total	2.5	3.6		139	31	
Onchocercidae							
<i>Piratuba</i> sp.	<i>Acratosaura mentalis</i> *	1.6	1	CAV	1	1	H
	<i>Ameivula ocellifera</i> *	1.8	4.7 ± 1	CAV,OVA	47	10	
	<i>Gymnodactylus geckoides</i>	0.8	2.7 ± 0.3	CAV	11	4	
	<i>Lygodactylus klugei</i> *	1.5	1	CAV	1	1	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	2.5	8.4 ± 2.1	CAV	76	9	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	0.6	2	CAV	2	2	
	Total	1.3	5.4		138	27	
Cosmocercidae							
	<i>Gymnodactylus geckoides</i> *	0.4	2	S, L	4	2	M
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	0.9	1.3	S, CAV	4	3	
	<i>Vanzosaura multiscutata</i> *	0.8	1	CAV	1	1	
	Total	0.3	2.4		9	6	
Rhabdochoniidae							
<i>Trichospirura</i> sp.	<i>Phyllopezus pollicaris</i>	1.6	2	GB	6	3	H
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i> *	0.3	1	GB	1	1	
	Total	0.3	2.4		7	4	
PENTASTOMIDA							
Raillietiellidae							
<i>Raillietiella mottae</i>	<i>Acratosaura mentalis</i> *	12.9	2.3 ± 1.2	L	19	8	H
	<i>Ameivula ocellifera</i> *	2.9	4.3 ± 0.9	L	70	16	
	<i>Gymnodactylus geckoides</i>	2.9	1.7 ± 0.4	L	25	14	
	<i>Hemidactylus mabouia</i>	100	1	L	1	1	
	<i>Lygodactylus klugei</i> *	1.5	1	L	1	1	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i>	11.5	1.8 ± 0.7	L	37	20	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	10.7	6.1 ± 4.2	L	234	38	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	1.9	2.6 ± 0.4	L	16	6	
	<i>Vanzosaura multiscutata</i> *	3.5	1.5 ± 0.3	L	6	4	
	Total	8.4	3.9		409	108	

ACANTOCEPHALA
Oligacanthorhynchidae

<i>Oligacanthorhynchus</i> sp.	<i>Ameivula ocellifera</i> *	1.1	8 ± 1.3	F, SI, CAV	48	6	H
	<i>Gymnodactylus geckoides</i> *	0.2	1	F	1	1	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i> *	2.3	2.7 ± 0.4	F, SI, LI	11	4	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	0.3	1	LI	2	1	
	Total	0.6	5.2		62	12	
Cystacanto	<i>Ameivula ocellifera</i> *	0.7	1.2 ± 0.2	S, CAV	5	4	H
	<i>Gymnodactylus geckoides</i> *	0.4	3	S, CAV	6	2	
	<i>Phyllopezus pollicaris</i>	0.5	2	S	2	1	
	<i>Tropidurus hispidus</i> *	0.2	6	S	6	1	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	0.6	5	S	10	2	
	Total	0.5	3.9		29	10	

CESTODA
Linstowiidae

<i>Oochoristica</i> sp.	<i>Acratosaura mentalis</i> *	3.2	1.5	S, SI	3	2	H
	<i>Ameiva ameiva</i>	16.6	1.5	SI	3	2	
	<i>Ameivula ocellifera</i>	6.2	3.3 ± 1.3	S, SI	114	34	
	<i>Brasiliscincus heathi</i>	28	1.5 ± 0.9	SI	11	7	
	<i>Tropidurus hispidus</i>	2.8	2.7 ± 0.6	SI, CAV	27	10	
	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	7.8	4.1 ± 2.7	S, SI, CAV	99	24	
	Total	6.4	3.3		257	79	

TREMATODA
Dicrocoeliidae

<i>Euparadistomum paraense</i>	<i>Tropidurus hispidus</i> *	1.69	4.16 ± 0.5	GB	25	6	H
	Total	0.3	4.1		25	6	

New records of hosts (*)

Table 2: Morisita aggregation index. The values Imor represent the index value; Mclu are the upper values and Muni are the lower values. Imst is the standardized index value, and p is the chi-square test value for each distribution. When Imor is $> Mclu$, the distribution is considered aggregate. Values of Imst > 0.5 indicate aggregated distribution. D corresponds to Poulin's discrepancy index.

Taxa	Imor	Mclu	Muni	Imst	p	D
<i>Physaloptera lutzi</i>	2.11	1.10	0.89	0.50	$P<0.001$	0.95
<i>Physaloptera retusa</i>	21.39	1.64	0.37	0.55	$P<0.001$	0.98
<i>Raillietiella mottae</i>	9.21	1.32	0.68	0.52	$P<0.001$	0.96
<i>Strongyluris oscar</i>	2.66	1.06	0.93	0.50	$P<0.001$	0.94
<i>Pharyngodon cesarpintoi</i>	2.39	1.00	0.99	0.50	$P<0.001$	0.89
<i>Spauligodon oxkutzcabensis</i>	3.45	1.03	0.96	0.50	$P<0.001$	0.94
<i>Parapharyngodon alvarengai</i>	1.05	1.05	0.95	0.50	$P<0.001$	0.80
<i>Oochorystica</i> sp.	10.86	1.52	0.49	0.52	$P<0.001$	0.97

Pseudocommunity analysis

The occurrence of endoparasites in the host community does not differ significantly from that expected at random, the observed index (0.617) was not smaller than the simulated index (0.497), indicate lack of assemblage structure ($p > 0.9$).

Average variance and abundance

The variance was strongly explained by the mean (F_{942} ; $R^2 = 0.98$; $p < 0.001$) (Figure 1). In other words, there is a regulatory effect on the average number of parasites per host, and this restriction generates the aggregation limit observed.

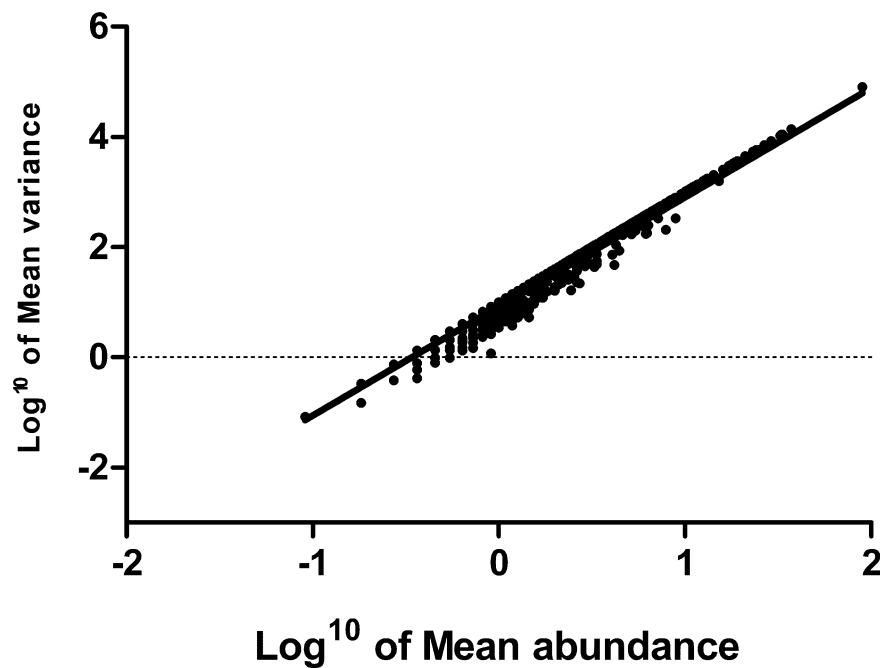


Figure 1: Relationship between variance and mean abundance ($\log_{10}$; F_{942} ; $R^2 = 0.98$; $p < 0.001$) of endoparasites associated with lizards, collected in a semiarid Caatinga environment, Northeast Brazil.

Correlation and similarity

The species of endoparasites with the highest values of correlation were the congeners *P. lutzi* and *P. retusa* (Table 3); similarly, monoxenic species were positively correlated, but the only species that was statistically associated with the others was *P. alvarengai*. The similarity analysis revealed that phylogenetically similar hosts and those with similar foraging habits presented similar endoparasite fauna (Table 4). Sympatric lizards *T. hispidus* and *T. semitaeniatus* present the most similar endoparasite fauna.

Dominance among endoparasites

Endoparasite species exhibited different levels of dominance within each host species (Table 5). Similarly, dominance exhibited significant variations among host species ($H = 19.67$; GL: 11; $p < 0.001$). For the teiid species *A. ocellifera*, the dominant species was the monoxenic nematode *P. cesarpintoi*. For the lizards *G. geckoides*, *M. heathi* and *T. semitaeniatus*, the dominant species was the monoxenic nematode *P. alvarengai*. *Phlopezpezus pollicaris* exhibited high dominance, being the monoxenic species *S. oxkutzcabensis* the most important. For the *T. hispidus* host, the heteroxenic species *P. lutzi* and the monoxenic species *P. alvarengai* present the highest dominance values.

Table 3: Spearman correlation between pairs of endoparasite species (prevalence >5%) and Pearson correlation (p-values) associated with lizards from an environment in Caatinga, northeastern Brazil.

	<i>P. lutzi</i>	<i>P. retusa</i>	<i>R. mottae</i>	<i>S. oscari</i>	<i>P. cesarpintoi</i>	<i>S. oxkutzcabensis</i>	<i>P. alvarengai</i>	<i>Oochorystica</i> sp.	p-value
<i>Physaloptera lutzi</i>	1								
<i>Physaloptera retusa</i>	0.150	1							0.502
<i>Raillietiella mottae</i>	0.098	0.074	1						0.568
<i>Strongyluris oscari</i>	0.059	0.032	0.064	1					0.763
<i>Pharyngodon cesarpintoi</i>	-0.126	-0.042	-0.014	-0.119	1				0.092
<i>Spauligodon oxkutzcabensis</i>	-0.076	-0.027	0.099	-0.075	-0.132	1			0.112
<i>Parapharyngodon alvarengai</i>	0.324	0.157	0.087	0.211	-0.230	-0.118	1		0.0001
<i>Oochoriystica</i> sp.	0.003	0.016	0.025	0.066	0.076	-0.024	0.015	1	0.610

Table 4: Similarity between the lizard species grouped according to the composition of the endoparasites fauna, using the Bray-Curtis index.

	<i>A. ocellifera</i>	<i>G. geckoides</i>	<i>P. pollicaris</i>	<i>T. hispidus</i>	<i>T. semitaeniatus</i>
<i>Ameivula ocellifera</i>	1				
<i>Gymnodactylus geckoides</i>	0.022	1			
<i>Phyllopezus pollicaris</i>	0.025	0.073	1		
<i>Tropidurus hispidus</i>	0.044	0.207	0.064	1	
<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	0.036	0.191	0.047	0.567	1

Table 5: Berger-Parker dominance index and Kruskal-Wallis test ($H = 19.67$; $GL: 11$) corresponding to variation in dominance within each host species. Lizards: *Ameivula ocellifera* (*Am. oc*); *Acratosaura mentalis* (*Ac. me*); *Ameiva ameiva* (*Aa. am*); *Gymnodactylus geckoides* (*G. ge*); *Lygodactylus klugei* (*L. kl*); *Mabuya heathi* (*M. he*); *Phylllopezus pollicaris* (*P. po*); *Tropidurus hispidus* (*T. hi*); *T. semitaeniatus* (*T. se*); *Salvator merianae* (*T. me*); *Vanzosaura multiscutata* (*V. mu*). Endoparasites: *Physaloptera lutzi* (*P. lu*); *P. retusa* (*P. re*); *Raillietiella mottae* (*R. mo*); *Strongyluris oscari* (*St. os*); *Pharyngodon cesarpintoi* (*Ph. ce*); *Spauligodon oxkutzcabensis* (*Sp. ox*); *Piratuba* sp. (*Pir. sp*); *Parapharyngodon alvarengai* (*Pa. al*); *Oochorystica* sp. (*Ooc. sp*); *Euparadistomum paraense* (*E. pa*); *Oligachanthorhynchus* sp. (*Oli. sp*); *Tricospirura* sp. (*Tri. sp*).

Host	<i>P. lu</i>	<i>P. re</i>	<i>R. mo</i>	<i>St. os</i>	<i>Ph. ce</i>	<i>Sp. ox</i>	<i>Pir. sp</i>	<i>Pa. al</i>	<i>Ooc. sp.</i>	<i>E. pa</i>	<i>Oli. sp</i>	<i>Tri. sp</i>	p
(<i>Am. oc</i>)	0.3	0.1	0.4	0.1	96.7	0.3	0.3	0.4	0.7	0	0.3	0	0.012
(<i>Ac. me</i>)	0	0	20.4	0	0	73.1	1	2.1	3.2	0	0	0	0.340
(<i>Aa. am</i>)	1.7	0	0	0	90.2	0	0	5.3	2.6	0	0	0	0.601
(<i>G. ge</i>)	3.4	0	6.1	2.4	0	20.2	2.7	64.6	0	0	0.2	0	0.005
(<i>L. kl</i>)	75	0	2.5	5	7.5	2.5	2.5	5	0	0	0	0	0.780
(<i>M. he</i>)	0	0	0	0	0	0	0	75.5	24.4	0	0	0	0.001
(<i>P. po</i>)	0	0	0.9	0	2.6	94.7	0	1.1	0	0	0.2	0.1	0.007
(<i>T. hi</i>)	30.2	4.6	6.6	13.3	2.7	9.7	2.1	29	0.7	0.5	0	0.1	0.004
(<i>T. se</i>)	0.6	0.2	0.5	53.4	3.2	0.03	0.07	38.1	3.5	0	0.07	0.03	0.008
(<i>T. me</i>)	0	6.2	0	0	93.7	0	0	0	0	0	0	0	0.530
(<i>V. mu</i>)	20	0	40	0	20	6.6	0	13.3	0	0	0	0	0.360

DISCUSSION

We found 13 endoparasites species associated with lizards; Nematoda were the most abundant, especially species with monoxenic life cycles. Aho (1990), analyzing the parasite distribution model for lizards in temperate areas, concluded that such areas are characterized by a few species with a low level of interaction; however, Bursey *et al.*, (2005), analyzing lizard endoparasites in Peru (Neotropical region), found greater abundance and species richness, which may be related to a greater variety of habitats and hosts, emphasizing the importance of studies in tropical areas. In these terms, the Caatinga is composed of an interesting heterogeneity of environments, with variations in microclimate, types of soils and vegetation, as well as areas of endemism and ecotones (Bucher, 1982; Bernardes, 1999; Rodrigues, 2003). Thus, areas of the Caatinga may offer vast and still unexplored endoparasite fauna.

Aggregation and scattering

One of the well-recognized characteristics of parasite populations is the aggregated distribution form in their hosts (Crofton, 1971), including vertebrate (Shaw e Dobson, 1995) and invertebrate hosts (Rolff, 2000). All component communities found in this study exhibited an aggregated distribution pattern and high discrepancy value. Lizard endoparasite populations are distributed in aggregate form among several lizard families. Even in hosts with different microhabitat, diet and foraging mode uses (Anjos, *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2018; Barreto-Lima *et al.*, 2012; Macedo *et al.*, 2017; Cabral *et al.*, 2018), these ecological traits may have little influence on the distribution of infrapopulations. Individual susceptibility, food specificity and variations in exposure to infective forms are responsible for the distribution of parasites among hosts. Heteroxenic endoparasites have higher discrepancy values than monoxenic species; infective forms can occur in environment “pockets” and accumulate in individuals used as intermediate hosts, which may contribute to the aggregation of the populations of these endoparasites (Anderson e May, 1979; Anderson e Gordon, 1982).

Anjos *et al.*, (2012) found a depauperate fauna dominated by generalist endoparasites in *T. hispidus* and intermediate values of discrepancy ($D = 0.51$) in Caatinga areas in Ceará state. Ribeiro *et al.*, (2012) found a high discrepancy value for the nematode genus *Rhabdias* sp. ($D = 0.83$), in a population of the *Anolis brasiliensis*

lizard species, in the same area. Cabral *et al.* (2018) found high values of discrepancy for the nematodes *P. alvarengai* (0.68), *Physalopteroides venancioi* (0.97), *Physaloptera* sp. (0.98) and *S. oscari* (0.98) associated with the *Mabuya arajara* lizard species in the humid forest Araripe Plateau (as “brejo de altitude”), CE.

For the Atlantic Forest, the nematode species *S. oscari* and *Oswaldocruzia burseyi* exhibited intermediate discrepancies ($D = 0.57$; $D = 0.62$, respectively) associated with the population of the lizard *Enyalius perditus* in the state of Minas Gerais (Barreto-Lima *et al.*, 2012). For teiid lizards in the Amazon region, Macedo *et al.*, (2017) found an intermediate ($D = 0.52$) to high ($D = 0.92$) discrepancy for endoparasite nematodes. In addition to aggregation, we found a strong influence of the average abundance of endoparasites per host, determining the variance of the sample (Fig. 2). Due to the nature of the parasite/host relationship, an interpretation of these values can clarify aspects of the acquisition and establishment of infrapopulations (Shaw e Dobson, 1995).

Infrapopulations may undergo direct influence of the host and thus be distributed according to their genetic predisposition (Schad e Anderson, 1985; Quinnell, 2003), immune response (Galvani, 2003) and age (exposure time) of the host to infective forms (Gordon e Rau, 1982), where “older” hosts tend to have a higher abundance than juvenile hosts, which may result in a higher mortality rate in that category (Rousset *et al.*, 1996).

Small differences in the niche occupied by individuals from the same population may generate encounters different from the infective forms present in the environment (Janovy e Kutish, 1988), thus increasing the aggregate pattern in parasitic species. Lizard populations may exhibit individual variations in niche use, especially in a community with few species (Costa *et al.*, 2008); unfortunately, there is scant research on the distribution of subpopulations in lizard hosts, making it difficult to compare and understand patterns.

The uniform or random distribution in parasite populations has few exceptions. Donnelly e Reynolds (1994) examined 6,270 specimens of marine fish (*Crenilabrus melops*) and recorded 1,924 hosts for the copepod species *Leposphilus labrei*; only two host specimens had two parasites, and the remainder were infested by one parasite per host.

Pseudocommunity analysis

Approaches using null models have a long trajectory in ecological studies. Data such as distribution, abundance, cooccurrence, niche overlap and prevalence are commonly used in this analysis (Harvey *et al.*, 1983; Jackson *et al.*, 1992; Janovy *et al.*, 1995; Mouillot *et al.*, 2003; Ulrich e Gotelli 2010; 2013) to test the nonrandomness of the data found (Gotelli e Rhode, 2002). For parasite species, assemblages could be structured according to nesting (González e Oliva, 2009), temporal variation (Krasnov *et al.*, 2006) and aggregation (Leung, 1998); however, there are also reports of assemblages with no apparent structure for various groups of hosts, such as fish, amphibians, birds and mammals (Gotelli e Rhode, 2002; González e Oliva, 2009; Delfino *et al.*, 2011; Lacerda *et al.*, 2013; Ulrich e Gotelli 2010; 2013).

In our model, host infection occurs randomly, with the occurrence of endoparasite randomly distributed across hosts. When intraspecific interaction between endoparasites is not an important factor in shaping the component community, it does not differ from a community predicted by a null model (Poulin, 1996). Communities composed of few or generalist species are typically not structured (Gotelli e Rhode, 2002; González e Oliva, 2009). For lizards, especially in Caatinga environments, few endoparasite species are specific to lizard hosts, such as the nematodes *Ozolaimus cirratus* and *O. megatyphlon*, whereas *Alaeuris caudatus* and *A. vogelsangi* are specific for *Iguana* and *Gynaecometra bahiensis* for *Polycrhus acutirostris*, which are probably related with the arboreal habits. And or with herbivorous and omnivorous diets, respectively (Ávila e Silva, 2010; Araujo Filho *et al.*, 2014; Teles *et al.*, 2017).

The resources sought by parasites may occur in hosts of distinct taxa, which may form random communities, although this does not necessarily indicate low richness, competitive exclusion or lack of interaction among species (Brooks *et al.*, 2006). For the Caatinga domain, historical and ecological factors, and seasonality and geographic variations are more important to determine the establishment of endoparasite communities (Brito *et al.*, 2014a, b; Araujo Filho *et al.*, 2017; Lima *et al.*, 2017; Teixeira *et al.*, 2017; Teles *et al.*, 2017).

Variance and average abundance

According to Jaenike (1996), to understand the effects of variance on average abundance, the following premise must be considered: (i) the parasite has the ability to regulate the host's fitness and (ii) this phenomenon depends on the frequency of the parasite in the host population. Thus, the more aggregate the parasites are, the greater the fitness of the host population. If the aggregation is low, the fitness of the host population also decreases (Shostak e Dick, 1987; Jaenike, 1996); similarly, aggregation favors the fitness of the parasite population.

If, in contrast, aggregation can facilitate the meeting of potential partners for reproduction, heavily infected hosts may have a high mortality rate (Adjei *et al.*, 1986), compromising the maintenance of infrapopulations (provided the life cycle of the species does not depend on the death of its host). The restriction of variance for the average abundance of parasitic species provides a balance between aggregation and infrapopulation viability, which can be evolutionarily established (Wilson *et al.*, 2002). This mechanism may be especially present for parasitic species and may be one of the primary ecological forces shaping the distribution of infrapopulations (Shaw e Dobson, 1995; Lagrue *et al.*, 2015). This association has been found in several studies involving aggregated populations of parasites (Anderson e Gordon, 1982; Shaw e Dobson, 1995; Wilson *et al.*, 2002; Poulin, 2013). There are several mechanisms by which this relationship may be established, and aggregation implies important causes for both parasites and their host (Pacala e Dobson, 1988; Jaenike, 1996).

It is accepted that the variance being dominated by the mean indicates a restriction in the aggregation level of the populations. The relationship between a high aggregation of endoparasites, which can cause high mortality rates in their hosts (Rousset *et al.*, 1996), and a low aggregation, which may cause difficulties in finding partners for reproduction, produces populations of parasites with "optimal aggregation values" (Poulin, 2007). We found that 98% of the variance was explained by mean abundance, a value that is unexpectedly high. Shaw e Dobson (1995) reviewed the relationship between mean variance/abundance in 269 populations of hosts (amphibians, birds and mammals) and found that 87% of the variance is related to average abundance. However, there is scant research on reptiles, especially in semiarid areas, to make a more accurate comparison.

Correlation and similarity of endoparasites

The endoparasite species *P. lutzi* and *P. retusa* exhibited a positive correlation between their abundance, and similar species can develop similar characteristics of the life cycle and use of intermediate and definitive hosts (Anderson, 2000). *Parapharyngodon alvarengai* was positively correlated with the species *P. lutzi*, *P. retusa* and *S. oscari*. The species *P. cesarpintoi* and *S. oxkutzcabensis* exhibited a negative (or low) correlation with all other species. These species may be considered generalist when infecting lizards, but their abundance and prevalences are higher in teiid and gecko hosts, respectively (Ávila e Silva, 2010; Brito *et al.*, 2014a; Lima *et al.*, 2017). Taxonomic proximity and the type of life cycle may contribute to the associations found; however, aspects such as competition, density-dependence and use of resources by endoparasites may be important but are difficult to measure in natural populations. Nevertheless, *P. alvarengai* was the only species that presented a statistically significant association with the other species. This relationship can be increased by the generalist habit and monoxenic cycle of *P. alvarengai*. This species is present in approximately all studies that include lizards in South America (Ávila e Silva, 2010; Galdino *et al.*, 2014; Brito *et al.*, 2014a).

The most similar hosts in the composition of endoparasite species were *T. hispidus* and *T. semitaeniatus*. In addition to their taxonomic proximity, these species share similar microhabitats and diets (Rodrigues, 2003; Gomes *et al.*, 2015). In addition, *G. geckoides* was more similar to the tropidurids; this species has general foraging habits and diet, which may contribute to the similarity between the endoparasites (Rodrigues, 2003). These species are commonly associated with rocky areas, with a general diet (Rodrigues, 2003; Gomes *et al.*, 2015). The use of similar habitats and diet may contribute to the composition of endoparasite species in amphibians and reptiles (Hamann *et al.*, 2006; Brito *et al.*, 2014b).

Dominance

There was a significant variation in the dominance of endoparasites among host species, as well as within each host species. For the component community present in *A. ocellifera*, dominance was determined by the pharyngodonid *P. cesarpintoi*. This genus

of endoparasites is widely dispersed in South America, occurring in several families of lizards, notably infecting Teiidae (Ávila e Silva, 2010). In the species of lizards *G. geckoides* and *M. heathi*, the nematode *P. alvarengai* was the dominant species, as well as the other pharyngodonids. *P. alvarengai* has a monoxenic cycle and is commonly found in generalist lizards (Ávila *et al.*, 2012, Brito *et al.*, 2014a).

The host species *P. pollicaris* exhibited dominance for the nematode *S. oxkutzcabensis*, which is commonly associated with lizards (Gekkota) in several environments of South America (Ávila e Silva, 2010), including semiarid regions (Brito *et al.*, 2014a,b; Lima *et al.*, 2017). The generalist lizard *T. hispidus* had the highest number of associated endoparasites in this study. This species is widely dispersed in Caatinga areas and may exhibit variations in habitat use and diet (Rodrigues, 2003). The heteroxenic nematode *P. lutzi* was the dominant species in the infracommunity of this host, and *Physaloptera* sp. are commonly related to carnivorous lizards (Bursey *et al.*, 2005; Ávila e Silva, 2010; Brito *et al.*, 2014a; Lima *et al.*, 2017). The component community of the tropidurid *T. semitaeniatus* is primarily composed of the nematode *S. oscari*, which infects a wide range of hosts from different families in South America (Ávila e Silva, 2010).

To the best of our knowledge, this is the first study to evaluate the influence of average abundance on the variance of endoparasites in semiarid areas, and our results indicate that the variance of endoparasite infrapopulations are highly restricted by the average abundance per host, as the structure of the component community regarding the use of host species is random.

Environments subjected to large seasonal variations have high parasite aggregation values because species can synchronize the release of infective forms according to season, which may contribute to the increase of infections/aggregation (Sherrard-Smith *et al.*, 2015). In contrast, parasite populations that are highly interactive (e.g., occupy the same site of infection) tend to be more strongly regulated by average abundance (Bottomley *et al.*, 2005). These assumptions may be especially true for lizard hosts in semiarid regions.

Acknowledgements

We are grateful to Érica G. Silva; Cicero L. M. Pinto and Lucas R. Chaves for the help with the laboratory. Finally, we thank the Universidade Federal da Paraíba (UFPB), for revision professional of English version of the manuscript.

Financial support

We are grateful to the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) for the research grants (CNPQ-Nº. 302429/2015-8) awarded to W.O.Almeida and D.O.Mesquita. (Nº306541/2017-3); and the scholarship awarded to D.A. Teles; and to J.A. Araujo Filho. We thank CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) for research fellowships to A.A.M. Teixeira.

Conflict of interest

None.

Ethical standards

All authors gave their consent to participation in the study. The study was approved by the Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) with permission to collect the animals.

REFERENCES

- Ab'Saber, A.N.** (1974) O domínio morfoclimático semi-árido das Caatingas Brasileiras. *Geomorfologia* **43**, 1-39.
- Addinsoft.** (2004) XLstat for Excel, ver. 7.5, Addinsoft, U.K.
- Adjei, E.L., Barnes, A., e Lester, R.J.G.** (1986) A method for estimating possible parasite-related host mortality, illustrated using data from *Callitetrarhynchus gracilis* (Cestoda: Trypanorhyncha) in lizardfish (*Saurida* spp.). *Parasitology* **92**, 227-243.
- Aho, J.M.** (1990) Helminth communities of amphibians and reptiles: comparative approaches to understanding patterns and processes. pp 157–196 In: Esch GW, Bush AO, Aho JM (eds) *Parasite communities: patterns and processes*. Chapman e Hall, London.
- Almeida, W., Freire, E. e Lopes, S.** (2008) A new species of Pentastomida infecting *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from caatinga in Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **68**, 199-203.
- Anderson, R.C.** (2000) *Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission*. 649 pp. CABI, Oxon.
- Anderson, R.M. e Gordon, D.M.** (1982) Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology* **85**, 373-398.
- Anderson, R.M. e May, R.M.** (1979) Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature* **280**, 361-367.
- Anjos, L.A., Almeida, W.O., Vasconcellos, A., Freire, E.M. e Rocha, C.F.** (2007) The alien and native pentastomids fauna of an exotic lizard population from Brazilian Northeast. *Parasitology research* **101**, 627-628.
- Anjos, L.A., Avila, R.W., Ribeiro, S.C., Almeida, W.O. e Silva, R.J.** (2012) Gastrointestinal nematodes of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from a semi-arid region of north-eastern Brazil. *Journal Helminthology* **87**, 443-449.
- Andrade-Lima, D.** (1981) The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botanica* **4**, 149-153.
- Araujo Filho, J.A., Brito, S.V., Lima, V.F., Pereira, A.M.A., Mesquita, D.O., Albuquerque, R.L. e Almeida, W.O.** (2017) Influence of temporal variation

and host condition on helminth abundance in the lizard *Tropidurus hispidus* from north-eastern Brazil. *Journal of Helminthology* **91**, 312-319.

- Araujo Filho, J.A., Ribeiro, S.C., Brito, S.V., Teles, D.A., Sousa, J.G., Avila, R.W., e Almeida, W.O.** (2014) Parasitic nematodes of *Polychrus acutirostris* (Polychrotidae) in the Caatinga biome, Northeastern Brazil. *Brazilian journal of biology* **74**, 939-942.
- Ávila, R.W., Anjos, L.A., Ribeiro, S.C., Morais, D.H., Silva, R.J. e Almeida, W.O.** (2012) Nematodes of lizards (Reptilia: Squamata) from Caatinga biome, northeastern Brazil. *Comparative Parasitology* **79**, 56-63.
- Ávila, R.W. e Silva, R.J.** (2010) Checklist of helminths from lizards and amphisbaenians (Reptilia, Squamata) of South America. *Journal of Venomous Animals and Toxins including Tropical Diseases* **16**, 543-572.
- Bain, O. e Junker, K.** (2013) *Trichospirura aethiopica* n. sp. (Nematoda: Rhabdochoniidae) from *Malacomys longipes* (Rodentia: Muridae) in Gabon, first record of the genus in the Ethiopian Realm. *Parasite* **20**, 4.
- Barreto-Lima, A.F., Toledo, G.M. e Anjos, L.A.** (2012) The nematode community in the Atlantic rainforest lizard *Enyalius perditus* Jackson, 1978 from south-eastern Brazil. *Journal of Helminthology* **86**, 395-400.
- Bernardes, N.** (1999) As caatingas. *Estudos avançados* **13**, 69-78.
- Betterton, C.** (1980) On the morphological variation of *Euparadistomum* species (Digenea: Dicrocoeliidae) from small mammals in Malaysia. *Journal Helminthology* **54**, 241-245.
- Bottomley, C., Isham, V. e Basanez, M.G.** (2005) Population biology of multispecies helminth infection: interspecific interactions and parasite distribution. *Parasitology* **131**, 417-433.
- BrITO, S.V., Corso, G., Almeida, A.M., Ferreira, F.S., Almeida, W.O., Anjos, L.A., Mesquita, D.O. e Vasconcellos, A.** (2014a) Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. *Parasitology research* **113**, 3963-3972.
- BrITO, S.V., Ferreira, F.S., Ribeiro, S.C., Anjos, L.A., Almeida, W.O., Mesquita, D.O. e Vasconcellos, V.** (2014b) Spatial-temporal variation of parasites in *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) and *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Tropiduridae) from Caatinga areas in northeastern Brazil. *Parasitology research* **113**, 1163-1169.

- Brooks, D.R., León-Règagnon, V. McLennan, D.A. e Zelmer, D.** (2006) Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. *Ecology* **87**, 76-85.
- Bucher, E.H.** (1982) Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets. *Ecology of tropical savannas* **1**, 48-79.
- Budischak, S.A., Jolles, A.E. e Ezenwa, V.O.** (2012) Direct and indirect costs of co-infection in the wild: Linking gastrointestinal parasite communities, host hematology, and immune function. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* **1**, 2-12.
- Bursey, C.R., Goldberg, S.R. e Parmelee, J.R.** (2005) Gastrointestinal helminths from 13 species of lizards from Reserva Cuzco Amazónico, Peru. *Comparative Parasitology* **72**, 50-68.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. e Shostak, A.W.** (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of parasitology* **83**, 575-583.
- Cabral, A.D.N., Teles, D.A., Brito, S.V., Almeida, W.O., Anjos, L.A., Guarnieri, M.C. e Ribeiro, S.C.** (2018) Helminth parasites of *Mabuya arajara* Reboucas-Spieker, 1981 (Lacertilia: Mabuyidae) from Chapada do Araripe, Northeastern Brazil **117**, 1185-1193.
- Campião, K.M., Morais, D.H., Dias, O.T., Aguiar, A., Toledo, G.M., Tavares, L.E e Silva, R.J.** (2014) Checklist of Helminth parasites of Amphibians from South America. *Zootaxa* 3843, 1-93.
- Combes, C.**, (2001) *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press.
- Costa, G.C., Mesquita, D.O., Colli, G.R. e Vitt, L.J.** (2008) Niche expansion and the niche variation hypothesis: does the degree of individual variation increase in depauperate assemblages? *The American naturalist* **172**, 868-877.
- Crofton, H. D.** (1971) A quantitative approach to parasitism. *Parasitology* **62**, 179-193.
- Delfino, M.M.S., Ribeiro, S.C., Furtado, L.P., Anjos, L.A. e Almeida, W.O.** (2011) Pterygosomatidae and Trombiculidae mites infesting *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825)(Tropiduridae) lizards in northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **71**, 549-555.

- Donnelly, R.E. e Reynolds, J.D.** (1994) Occurrence and distribution of the parasitic copepod *Leposiphilus labrei* on corkwing wrasse (*Crenilabrus melops*) from Mulroy Bay, Ireland. *The Journal of parasitology* **80**, 331-332.
- Esch, G.W., Bush, A.O. e Aho, J.M.** (1990) *Parasite communities: patterns and processes*. 1ed. 327 pp. London: Chapman and Hall.
- Galdino, C.A.B., Ávila, R.W., Bezerra, C.H., Passos, D.C., Melo, G.C. e Zanchi, D.S.** (2014) Helminths Infection Patterns in a Lizard (*Tropidurus hispidus*) Population from a Semiarid Neotropical Area: Associations Between Female Reproductive Allocation and Parasite Loads. *Journal of Parasitology* **100**, 864-867.
- Galvani, A.P.** (2003) Immunity, antigenic heterogeneity, and aggregation of helminth parasites. *The Journal of parasitology* **89**, 232-241.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R. e Cheam, H.** (1998) Helminths of six species of *Anolis* lizards (Polychrotidae) from Hispaniola, West Indies. *The Journal of parasitology* **84**, 1291-1295.
- Goldberg, S.R., Bursey, C.R. e Kraus, F.** (2016) Gastrointestinal helminths of two species of skinks: *Emoia veracunda* and *Prasinohaema flavipes* (Squamata: Scincidae) from Papua New Guinea. *Comparative Parasitology* **83**, 269-271.
- Gomes, F.F.A., Caldas, F.L.S., Santos, R.A., Silva, B.D., Santana, D.O., Rocha, S.M., Ferreira, A.S. e Faria, R.G.** (2015) Patterns of space, time and trophic resource use by *Tropidurus hispidus* and *T. semitaeniatus* in an area of Caatinga, northeastern Brazil. *The Herpetological Journal* **25**, 27-39.
- González, M.T. e Oliva, M.E.** (2009) Is the nestedness of metazoan parasite assemblages of marine fishes from the southeastern Pacific coast a pattern associated with the geographical distributional range of the host? *Parasitology* **136**, 401-409.
- Gordon, D.M. e Rau, M.E.** (1982) Possible evidence for mortality induced by the parasite *Apatemon gracilis* in a population of brook sticklebacks (*Culaea inconstans*). *Parasitology* **84**, 41-47.
- Gupta, N., Bhaskar, M. e Gupta, D.K.** (2009) Gastro-intestinal invasion in *Hemidactylus flaviviridis* with a new species of *Parapharyngodon* (Oxyuroidea: Pharyngodonidae). *Zootaxa* **2165**, 39-51.
- Gotelli, N.J. e Rohde, K.** (2002) Co-occurrence of ectoparasites of marine fishes: a null model analysis. *Ecology Letters* **5**, 86-94.

- Hamann, M.I., Kehr, A.I. e Gonzalez, C.E.** (2006) Species affinity and infracommunity ordination of helminths of *Leptodactylus chaquensis* (Anura: Leptodactylidae) in two contrasting environments from northeastern Argentina. *The Journal of parasitology* **92**, 1171-1179.
- Harvey, P.H., Colwell, R.K., Silvertown, J.W. e May, R.M.** (1983) Null Models in Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* **14**, 189-211.
- Holmes, J.C e Price, W.P.** (1990) Parasites Communities: The roles of Phylogeny and Ecology. *Systematic Zoology* **29**, 203-213.
- Holt, R.D., Dobson, A.P., Begon, M., Bowers, R.G. e Schauber, E.M.** (2003) Parasite establishment in host communities. *Ecology Letters* **6**, 837-842.
- Huey, R.B. e Pianka, E.R.** (1981) Ecological Consequences of Foraging Mode. *Ecology* **62**, 991-999.
- Jackson, D.A., Somers, K.M. e Harvey, H.H.** (1992) Null models and fish communities: evidence of nonrandom patterns. *The American naturalist* **139**, 930-951.
- Janovy, J. e Kutish, G.W.** (1988) A model of encounters between host and parasite populations. *Journal of Theoretical Biology* **134**, 391-401.
- Jaenike, J.** (1996) Population-level consequences of parasite aggregation. *Oikos* **76**, 155-160.
- Janovy, J.Jr. e Kutish, G. W.** (1988) A model of encounters between host and parasite populations. *Journal of Theoretical Biology* **134**, 391-401.
- Janovy, J.Jr., Clopton, R.E., Clopton, D.A., Snyder, SC., Efting, A., Krebs, L.** (1995) Species density distributions as null models for ecologically significant interactions of parasites species in an assemblage, *Ecological Modelling* **77**, 189-196.
- King, C. E.** (1964) Relative Abundance of Species and MacArthur's Model. *Ecology* **45**, 716-727.
- Kelehear, C., Brown, G.P. e Shine, R.** (2012) Size and sex matter: infection dynamics of an invading parasite (the pentastome *Raillietiella frenatus*) in an invading host (the cane toad *Rhinella marina*). *Parasitology* **139**, 1596-1604.
- Kelehear, C., Spratt, D.M., Dubey, S., Brown, G.P. e Shine, R.** (2011) Using combined morphological, allometric and molecular approaches to identify species of the genus *Raillietiella* (Pentastomida). *PloS one* **6**, e24936.

- Krasnov, B.R., Stanko, M. e Morand, S.** (2006) Are ectoparasite communities structured? Species co-occurrence, temporal variation and null models. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1330-1339.
- Lacerda, A.C.F., Bellay, S., Takemoto, R.M. e Pavanelli, G.C.** (2013) Randomness of component communities of parasites of fish in a neotropical floodplain. *Pan American Journal of Aquatic Sciences* **8**, 39-50.
- Laguerre, C., Poulin, R. e Cohen, J.E.** (2015) Parasitism alters three power laws of scaling in a metazoan community: Taylor's law, density-mass allometry, and variance-mass allometry. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **112**, 1791-1796.
- Leung, B.** (1998) Aggregated parasite distributions on hosts in a homogeneous environment: examining the Poisson null model. *International Journal Parasitology* **28**, 1709-1712.
- Lima, V.F., Brito, S.V., Araujo Filho, J.A., Teles, D.A., Ribeiro, S.C., Teixeira, A.A.M., Pereira, M.A. e Almeida, W.O.** (2017) Helminth parasites of Phyllodactylidae and Gekkonidae lizards in a Caatinga ecological station, northeastern Brazil. *Biota Neotropica* **4**, 17-24.
- Luque, J.L. e Chaves, N.D.** (1999) Ecologia da comunidade de metazoários parasitos da anchova *Pomatomus saltator* (Linnaeus) (Osteichthyes, Pomatomidae) do litoral do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* **16**, 711-723.
- Macedo, L.C., Gardner, S.L., Melo, F.T.V. Giese, E.G. e Santos, J.N.** (2017) Nematodes Parasites of Teiid Lizards from the Brazilian Amazon Rainforest. *Journal of Parasitology* **103**, 176-182.
- Magurran, A.E.** (2013) *Measuring biological diversity*. John Wiley e Sons.
- May, R.M. e Anderson, R.M.** (1979) Population biology of infectious diseases: Part II. *Nature* **280**, 455-461.
- Moravec, F. e Kaiser, H.** (1994) *Trichospirura amphibiphila* n. sp. (Nematoda: Rhabdochoniidae) in the frog *Eleutherodactylus martinicensis* from La Desirade, French Antilles. *The Journal of parasitology* **80**, 121-125.
- Mouillot, D., George-Nascimento, M. e Poulin, R.** (2003) How parasites divide resources: a test of the niche apportionment hypothesis. *Journal of Animal Ecology* **72**, 757-764.

- Narayanan, E., Rao, S. e Thontadaraya, T.** (1961) Effect of temperature and humidity on the rate of development of the immature stages of *Apanteles angaleti* Muesebeck (Braconidae: Hymenoptera). *Proceedings of the National Academy of Sciences* **28**, 150-163.
- Oliveira, B.H.S., Teixeira, A.A.M., Queiroz, R.N.M., Araujo Filho, J.A., Teles, D.A., Brito, S.V. e Mesquita, D.O.** (2017) Nematodes infecting *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Caatinga, northeastern Brazil. *Acta Herpetologica* **12**, 103-108.
- Pacala, S.W. e Dobson, A.P.** (1988) The relation between the number of parasites/host and host age: population dynamic causes and maximum likelihood estimation. *Parasitology* **96**, 197-210.
- Pfenniger, M. e Schwenk, K.** (2007) Cryptic animal species are homogeneously distributed among taxa and biogeographical regions. *BMC evolutionary biology* **7**, 121.
- Pietroock, M. e Marcogliese, D.J.** (2003) Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in parasitology* **19**, 293-299.
- Poulin, R.** (1993) The disparity between observed and uniform distributions: A new look at parasite aggregation. *International Journal for Parasitology* **23**, 937-944.
- Poulin, R.** (1996) Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia* **105**, 545-551.
- Poulin, R.** (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites*. 2 edn. 342 pp. Princeton University Press.
- Poulin, R.** (2013) Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology* **140**, 541-546.
- Price, P.W.** (1987) Evolution in parasite communities. *International Journal for Parasitology* **17**, 209-214.
- Quinnell, R.J.** (2003) Genetics of susceptibility to human helminth infection. *International Journal for Parasitology* **33**, 1219-1231.
- R Core Team.** (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Ribas, C.S., Rocha, C.F.D., Ferreira P.T. e Vicente, J.J.** (1998) Nematode infection in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Ameiva ameiva*) with different foraging tactics. *Amphibia-Reptilia* **19**, 323-330.

- Ribeiro, L.B., Ferreira, A.C.S., Silva, D.C.N., Vieira, F.M. e Moura, G.J.B.** (2018) Helminth Parasites of the Lizard *Nothobachia ablephara* (Gymnophthalmidae) in Caatinga areas from the Sertão of Brazil. *The Journal of parasitology* **104**, 177-182.
- Ribeiro, S.C., Ferreira, F.S., Brito, S.V., Teles, D.A., Ávila, R.W., Almeida, W.O., Anjos, L.A. e Guarnieri, M.C.** (2012) Pulmonary infection in two sympatric lizards, *Mabuya arajara* (Scincidae) and *Anolis brasiliensis* (Polychrotidae) from a cloud forest in Chapada do Araripe, Ceará, Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **72**, 929-933.
- Rodrigues, M. T.** (2003) Herpetofauna da Caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga* **1**, 181-236.
- Rolff, J.** (2000) Water mite parasitism in damselflies during emergence: Two Hosts, One Pattern. *Ecography* **23**, 273-282.
- Rousset, F., Thomas, F., Meeus, T. e Renaud, F.** (1996) Inference of parasite-induced host mortality from distributions of parasit loads. *Ecology* **77**, 2203-2211.
- Rózsa, L., Reiczigel, J. e Majoros, G.** (2000) Quantifying parasites in samples of hosts. *The Journal of parasitology* **86**, 228-232.
- Rynkiewicz, E.C., Pedersen, A.B. e Fenton, A.** (2015) An ecosystem approach to understanding and managing within-host parasite community dynamics. *Trends in parasitology* **31**, 212-221.
- Sá, I.B., G.R. Riché e G.A. Fotius. (2004) *As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino*. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca e L.V. Lins. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. 1ed. 17-36 pp. Ministério do Meio Ambiente/Universidade Federal de Pernambuco, Brasília.
- Schad, G.A. e Anderson, R.M.** (1985) Predisposition to hookworm infection in humans. *Science* **228**, 1537-1540.
- Shaw, D.J. e Dobson, A.P.** (1995) Patterns of macroparasite abundance and aggregation in wildlife populations: a quantitative review. *Parasitology* **111**, 111-133.
- Sherrard-Smith, E., Perkins, S.E., Chadwick, E.A. e Cable, J.** (2015) Spatial and seasonal factors are key determinants in the aggregation of helminths in their definitive hosts: *Pseudamphistomum truncatum* in otters (*Lutra lutra*). *International Journal for Parasitology* **45**, 75-83.

- Shostak, A. W. e Dick, T. A.** (1987) Individual variability in reproductive success of *Triaenophorus crassus* Forel (Cestoda: Pseudophyllidea), with comments on use of the Lorenz curve and Gini coefficient. *Canadian Journal of Zoology* **65**, 2878-2885.
- Sousa, J.G., Brito, S.V., Avila, R.W., Teles, D.A., Araujo Filho, J.A., Teixeira, A.A.M., Anjos, L.A. e Almeida, W.O.** (2014) Helminths and Pentastomida of two synanthropic gecko lizards, *Hemidactylus mabouia* and *Phyllopezus pollicaris*, in an urban area in Northeastern Brazil. *Brazilian journal of biology* **74**, 943-948.
- Taylor, L.** (1961) Aggregation, variance and the mean. *Nature* **189**, 732-735.
- Teixeira, A.A.M., Brito, S.V., Teles, D.A., Ribeiro, S.C., Araujo Filho, J.A., Lima, V.F., Pereira, A.M.A. e Almeida, W.O.** (2017) Helminths of the lizard *Salvator merianae* (Squamata, Teiidae) in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **77**, 312-317.
- Teles, D.A., Brito, S.V., Teixeira, A.A.M., Ribeiro, S.C., Araujo Filho, J.A., Lima, V.F., Pereira, A.M.A. e Almeida, W.O.** (2017) Nematodes associated with *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758)(Squamata, Iguanidae) in Semi-arid areas of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* **77**, 514-518.
- Thomas, F., Guegan, J.F., Renaud, F. e Guegan, J.F.** (2005) *Parasitism and ecosystems*. Oxford University Press on Demand.
- Ulrich, W., e Gotelli, N.J.** (2010) Null model analysis of species associations using abundance data. *Ecology* **9**, 3384-3397.
- Ulrich, W. e Gotelli, N.J.** (2013) Pattern detection in null model analysis. *Oikos* **122**, 2-18.
- Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A.M., Araujo, H.F.P., Oliveira, E. e Oliveira, U.** (2010) Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of Northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* **54**, 471-476.
- Vázquez, D. P., Poulin, R., Krasnov, B.R. e Shenbrot, G.L.** (2005) Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology* **74**, 946-955.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B. e Pareyn, F.G.C.** (2002) *Ecorregioes propostas para o Bioma Caatinga*. 1ed. 71pp. Recife, Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental.

- Vrcibradic, D., Rocha, C.F., Bursey, C.R. e Vicente, J.J.** (2002) Helminth communities of two sympatric skinks (*Mabuya agilis* and *Mabuya macrorhyncha*) from two "restinga" habitats in southeastern Brazil. *Journal Helminthology* **76**, 355-361.
- Yamada, F. H., Santos, L.N. e Takemoto, R.M.** (2010) Gill ectoparasite assemblages of two non-native *Cichla* populations (Perciformes, Cichlidae) in Brazilian reservoirs. *Journal of Helminthology* **85**, 185-191.
- Wilson, K., Bjørnstad, O.N., Dobson, A.P., Merler, S., Poglayen, G., Randolph, S.E., Read, A.F. e Skorpning, A.** (2002) Heterogeneities in macroparasite infections: patterns and processes. *The ecology of wildlife diseases* **44**, 6-44.
- Winemiller, K.O., e E.R. Pianka.** (1990) Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecological Monographs* **60**, 27-55.

CAPÍTULO 02

“Endoparasitos de Lagartos *Versus* Áreas Semiáridas em Regime Pós-distúrbio: Espécies monoxênicas são Pioneiras?”

RESUMO

O acompanhamento das populações de espécies parasitos, podem ser usuais no entendimento do efeito da poluição, catástrofes naturais e uso antrópico do meio. Para tanto, o conhecimento de como as espécies respondem aos variados tipos de estressores é imprescindível nessa abordagem. Endoparasitos de lagartos podem servir de bons modelos para se entender essa relação, uma vez que algumas espécies de seus hospedeiros são abundantes, apresentam ampla distribuição e utilizam habitats variados. No presente trabalho, nós investigamos o efeito da supressão da vegetação, sobre a abundância, e recrutamento de espécies de endoparasitos, levando em consideração a variação temporal e o ciclo de vida das espécies. Os lagartos foram coletados em três ambientes de Caatinga, no Alto Sertão Sergipano, nordeste do Brasil. As áreas estudadas sofreram o mesmo tipo de Evento Estressor (EE) (retirada da vegetação para criação de pastos). Cada área foi categorizada de acordo com o grau de recuperação vegetal, sendo organizadas em: área inicial (cinco anos pós – EE); área intermediária (15 a 20 anos pós EE); área tardia (35 anos pós EE). A abundância foi significativamente influenciada pelas áreas amostradas, sendo a área intermediária a com valor mais alto de abundância total e abundância de monoxênicos. As espécies heteroxênicas foram mais abundantes nas áreas com maior tempo pós – EE. Foi encontrada forte influência temporal nas espécies de endoparasitos, especialmente para as espécies monoxênicas, estas apresentaram pico de abundância durante o período das chuvas. As espécies de endoparasitos associadas a lagartos em ambientes de Caatinga, podem ser consideradas generalistas na aquisição de seus hospedeiros, sendo estas influenciadas por aspectos temporais, também como, aspectos dos seus hospedeiro por exemplo; sexo, dieta e uso do habitat. De acordo com a variação na abundância das espécies monoxênicas, e o generalismo na infecção de seus hospedeiros, em relação ao tempo pós distúrbio, nós sugerimos que estas se comportem de forma análoga as espécies pioneiras, ao colonizar novos ambientes.

Palavras-chave: Impacto ambiental; Endoparasitos; Caatinga

ABSTRACT

Monitoring parasite species can be used to understand the effect of pollution, natural disasters and anthropic use of the environment. Therefore, the knowledge of how species respond to various types of stressors is essential in this approach. Lizard endoparasites can serve as good models to understand this relationship, since some species of their hosts are abundant, exhibit wide distribution and use varied habitats. In the present work, we investigated the effect of suppression of vegetation, on abundance, and the recruitment of endoparasite species, taking into account the temporal variation and the life cycle of the species. The lizards were collected in three environments in Caatinga, in Alto Sertão Sergipano, northeast of Brazil. As studied areas, they suffered the same type of stressful event (EE) (removal of vegetation to create pastures). Each area was categorized according to the degree of vegetative recovery, being organized into: initial area (five years after EE); intermediate area (15 to 20 years after EE); late area (35 years after EE). The percentage was influenced by the sampled areas, being an intermediate area with the highest value of the total amount and abundance of monoxenics. The heteroxenic species were more abundant in the areas with longer post - EE time. A strong temporal influence was found in the species of endoparasites, especially for monoxenic species, and these showed peak savings during the glove period. As species of endoparasites associated with lizards in Caatinga environments, they can be used for generalists in the acquisition of their hosts, which are influenced by temporal aspects, as well as aspects of their hosts, for example; sex, diet and habitat use. According to the variation in the number of monoxenic species, and the generalism in the infection of their hosts, in relation to the post-disturbance time, we suggest that these behave in a similar way as pioneer species, and colonize new environments. We present the first work on the effect of suppression of vegetation, on variations of endoparasites associated with lizards.

Keywords: Environmental Impact; Endoparasites; Caatinga

INTRODUÇÃO

Alterações no meio ambiente provenientes de atividades antrópicas podem afetar a estrutura e dinâmica das comunidades (Dunn, 2004). Dentre essas atividades, destaca-se a conversão de áreas naturais para a construção civil e sistemas de plantio como as principais causas de alteração de paisagens e perda da biodiversidade (Aide et al., 2000, Balmford et al., 2003). As áreas usadas como campos de cultivo ou pastagens são comumente abandonadas após o uso da terra; estas, por sua vez, podem formar mosaicos em diferentes estágios de recuperação, sendo eventualmente utilizadas para estudos sobre a recuperação das populações de espécies anteriormente presentes no ambiente (Aide et al., 2000; Kruess e Tscharntke, 1994). A regeneração natural pode formar florestas secundárias, que podem ser usadas como refúgio por espécies animais (Aide et al., 2000). Tais áreas podem apresentar modificações na incidência de luz, tipo de solo e acúmulo de biomassa (Guariguata e Ostertag, 2001), estando a recolonização intimamente relacionada à espécie estudada, tipo de impacto e tempo decorrido após a perturbação (Davies et al., 1999). A recuperação natural de áreas abandonadas está associada ao aumento da riqueza em espécies para vários grupos de vertebrados, como anfíbios e répteis (Gardner et al., 2007), aves (Borges, 1999; Casas et al., 2016) e mamíferos (Fonseca, 1989; Estrada et al., 1994), bem como para invertebrados, por exemplo formigas (Belshaw e Bolton, 1993), besouros (Klein, 1989) e nematódeos de vida livre (Bloemers et al., 1997).

Para as comunidades de anfíbios e répteis, o avanço na recuperação de áreas degradadas pode proporcionar melhores esconderijos e mais categorias de presa para esses vertebrados. Uma análise mais refinada revelou que guildas diferentes (p. ex. herbívoros - carnívoros) podem apresentar diferentes tempos de retorno às áreas impactadas (Pawar et al., 2004). O estudo realizado por Vitt et al. (1998) demonstra como a ação antrópica afeta a comunidade de lagartos amazônicos: lagartos com afinidades a clareiras (heliotérmicos) ocorrem principalmente em locais abertos, com alta incidência de luz solar, sendo que a retirada da vegetação por ação antrópica aumenta a imigração dessas espécies para o interior da floresta, modificando a estrutura da comunidade. Tão importante quanto a recolonização por espécies em ambientes em recuperação é o estabelecimento das relações interespecíficas; a extinção local e a

posterior recuperação de espécies tendem a estabelecer gradualmente interações como predação (Pawar et al., 2004) e competição (Gardner et al., 2007). Em relação ao parasitismo, Huspeni e Lafferty (2004) demonstram que trematódeos parasitos de aves, quadruplicam sua prevalência em apenas seis anos, após o início da recuperação do ambiente.

Considerando as dificuldades na manutenção de estudos ecológicos de longo prazo, uma das formas de inferir a recuperação das comunidades em áreas degradadas ao longo do tempo é a abordagem *space-for-time* (Pickett, 1989; Pawar et al., 2004; Buyantuyev et al., 2012), onde áreas que sofreram impactos antrópicos, em períodos de tempo conhecido, podem ser analisadas e comparadas, fornecendo um histórico denominado cronossequência local (Pawar et al., 2004). Por exemplo, um estudo realizado por Pianka et al. (2012), utilizando a abordagem do tempo pós queimadas, para observar a variação na dieta de espécies de lagartos na Austrália, mostrou que, após 16 anos, as espécies retornaram às condições de alimentação encontrada antes do início do ciclo de queimadas. As populações de espécies diferentes podem responder de forma variada às perturbações do meio; por exemplo, aves e formigas necessitam entre 20 e 40 anos, respectivamente, para se restabelecerem em áreas de floresta secundária (Belshaw e Bolton, 1993; Blake e Loiselle, 2001).

Em alguns lugares, áreas em recuperação são os únicos ambientes onde permanecem as espécies que ocorriam antes da intervenção antrópica, sendo esse efeito acentuado em locais com ampla atividade agrícola, como certos locais da Caatinga no nordeste brasileiro (Silva et al., 2004). O bioma Caatinga cobre cerca de 912. 529 m² do território brasileiro (Silva et al., 2017), sendo uma região bastante afetada por queimadas, agricultura, criação de pastagens e extração de madeira, que são responsáveis por 30,4% a 51,7% de redução de área (Silva et al., 2004). Uma prática comum notada em áreas do referido bioma é a retirada da vegetação para plantio e/ou produção de pastos, as quais são abandonadas após um período, e novas áreas são desmatadas, dando continuidade ao ciclo. Tais intervenções resultam em um ambiente bastante fragmentado e em áreas com diferentes tempos de recuperação (Castelletti et al., 2003; Silva et al., 2004). No semiárido brasileiro, diversos estudos abordam a taxonomia (Vanzolini et al., 1980; Rodrigues et al., 2003; Garda et al., 2013) e ecologia (Rodrigues, 1996; Santana et al., 2014; Oliveira et al., 2017) de lagartos, bem como os endoparasitos associados aos mesmos (Anjos et al., 2007; Almeida et al., 2008; Ávila et

al., 2012; Brito et al., 2014; Araujo Filho et al., 2017, 2020; Lima et al., 2017; Teixeira et al., 2017; Teles et al., 2017; Oliveira et al., 2017). Entretanto, não há informação sobre como os endoparasitos respondem às modificações antrópicas nesse ambiente, nem como tais modificações influenciam a relação com seus hospedeiros.

No que tange à comunidade parasitária, a diminuição na complexidade do ambiente natural pode causar homogeneização na composição das espécies de parasitos, particularmente para espécies com ciclo de vida complexo (que utilizam um ou mais hospedeiros intermediários), e isso pode resultar em um ambiente com poucas espécies de parasitos, ou em uma comunidade composta principalmente por espécies com ciclo direto (Huspeni e Lafferty, 2004). Os hospedeiros podem ser vistos como “manchas de habitats favoráveis” a seus parasitos, e a redução dessas “manchas” por estressores antrópicos pode interferir diretamente na composição das espécies parasitas (Poulin, 2008). De acordo com Lyles e Dobson (1993) e com Anderson e May (1979), a relação parasito/hospedeiro é complexa e pode responder de diferentes formas aos estressores: (i) uma população de parasitas podem necessitar de uma determinada densidade de hospedeiros para se manter na comunidade, (ii) poluentes podem contribuir para aumentar ou diminuir a prevalência de parasitas, (iii) hospedeiros susceptíveis podem ter o sistema imunológico fragilizado por certos poluentes, favorecendo o aumento da prevalência, ou podem extinguir/reduzir localmente sua população, dificultando o encontro entre hospedeiros e parasitas. Para as espécies com ciclo de vida heteroxênico, o estressor pode eliminar uma ou mais categorias de hospedeiros (intermediário/definitivo), impossibilitando o desenvolvimento ou a reprodução do parasito (Esch, 1971; Miño et al., 2018), reduzindo sua abundância local.

Áreas em estágio de sucessão secundária podem apresentar variações na umidade do solo, estrutura da vegetação e profundidade da serrapilheira, afetando diretamente populações de vertebrados e invertebrados (Aide et al., 2000; Dunn, 2004). Populações de parasitos podem ser afetadas de diversas formas quando expostas a estressores, podendo a influência ser negativa ou positiva, dependendo do evento estressor e da espécie de parasito, causando alterações na abundância e composição da comunidade (Poulin, 1996; Hudson et al., 2006). Hospedeiros definitivos podem apresentar maior abundância de parasitos em condições de estresse, devido ao comprometimento do sistema imunológico, proliferação de uma espécie de hospedeiro intermediário, ou por uma maior taxa de encontro de formas livres de espécies com

ciclo direto, e isso pode ocorrer devido a mudanças no comportamento, como uso de micro-habitats diferentes (Poulin 1996; Hamann et al., 2006; 2014). Por outro lado, a degradação do ambiente também pode ter impacto negativo nas populações de hospedeiros, refletindo na aquisição de parasitos, especialmente para espécies heteroxênicas (Poulin, 1996; Marcogliese, 2005).

Ambientes que sofreram ou que sofrem eventos de perturbação (antrópica ou de outra natureza) são pouco estudados, em relação à abundância e composição de espécies de parasitos (Hernandez et al., 2006; Vidal-Martinez et al., 2010). O presente trabalho tem por objetivo avaliar os efeitos do tempo pós-supressão vegetacional na abundância e no número de endoparasitos por espécime hospedeiro (a riqueza da infracomunidade, que de agora em diante chamaremos apenas de riqueza), levando em consideração o ciclo de vida dos endoparasitos. Nós trabalhamos com as seguintes hipóteses: (1) a abundância de parasitos será maior em áreas com menor tempo pós evento estressor (área inicial e intermediária), porém, a riqueza será maior na área com maior tempo pós evento estressor, seguindo o modelo de substituição de espécies no espaço através do tempo; (2) Espécies monóxenas (ciclo de vida mais simples) são mais abundantes nas áreas com menor tempo pós evento estressor quando comparadas com espécies heteróxenas (ciclo de vida mais complexo), devido a estas utilizarem obrigatoriamente hospedeiros intermediários para finalizarem seu ciclo.

MATERIAIS E MÉTODOS

Áreas de estudos

As coletas foram realizadas em três áreas de coleta no Alto Sertão Sergipano, Nordeste do Brasil. Cada área é composta por dois pontos de coleta, totalizando seis unidades amostrais. As áreas foram classificadas, quanto ao tempo de recuperação (a informação quanto ao tempo decorrido foi obtida através de relatos dos moradores/proprietários) a contar da data do Evento Estressor (supressão da vegetação para criar “campos de pasto”), da seguinte maneira: Área I (Inicial): localizada nos municípios de Porto da Folha (Assentamento Quilombola de Mocambo) e Poço Redondo (Fazenda Particular), com cinco anos pós Evento Estressor (EE); Área II (Intermediária): localizada no município de Poço Redondo (Monumento Natural Grota do Angico e Fazenda Angico), com 15 a 20 anos pós EE; Área III (Tardia): localizada nos municípios de Canindé do São Francisco (Fazenda Jerimum) e Porto da Folha

(Assentamento Quilombola de Mocambo), com 35 anos pós EE. As áreas são próximas entre si, distando aproximadamente 40 km entre os pontos mais afastados.

As áreas foram caracterizadas baseadas nos seguintes parâmetros: (i) Proporção de áreas com folhiço; (ii) Proporção de áreas com rochas; (iii) Proporção de solo exposto; (iv) Densidade de arbustos; (v) Distância da árvore mais próxima (tendo como base o balde central do *pitfall trap*); (vi) Circunferência na Altura do Peito (CAP), da árvore mais próxima; (vii) Cobertura do dossel; (viii) Abundância total de árvores; (ix) Riqueza total de espécies arbóreas; (x) Número total de bromélias; (xi) Número total de cactáceas; (xii) Número total de troncos (maiores do que 1 metro, com circunferência superior a 6 cm). Com o objetivo de analisar se a estrutura do habitat varia entre as áreas, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), inserindo e descartando variáveis por meio do teste de significância de redução dos desvios (χ^2). Após esse tratamento, as categorias: porcentagem de solo exposto; distância da árvore mais próxima; CAP da árvore mais próxima; abundância e riqueza de árvores, foram utilizadas em uma PCA (Programa PAST), sendo utilizados os valores do primeiro eixo desta (86.88% de explicação), em uma análise de variância (ANOVA) com teste a posteriori de Tuckey.

Foram encontradas mudanças significativas nas variáveis estruturais, (Tuckey: Inicial – Intermediário $p < 0.001$; Inicial – Tardio < 0.001 ; Intermediário – Tardio $p = 0.007$), em relação à cronossequência entre as áreas inicial, intermediária e tardia, houve uma diminuição na proporção de solo exposto e distância da árvore mais próxima, e um aumento na circunferência, abundância e riqueza das árvores. Esses dados foram coletados e trabalhados estatisticamente, durante o doutorado da Dra. Stéphanie Menezes Rocha (UFPB), sob a orientação do professor Dr. Daniel Oliveira Mesquita (UFPB). A Dra. Stéphanie trabalha com ecologia (dieta, reprodução, uso do habitat) de lagartos em áreas de Caatinga (Rocha, 2018: Efeitos da Sucessão Ecológica na Estruturação de Taxocenoses de Lagartos em Áreas de Caatinga: Tese de Doutorado - UFPB).

Todos os locais de coleta estão inseridos no domínio de Caatinga, região semi-árida do nordeste do Brasil, clima Bshn- segundo Köppen, pertencentes à Depressão Sertaneja Meridional (Ab'Saber, 1974; Velloso et al., 2002), no alto sertão Sergipano (Figura 01). O regime pluviométrico possui duas estações bem demarcadas, com quatro

meses de chuva e oito meses de período seco. Sendo a média de precipitação em torno de 500mm/ano, a média de temperatura anual varia entre 26°C e 28°C. A vegetação é composta por plantas típicas da Caatinga arbustiva arbórea, com presença de cactos e bromélias (Andrade-Lima, 1981; Sá et al., 2004).

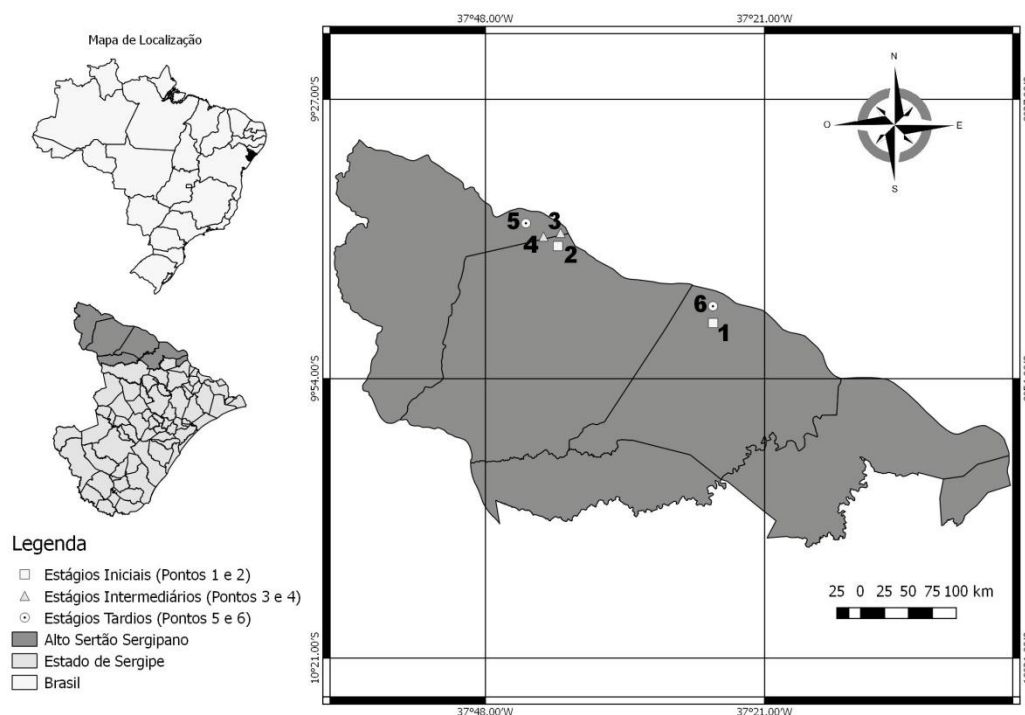


Figura 01: Áreas de coleta em ambiente de Caatinga, no Alto Sertão Sergipano, Nordeste do Brasil (Fonte: Stéphanie M. Rocha, 2018).

Coleta de dados

Os locais foram amostrados através de coletas pontuais com duração de 30 dias de campo, uma no período seco, entre os meses de Abril e Agosto (2016), outra no período chuvoso, entre Setembro (2015) e Fevereiro (2016). Os espécimes foram coletados por meio de armadilhas de interceptação e queda (*pitfall-trap*), em forma de “Y”: em cada área, foram instaladas 24 armadilhas, divididas em três transectos com 1 km de distância entre si, e cada armadilha foi montada com 20 m de distância uma da outra.

Busca ativa

Micro-habitats, tais como fendas e superfícies de rochas, cascas de árvores/arbustos, troncos e galhos de árvores, foram vasculhados em busca dos lagartos. Estes, quando encontrados, foram coletados com emprego de laços, ligas de borracha (garrotes) ou manualmente. Após a captura, os espécimes foram transportados ao laboratório, e, em seguida, foram pesados com uma balança de precisão (0.01g), mensurados quanto ao Comprimento Rostro-Cloacal (CRC), Comprimento Caudal (CC), em milímetros, com um paquímetro digital (0.01 cm) e eutanasiados por meio de uma injeção letal de lidocaína (2%). Em seguida, os espécimes foram etiquetados, fixados em formol a 10% e preservados em álcool 70%. A autorização para coleta emitida pelo SISBIO-ICMBio está registrada sob o número (48122-2).

Os lagartos foram dissecados sob lupa estereomicroscópica, sendo analisados o pulmão, estômago, fígado, vesícula biliar, intestinos delgado e grosso, assim como as cavidades em busca de endoparasitas. Quando encontrados, os endoparasitas foram contabilizados e armazenados em álcool 70% para posterior identificação. Os espécimes foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio de microscópio equipado com um analisador de imagens (Carl Zeiss Microimaging GmbH, Göttingen, Alemanha), sendo montados em lâminas temporárias com a utilização de meio de ácido láctico (nematódeos), meio de Hoyer (pentastomídeos), acantocéfalos, trematódeos e cestódeos foram corados em carmim acético e montados em lugol (Yamaguti, 1959; 1963; Rêgo e Ibãñez, 1965; Travassos, 1969; Vicente et al., 1993; Anderson et al., 2009). As espécies foram identificadas como monoxênicas ou heteroxênicas de acordo com Anderson (2000).

Análises Estatísticas

Os termos parasitológicos seguiram as definições de Bush et al. (1997). Para verificar a influências de diversas variáveis na comunidade de endoparasitos nas diferentes áreas, foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (*Mixed General Linear Model* - MGLM). O MGLM permite a inserção de variáveis fixas, no caso a variável resposta, e a inserção de variáveis aleatórias, classificadas como variáveis que influenciam os dados, mas para as quais não interessa seu efeito (Bolker et al., 2009). Isso permite controlar o efeito de pseudorreplicações e variações no número amostral (Bates et al., 2014). Compararam-se a abundância total, abundância de espécies

monoxênicas, abundância de espécies heteroxênicas e número de espécies de endoparasitos por espécime hospedeiro (riqueza), utilizando a função log link (distribuição de Poisson) (Wilson e Grenfell, 1997; Teixeira et al., 2020); as categorias de sexo (macho, fêmea) o estágio juvenil e as espécies de hospedeiros foram utilizadas como efeito aleatórios, para evitar o efeito do número amostral de lagartos coletados entre as áreas e entre as espécies. Foram mantidos apenas os efeitos pós distúrbio como variável explicativa para as categorias avaliadas, levando em conta a variação temporal. A análise foi realizada utilizando o programa R (Core Team, 2019), pacote “lme4” (Bates et al., 2014).

RESULTADOS

Foram contabilizados 25687 espécimes de endoparasitos, pertencentes a 13 taxa diferentes (Figuras 02: 03 e 04), sendo coletados 2141 espécimes de lagartos, totalizando 16 espécies de hospedeiros.



Figura 02: Endoparasitos associados aos lagartos coletados em ambiente de Caatinga, no Alto Sertão Sergipano. *Parapharyngodon alvarengai*, vista anterior fêmea (A) e região posterior do macho (B); *Pharyngodon cesarpintoi*, vista posterior macho (acima) e fêmea (C); *Spauligodon oxkutzcabensis*, região posterior do macho (D), vista total da fêmea (E); *Strongyluris oscari*, região anterior (F), região posterior do macho com espículas (G), larva infectante nos pulmões (H).



Figura 03: Endoparasitos associados aos lagartos coletados em ambiente de Caatinga, no Alto Sertão Sergipano. Vista generalizada da região anterior de *Physaloptera* sp. (I), região posterior do macho *P. lutzi* (J) e *P. retusa* (L); *Piratuba* sp., vista anterior (L) e posterior (M); *Raillietiella mottae*, vista anterior de uma fêmea (N), e de um macho com espículas (O); *Oligacanthorhynchus* sp. vista geral (P).

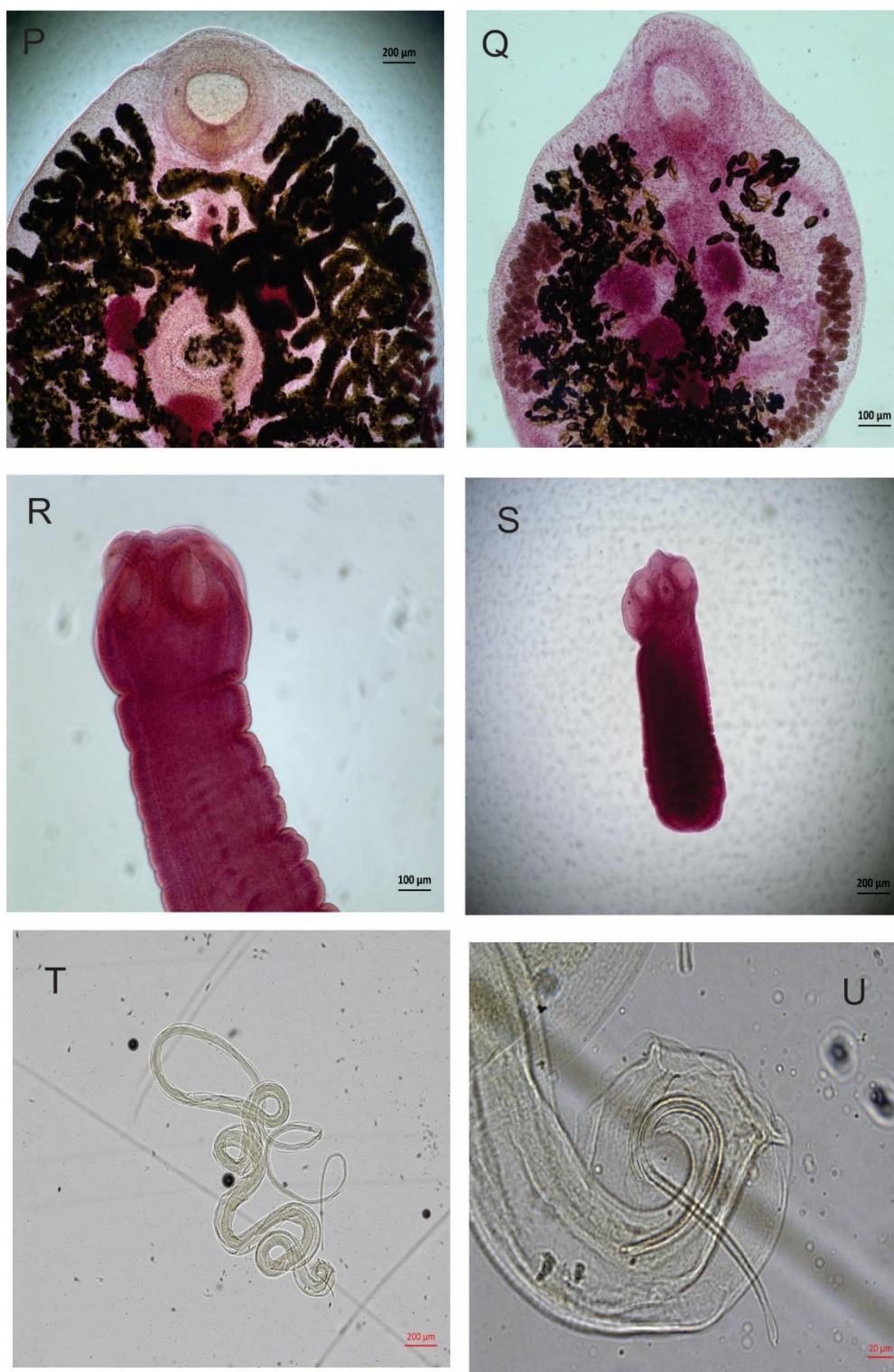


Figura 04: Endoparasitos associados aos lagartos coletados em ambiente de Caatinga, no Alto Sertão Sergipano. Vista generalizada de *Euparadistomum paraense*, (P,Q); *Oochoristica* sp. vista parcial e total (R,S); *Trichospirura* sp. vista total (T) e parcial (U).

A abundância total foi significativamente influenciada tanto pelas áreas de coleta, como pela estação temporal ($R^2 = 0.97$). Sendo que a área intermediária (Z-valor = 10.412; P-valor < 0.001) apresentou um leve aumento na abundância e a área tardia (Z-valor = -7.852; P-valor < 0.001) demonstrou a menor abundância em relação às demais (Figura: 05a). A estação seca apresentou menor abundância de endoparasitos (Z-valor = -17.627; P-valor = < 0.001), tanto considerando todas as áreas (Figura: 05b), como na relação entre áreas e estação, sendo a abundância menor durante a seca, para a área intermediária (Z-valor = -3.362; P-valor < 0.001) (Figura: 05c) e tardia (Z-valor = 20.8; P-valor = < 0.001) (Figura: 05d).

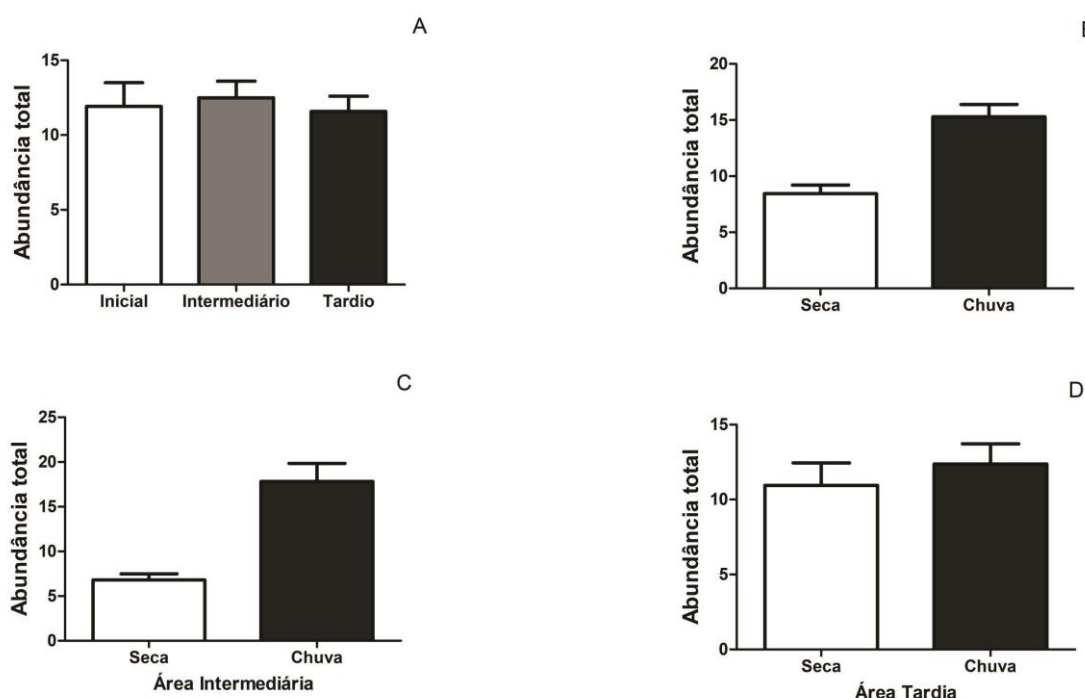


Figura 05: Variações na Abundância total das espécies de endoparasitos (A), efeito temporal sobre a abundância total (B), efeito temporal sobre a área intermediária (C) e área tardia (D), associados a lagartos em área de Caatinga, com diferentes tempo pós distúrbio (retirada da vegetação). Área inicial (cinco anos), área intermediária (15 a 20 anos) área Tardia (35 anos) (números logaritimizados ($\log_{10}^{25687} = \sim 4,409$), no Alto Sertão Sergipano, nordeste do Brasil.

O número de espécies endoparasitas infectando um mesmo hospedeiro (riqueza), não sofreu influência significativa da estação temporal, contudo, a área intermediária apresentou maior riqueza ($R^2 = 0.39$; Z-valor = 2.933; P-valor = 0.003) que as áreas

inicial e tardia, sendo que a área tardia (Z -valor = 2.812; P -valor = 0.004) apresenta maior riqueza que a área inicial (Figura: 06).

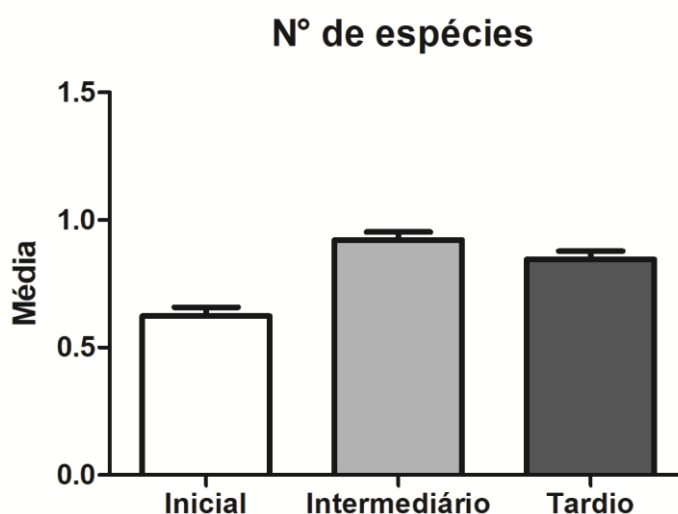


Figura 06: Variações no número de espécies de endoparasitos por espécime de lagarto (riqueza), em três áreas de Caatinga, com diferentes tempo pós distúrbio (retirada da vegetação). Área inicial (cinco anos), área intermediária (15 a 20 anos) área Tardia (35 anos) (números logaritimizados ($\log_{10}$), no Alto Sertão Sergipano, nordeste do Brasil.

Em relação ao ciclo de vida, as espécies monoxênicas foram mais abundantes nas áreas com menor tempo pós evento estressor ($R^2 = 0.98$), sendo a área intermediária a com maior abundância (Z -valor = 17.916; P -valor = < 0.001), e a área tardia a com menor abundância (Z -valor = -10.397; P -valor = < 0.001) (Figura: 07a). Houve marcada influência da variação temporal (Figura: 07b), onde a estação seca apresentou menor abundância (Z -valor = -17.030; P -valor = < 0.001). Da mesma forma, a abundância foi significativamente menor durante a seca na área intermediária (Z -valor = -8.455; P -valor = < 0.001) (Figura: 07c) e tardia (Z -valor = 21.135; P -valor = < 0.001) (Figura: 07d).

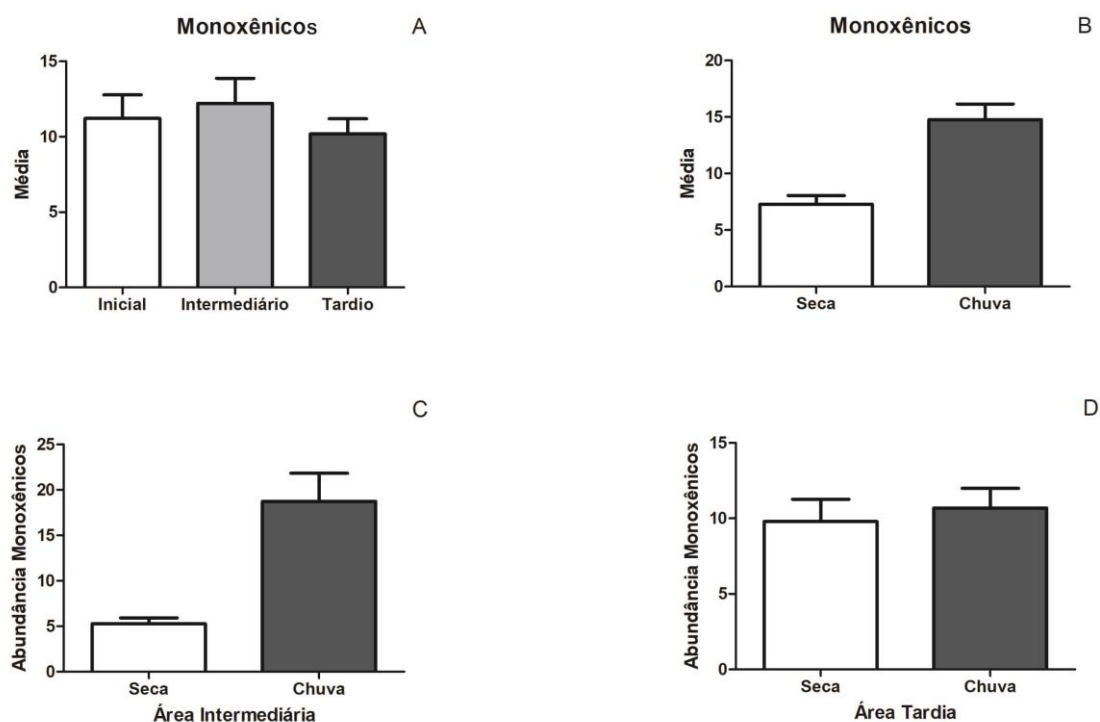


Figura 07: Variações na abundância total das espécies de endoparasitos monoxênicos (A), e a variação temporal para a abundância total (B), área intermediária (C) e área tardia (D), em três áreas de Caatinga, com diferentes tempo pós distúrbio (retirada da vegetação). Área inicial (cinco anos), área intermediária (15 a 20 anos) área Tardia (35 anos) (números logaritimizados ($\log_{10}$), no Alto Sertão Sergipano, nordeste do Brasil.

As espécies heteroxênicas apresentaram maior abundância nas áreas com maior tempo pós evento estressor ($R^2 = 0.61$). No entanto, as áreas intermediária (Z-valor = 6.318; P-valor = < 0.001) e tardia (Z-valor = 12.801; P-valor = < 0.001) foram semelhantes quanto à abundância das espécies (Figura: 08a). A variação temporal só foi significativa para a área intermediária (Z-valor = -2.141; P-valor = < 0.03); (Figura: 08b).

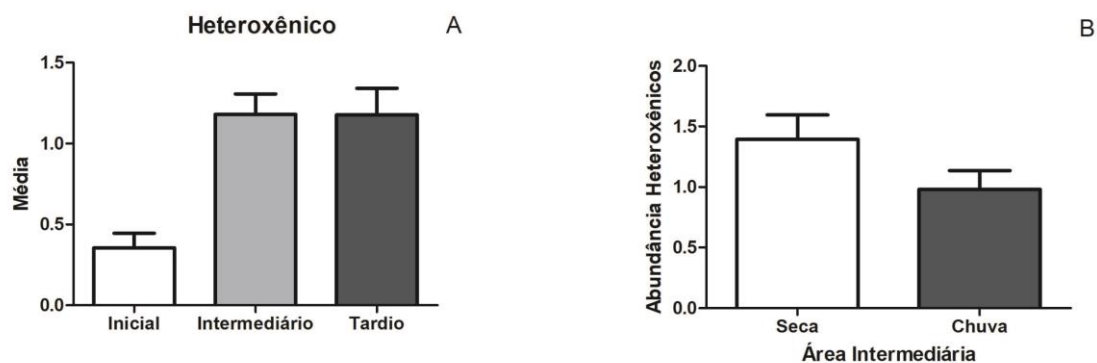


Figura 08: Variações na abundância total das espécies de endoparasitos com ciclo de vida heteroxênico (A) e a variação temporal (B), em três áreas de Caatinga, com diferentes tempo pós distúrbio (retirada da vegetação). Área inicial (cinco anos), área intermediária (15 a 20 anos) área Tardia (35 anos) (números logaritimizados ($\log_{10}$), no Alto Sertão Sergipano, nordeste do Brasil.

DISCUSSÃO

A abundância (e/ou a prevalência) pode ser influenciada pelo tipo de evento e posterior uso do meio; por exemplo, a fragmentação do habitat pode extinguir localmente uma população de hospedeiros, mas as espécies de parasitos podem permanecer no ambiente, seja na fase de vida livre, ovos, ou mesmo em populações de hospedeiros intermediários (Bush e Kennedy, 1994; Pietroock e Marcogliese, 2003). Campos usados para pastejo podem oferecer menor abundância de hospedeiros susceptíveis (Jones, 1981), consequentemente, reduzindo a comunidade componente das espécies de parasitos, uma vez que a distribuição e ocorrência destas são intrínsecas à ocorrência de seus hospedeiros (Poulin, 2008). Por outro lado, o uso de populações de parasitos para inferir ação antrópica no ambiente ainda está em fase de construção: em um trabalho de revisão, os autores Vidal-Martínez e Wunderlich, (2017) apontam que, para a América do Sul, há 44 trabalhos publicados com essa temática, estes, apoiam-se em três grandes categorias: (i) distúrbios antrópicos, onde são comparados o número de espécies entre áreas protegidas e não protegidas, ou rios poluídos e não poluídos; (ii) presença e concentração de metais pesados; (iii) estudos de curta duração em habitações humanas .

No presente estudo, a respeito da abundância total das espécies endoparasitas, foi observado um aumento na área intermediária e um menor valor na área tardia, também como a riqueza de espécies foi maior nessa área. Como demonstrado por diferentes autores (p. ex., Horn, 1974; Connell, 1978; Dunn, 2004; Gardner et al.,

2007), áreas “intermediárias” podem exceder em abundância (e/ou riqueza) as áreas com mais tempo pós distúrbio, fenômeno conhecido como Hipótese do Distúrbio Intermediário (HDI) (Grime, 1973; Connell, 1978). Espécies parasitos de peixes marinhos podem ser ainda associadas positivamente à produtividade e estabilidade do ambiente. Mesmo assim, algumas espécies podem não responder dessa forma, indicando que fatores ecológicos e dos hospedeiros podem determinar essa variação (Mouillot et al., 2005). Contudo, não há um consenso universal em relação à aplicação da HDI para espécies parasitos, não permitindo uma comparação clara entre causa e efeito (Fox, 2013). Bongers et al. (2009) indicam que, em habitats de clima seco (florestas secas), a HDI explica minimamente a variação na diversidade: enquanto as espécies *r* estrategistas aumentam sua abundância após uma perturbação, espécies *k* podem diminuir, porém, espécies intermediárias desse contínuo podem permanecer indiferentes. Da mesma forma, sem um acesso completo aos dados de densidade, frequência intermediária e mudança no papel das espécies (competição), a HDI não pode ser testada (Fox, 2013).

Conforme sintetizado por Lafferty (1997) e por Vidal-Martínez e Wunderlich (2017), os pilares que sustentam os trabalhos sobre impacto antrópico e comunidades de parasitos estão voltados para o uso das espécies como bioindicadores, especialmente para habitats aquáticos; há poucas exceções nesse campo. Quando o aspecto abordado é abundância, espécies generalistas (*supertrumps*) podem ser mais comuns em locais afetados por ações antrópicas, como sugerido por Koprivnikar e Redfern (2012), onde o trematódeo parasito de girinos *Ribeiroia ondatrae* é mais prevalente em áreas utilizadas para cultivo; em contrapartida, o trematódeo especialista *Alaria* sp. é mais comum em locais não cultivados. No entanto, atribuir maior abundância (e/ou riqueza) a áreas que apresentam estágios intermediários pode mascarar os resultados, uma vez que o distúrbio pode contribuir pouco para o aumento da diversidade (Bongers et al., 2009). Dependendo das características do grupo modelo, o distúrbio pode não contribuir para o aumento da diversidade do ambiente, onde as abundâncias podem variar sem comprometer a coexistência das espécies (Fox, 2013).

A relação entre alteração ambiental e o comportamento de parasitos certamente é melhor conhecida em gradientes entre áreas de campo e habitações humanas. Davis et al. (2012) sugerem que, em um sistema urbano, serpentes podem apresentar menor prevalência de helmintos intestinais, proporcional à distância de “áreas verdes”, em que

os hospedeiros ocorrem. O acantocéfalo *Echinococcus multilocularis* é conhecido por sua associação a zonas periurbanas e urbanas, sendo que sua abundância diminui no sentido da borda para o interior da cidade (Deplazes et al., 2004; Robardet et al., 2008). Da mesma forma, Grigione et al. (2014) apontam que, em áreas reservadas à proteção ambiental, há uma maior riqueza de helmintos do que em áreas suburbanas. Porém, Minõ et al. (2018) descrevem uma maior abundância de endoparasitos, para pequenos roedores, em locais utilizados como criadouros de aves; a densidade do hospedeiro definitivo é usada como fator determinante nesse modelo.

O uso da terra pode não causar efeito na ocorrência de endoparasitos. Por exemplo, a comparação dos helmintos intestinais do roedor *Thrichomys puchyurus* não difere entre áreas de proteção e locais usados para pastagem (Simões et al., 2010). A fragmentação do habitat não influenciou a intensidade da infecção, por nematódeos, em populações de lagartos da espécie *Lampropholis guichenoti* na Austrália (Resasco et al., 2019). No entanto, processos locais podem ser determinantes na composição de espécies endoparasitas, como demonstrado para o anfíbio *Leptodactylus chaquensis*, coletados em campos agricultáveis e não cultivados, onde a riqueza foi menor em solos cultivados (Hamann et al., 2006). Da mesma forma, a abundância e riqueza de endoparasitos podem ser menores em locais com alta concentração de carbono dissolvido e em campos usados para a agricultura (King et al., 2007).

Neste trabalho, foi encontrada forte relação entre o período sazonal e a abundância das espécies endoparasitas. O efeito temporal se manteve entre as áreas amostradas, tanto de forma geral, quanto para a área intermediária e tardia. A variação temporal é conhecidamente um fator determinante para a estrutura de espécies endoparasitas em lagartos, para áreas de Caatinga (Brito et al., 2014). Geralmente, as espécies apresentam maior abundância em períodos de chuvas (Araujo Filho et al., 2017). Mesmo em locais que sofreram ação antrópica, os dados levantados neste trabalho suportam o padrão encontrado na relação abundância/variação temporal.

Cabe ressaltar a importância da biologia do parasito na resposta a estressores ambientais (Vidal-Martínez et al., 2010). O ciclo de vida da espécie parasita pode ser quebrado ou alterado frente a perturbações do meio (Lafferty, 1997; Huspeni e Lafferty, 2004). Para endoparasitos, espécies monoxênicas podem ser mais abundantes em locais poluídos (King et al., 2007; 2010), já espécies heteroxênicas podem apresentar menor

abundância em áreas perturbadas, devido à ausência de potenciais hospedeiros intermediários (Huspeni e Lafferty, 2004; Anders et al., 2019).

Os dados deste trabalho suportam a hipótese de que espécies monóxenas são análogas a espécies pioneiras em ambientes perturbados, ou, pelo menos, tenham uma maior tolerância a alterações do habitat. Os endoparasitos monoxênicos foram mais abundantes na área intermediária, com menor abundância na área tardia, já as espécies heteroxênicas foram mais abundantes nas áreas com maior tempo pós distúrbio. Seguindo o proposto pela substituição do espaço-por-tempo (Pickett, 1989; Buyantuyev et al., 2012), pode-se inferir que a abundâncias das espécies endoparasitas acompanha a recuperação da vegetação nos locais estudados; conseqüentemente, fatores como umidade, disponibilidade de hospedeiros intermediários e definitivos podem ser associados a essa variação (Pietroock e Marcogliese, 2003; Zanzani et al., 2015; Vidal-Martínez e Wunderlich, 2017). Ainda, populações de lagartos são associadas positivamente ao tempo pós-distúrbio, onde a recuperação da vegetação aumenta a heterogeneidade do ambiente, influenciando no microclima e densidade de presas (Pawar et al., 2004; Rios-López e Aide, 2007).

Espécies monóxenas, além de potencialmente permanecerem no ambiente após algum tipo de estressor (Pietroock e Marcogliese, 2003), podem ser associadas ao hábito mais generalista na aquisição de seus hospedeiros (Froeschke et al., 2013), similarmente às espécies *r* estrategistas, que podem aumentar sua abundância e ou ocupar rapidamente locais perturbados (Connel, 1978; King et al., 2007; Koprivnikar e Redfern, 2012). Em resposta a isso, espécies heteroxênicas como por exemplo, trematódeos parasitos, são menos prováveis de persistirem em ambientes impactados (Huspeni e Lafferty, 2004; Anders et al., 2019). Análogo a isso, Espínola-Novelo et al., (2020), propõem que a idade do hospedeiro, seja determinante na aquisição de endoparasitas, hospedeiros jovens seriam equivalentes a “ambientes novos”, prontos para serem colonizados, estes seriam ocupados primeiro por espécies generalistas, hospedeiros “mais velhos” (com maior tempo de exposição ao ambiente), seriam colonizados por espécies especialistas (Espínola-Novelo et al., 2020).

Para a Caatinga, os endoparasitos associados a lagartos apresentam hábito generalista, sendo sua abundância relacionada à sazonalidade, sexo e tamanho do hospedeiro (Anjos et al., 2007; Almeida et al., 2008; Ávila et al., 2012; Lima et al.,

2017; Oliveira et al., 2017; Teixeira et al., 2017; Teles et al., 2017; Maia-Carneiro et al., 2018; Araujo Filho et al., 2020). Além disso, nós sugerimos que a história local da área, também como o ciclo de vida, são aspectos importantes para o modelo observado.

A variação temporal foi positivamente relacionada à abundância das espécies monoxênicas. Estágios de vida livre, ovos ou larvas podem ser especialmente susceptíveis a flutuações de umidade e temperatura (Pietroock e Marcogliese, 2003; Froeschke et al., 2013). Para as espécies heteroxênicas, apenas o período chuvoso na área intermediária teve valor significativo, podendo haver mudanças no hábito alimentar e disponibilidade de presas para espécies de lagartos em áreas de Caatinga (Vitt, 1995; Vasconcellos et al., 2010; Ferreira et al., 2017), que contribuiriam para a variação na abundância observada.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho representa o primeiro estudo sobre a relação entre supressão da vegetação, tempo pós-distúrbio e endoparasitos de lagartos, fornecendo dados integrais sobre a comunidade componente. Os dados suportam parcialmente aspectos da HDI na variação da abundância encontrada entre os sítios, especialmente para espécies monoxênicas. Porém, a relação entre tempo pós-distúrbio e variações nas comunidades de endoparasitos de lagartos se mostrou um importante fator de predição na organização dessas comunidades.

REFERÊNCIAS

- Aide, T. M., J. K. Zimmerman, J. B. Pascarella, L. Rivera e H. Marcano-Vega (2000) Forest Regeneration in a Chronosequence of Tropical Abandoned Pastures: Implications for Restoration Ecology. *Restoration Ecology*, 8, 328-338.
- Anders, J. L., Nakao, M., Uchida, K., Ayer, C. G., Asakawa, M., & Koizumi, I. (2019). Comparison of the intestinal helminth community of the large Japanese field mouse (*Apodemus speciosus*) between urban, rural, and natural sites in Hokkaido, Japan. *Parasitology international*, 70, 51-57.
- Anderson, R. C. (2000). Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission, Cabi.
- Anderson, R.C., A.G. Chabaud, and S. Willmott. (2009). Keys to the nematode parasites of vertebrates. Centre for Agriculture and Bioscience International, Wallingford, UK. 463 p.
- Anderson, R. M. e R. M. May (1979) Population biology of infectious diseases: Part I. *Nature*, 280, 361-367.
- Andrade-Lima, D. (1981) The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botanica* 4, 149-153.
- Anjos, L. A., W. O. Almeida, A. Vasconcellos, E. M. X. Freire e C. F. D. Rocha (2007) The alien and native pentastomids fauna of an exotic lizard population from Brazilian Northeast. *Parasitol Res*, 101, 627-628.
- Araujo Filho, J., S. Brito, V. Lima, A. Pereira, D. Mesquita, R. Albuquerque e W. Almeida (2017) Influence of temporal variation and host condition on helminth abundance in the lizard *Tropidurus hispidus* from north-eastern Brazil. *Journal of helminthology*, 91, 312-319.
- Araujo Filho, J., Teixeira, A., Teles, D., Rocha, S., Almeida, W., Mesquita, D., & Lacerda, A. (2020). Using lizards to evaluate the influence of average abundance on the variance of endoparasites in semiarid areas: Dispersion and assemblage structure. *Journal of Helminthology*, 94, E121. doi:10.1017/S0022149X19001147
- Ávila, R. W., L. A. Anjos, S. C. Ribeiro, D. H. Morais, R. J. da Silva e W. O. Almeida (2012) Nematodes of lizards (Reptilia: Squamata) from Caatinga biome, northeastern Brazil. *Comparative Parasitology*, 79, 56-63.
- Balmford, A., et al. (2003). Measuring the changing state of nature. *Trends in Ecology & Evolution* 18(7): 326-330.
- Belshaw, R. and B. Bolton (1993). The effect of forest disturbance on the leaf litter ant fauna in Ghana. *Biodiversity and Conservation* 2(6): 656-666.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. arXiv preprint arXiv:1406.5823.
- Blake, J. G. and B. A. Loiselle (2001). Bird assemblages in second-growth and old-growth forests, Costa Rica: perspectives from mist nets and point counts. *The Auk* 118(2): 304-326.

- Bloemers, G., Hodda, M., Lambshead, P.J.D., Lawton, J.H., Wanless, F.R. (1997). The effects of forest disturbance on diversity of tropical soil nematodes. *Oecologia* 111(4): 575-582.
- Bolker, B. M., Brooks, M. E., Clark, C. J., Geange, S. W., Poulsen, J. R., Stevens, M. H. H., & White, J. S. S. (2009). Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends in ecology & evolution*, 24(3), 127-135.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W. D., & Sheil, D. (2009). The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology letters*, 12(8), 798-805.
- Bordes, F., Morand, S., Pilosof, S., Claude, J., Krasnov, B. R., Cosson, J. F., ... & Herbreteau, V. (2015). Habitat fragmentation alters the properties of a host–parasite network: rodents and their helminths in South-East Asia. *Journal of Animal Ecology*, 84(5), 1253-1263.
- Borges, S. H. and P. C. Stouffer (1999). Bird communities in two types of anthropogenic successional vegetation in central Amazonia. *Condor*: 529-536.
- Brito, S. V., F. S. Ferreira, S. C. Ribeiro, L. A. Anjos, W. O. Almeida, D. O. Mesquita e A. Vasconcellos (2014) Spatial-temporal variation of parasites in *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) and *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Tropiduridae) from Caatinga areas in northeastern Brazil. *Parasitol Res*, 3, 1163-1169.
- Bucher, E. H. (1982). Chaco and Caatinga—South American arid savannas, woodlands and thickets. *Ecology of tropical savannas*, Springer: 48-79.
- Bush, A.O., Lafferty, K.D., Lotz, J.M. & Shostak, A.W. (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of parasitology* 83, 575-583.
- Bush, A. O., & Kennedy, C. R. (1994). Host fragmentation and helminth parasites: hedging your bets against extinction. *International journal for parasitology*, 24(8), 1333-1343.
- Buyantuyev, A., Xu, P., Piao, S., Wang. (2012). A space-for-time (SFT) substitution approach to studying historical phenological changes in urban environment. *PLoS One* 7(12).
- Casas, G., Darski, B., Ferreira, P.M.A., Kindel, A., Müller, S.C. (2016). Habitat structure influences the diversity, richness and composition of bird assemblages in successional Atlantic rain forests. *Tropical Conservation Science* 9(1): 503-524.
- Castelletti, C., Silva, J.M.C., Tabarelli, M., Santos, A.M.M. (2003). Quanto ainda resta da Caatinga? Uma estimativa preliminar. *Ecologia e conservação da Caatinga*: 777-796.
- Chaisiri, K., W. Chaeychomsri, J. Siruntawineti, A. Ribas, V. Herbreteau e S. Morand (2010) Gastrointestinal helminth infections in Asian house rats (*Rattus tanezumi*) from northern and northeastern Thailand. *Journal of Tropical Medicine and Parasitology*, 39, 29-35.

- Connell, J. H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.
- Davies, R. G., Paul, E., Dibog, L., Bignell, D.E., Hartmann, C., Nunes, L., Holt, J., Rouland, C. (1999). Successional response of a tropical forest termite assemblage to experimental habitat perturbation. *Journal of Applied Ecology* 36(6): 946-962.
- Davis, J. R., Boyle, S. A., Khan, A. A., Gay, A. L., Grisham, J. M., & Luque, L. E. (2012). Snake parasitism in an urban old-growth forest. *Urban Ecosystems*, 15(3), 739-752.
- Deplazes, P., Hegglin, D., Gloor, S., & Romig, T. (2004). Wilderness in the city: the urbanization of *Echinococcus multilocularis*. *Trends in parasitology*, 20(2), 77-84.
- Dunn, R. R. (2004) Recovery of faunal communities during tropical forest regeneration. *Conservation Biology*, 18, 302-309.
- Espínola-Novelo, J.F., González, M.T., Pacheco, A.S., Luque, J.L. and Oliva, M.E. (2020), Testing for deterministic succession in metazoan parasite communities of marine fish. *Ecol Lett*, 23: 631-641. doi:10.1111/ele.13463
- Esch, G. W. (1971) Impact of ecological succession on the parasite fauna in centrarchids from oligotrophic and eutrophic ecosystems. *American Midland Naturalist*, 86, 160-168.
- Estrada, A., Coates-Estradas, R., Meritt, D. (1994). Non Flying Mammals and Landscape Changes in the Tropical Rain Forest Region of Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 17(3): 229-241.
- Ferreira, A. S., de Oliveira Silva, A., da Conceição, B. M., & Faria, R. G. (2017). The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 27(2).
- Fonseca, G. A. B. da (1989) Small mammal species diversity in brazilian tropical primary and secondary forests of different sizes. *Revista Brasileira de Zoologia*, 6, 381-422.
- Fox, J. W. (2013). The intermediate disturbance hypothesis should be abandoned. *Trends in ecology & evolution*, 28(2), 86-92.
- Froeschke, G., van der Mescht, L., McGeoch, M., & Matthee, S. (2013). Life history strategy influences parasite responses to habitat fragmentation. *International Journal for Parasitology*, 43(14), 1109-1118.
- Garda, A.A., Costa, T.B., Santos-Silva, C.R., Mesquita, D.O., Faria, R.G., Conceição, B.M., Silva, I.R.S., Ferreira, A.S., Rocha, S.M., Palmeira, C.N.S., Rodrigues, R., Ferrari, S.F., Torquato, S. (2013): Herpetofauna of protected areas in the Caatinga I: Raso da Catarina Ecological Station (Bahia, Brazil). *Check List* 9: 405-414.
- Gardner, T. A., M. A. Ribeiro -Júnior, J. O. S. Barlow, T. C. S. Ávila-Pires Ávila-Pires, M. S. Hoogmoed e C. A. Peres (2007) The Value of Primary, Secondary, and Plantation Forests for a Neotropical Herpetofauna.
- Gardner, T. A., Barlow, J., Araujo, I. S., Ávila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., & Hoogmoed, M. S. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology letters*, 11(2), 139-150.

- Grigione, M., P. Burman, S. Clavio, S. Harper, D. Manning e R. Sarno (2014) A comparative study between enteric parasites of Coyotes in a protected and suburban habitat. *Urban ecosystems*, 17, 1-10.
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242(5396), 344-347.
- Guariguata, M. R. and R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management* 148(1): 185-206.
- Hamann, M., A. Kehr e C. González (2006) 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.
- Hernandez, A. D., Bunnell, J.F., Sukhdeo, M.V.K. (2006). Composition and diversity patterns in metazoan parasite communities and anthropogenic disturbance in stream ecosystems. *Parasitology* 134(1): 91-102.
- Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5(1): 25-37.
- Hudson, P. J., Dobson, A.P., Lafferty, K.D. (2006). Is a healthy ecosystem one that is rich in parasites? *Trends Ecol Evol* 21(7): 381-385.
- Huspeni, T. C. e K. D. Lafferty (2004) Using larval trematodes that parasitize snails to evaluate a saltmarsh restoration project. *Ecological Applications*, 14, 795-804.
- Jones, K. B. (1981). Effects of Grazing on Lizard Abundance and Diversity in Western Arizona. *The Southwestern Naturalist* 26(2): 107-115.
- King, K. C., McLaughlin, J. D., Gendron, A. D., Pauli, B. D., Giroux, I., Rondeau, B., & Marcogliese, D. J. (2007). Impacts of agriculture on the parasite communities of northern leopard frogs (*Rana pipiens*) in southern Quebec, Canada. *Parasitology*, 134(14), 2063-2080.
- King, K. C., McLaughlin, J. D., Boily, M., & Marcogliese, D. J. (2010). Effects of agricultural landscape and pesticides on parasitism in native bullfrogs. *Biological Conservation*, 143(2), 302-310.
- Klein, B. C. (1989). Effects of Forest Fragmentation on Dung and Carrion Beetle Communities in Central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.
- Koprivnikar, J. e J. C. Redfern (2012) Agricultural effects on amphibian parasitism: importance of general habitat perturbations and parasite life cycles. *J Wildl Dis*, 48, 925-36.
- Kruess, A. and T. Tscharntke (1994). Habitat Fragmentation, Species Loss, and Biological Control. *Science* 264(5165): 1581-1584.
- Lafferty, K. D. (1997). Environmental parasitology: What can parasites tell us about human impacts on the environment? *Parasitology Today* 13(7): 251-255.
- Lima, V. F., S. V. Brito, J. A. Araujo Filho, D. A. Teles, S. C. Ribeiro, A. A. Teixeira, A. Pereira e W. O. Almeida (2017) Helminth parasites of Phyllodactylidae and Gekkonidae lizards in a Caatinga ecological station, northeastern Brazil. *Biota Neotropica*, 17. (<https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2016-0263>)

- Lyles, A. M. and A. P. Dobson (1993). Infectious Disease and Intensive Management: Population Dynamics, Threatened Hosts, and Their Parasites. *Journal of Zoo and Wildlife Medicine* 24(3): 315-326.
- Maia-Carneiro, T., Motta-Tavares, T., Ávila, R. W., & Rocha, C. F. (2018). Helminth infections in a pair of sympatric congeneric lizard species. *Parasitology research*, 117(1), 89-96.
- Marcogliese, D. J. (2005). Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology* 35(7): 705-716.
- Miño, M. H., E. J. Rojas Herrera, J. Notarnicola e K. Hodara (2018) Helminth community from Azara's grass mouse (*Akodon azarae*) in three habitats with different land use in farming systems of Argentina. *Journal of Helminthology*, 93, 187-194.
- Mouillot, D., George-Nascimento, M., & Poulin, R. (2005). Richness, structure and functioning in metazoan parasite communities. *Oikos*, 109(3), 447-460.
- Oliveira, B. H. S., A. A. M. Teixeira, R. N. M. Queiroz, J. A. Araujo-Filho, D. A. Teles, S. V. Brito e D. O. Mesquita (2017) Nematodes infecting *Anotosaura vanzolinia* (Squamata: Gymnophthalmidae) from Caatinga, northeastern Brazil. *Acta Herpetologica*, 12, 103-108.
- Pawar, S. S., G. S. Rawat e B. C. Choudhury (2004) Recovery of frog and lizard communities following primary habitat alteration in Mizoram, Northeast India. *BMC Ecology*, 4, 10-10.
- Pianka, E. R. and S. E. Goodyear (2012). Lizard responses to wildfire in arid interior Australia: Long-term experimental data and commonalities with other studies. *Austral Ecology* 37(1): 1-11.
- Pickett, S. T. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. *Long-term studies in ecology*, Springer: 110-135.
- Pietroock, M. & Marcogliese, D.J. (2003) Free-living endohelminth stages: at the mercy of environmental conditions. *Trends in parasitology* 19, 293-299.
- Poulin, R. (1996) Richness, nestedness, and randomness in parasite infracommunity structure. *Oecologia* 105, 545-551.
- Poulin, R. 2008. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.
- Rêgo, A.A., and H.N. Ibañez. 1965. Duas novas espécies de Oochoristica, parasitas de lagartixas do Peru (Cestoda, Anoplocephalidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 63:67-73.
- Resasco, J., Bitters, M. E., Cunningham, S. A., Jones, H. I., McKenzie, V. J., & Davies, K. F. (2019). Experimental habitat fragmentation disrupts nematode infections in Australian skinks. *Ecology*, 100(1), e02547.
- Rios-López, N., & Mitchell Aide, T. (2007). Herpetofaunal dynamics during secondary succession. *Herpetologica*, 63(1), 35-50.
- Rodrigues, M.T. (1996): Lizards, snakes and amphisbaenians from the quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology* 30: 513-523.

- Robardet, E., Giraudoux, P., Caillot, C., Boue, F., Cliquet, F., Augot, D., & Barrat, J. (2008). Infection of foxes by *Echinococcus multilocularis* in urban and suburban areas of Nancy, France: influence of feeding habits and environment. *Parasite*, 15(1), 77-85.
- Rodrigues, M. T. (2003) Herpetofauna da Caatinga. *Ecologia e conservação da Caatinga* 1, 181-236.
- Sá, I.B., G.R. Riché & G.A. Fotius. (2004) *As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino*. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. 1ed. 17-36 pp. Ministério do Meio Ambiente/Universidade Federal de Pernambuco, Brasília.
- Santana, D.O., Faria, R.G., Ribeiro, A.D.S., Oliveira, A.C.F., Souza, B.B., Oliveira, D.G., Santos, E.D.S., Soares, F.A.M., Gonçalves, F.B., Calasans, H.C.M., Vieira, H.S., Cavalcante, J.G., Marteis, L.S., Aschoff, L.S., Rodrigues, L.C., Xavier, M.C.T., Santana, M.M., Soares, N.M., Figueiredo, P.M.F.G., Barreto, S.S.B., Franco, S.C., Rocha, S.M. (2011): Utilização do microhabitat e comportamento de duas espécies de lagartos do gênero *Tropidurus* numa área de Caatinga no Monumento Natural Grota do Angico. *Scientia Plena* 7: 1-9
- Silva, J.M. C., Tabarelli, M., Fonseca, M.T., LINS, L.V. (org). Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. Brasília (DF): MMA/UFPE/Conservation International – Biodiversitas – Embrapa Semi-árido, 2004. 382p.
- Silva, L., Manoel, Pedro., Uieda, V., Ávila, R.W., da Silca, R. (2019). Spatio-temporal Variation in Diet and its Association with Parasitic Helminths in *Ameivula pyrrhogularis* (Squamata: Teiidae) from Northeast Brazil. *Herpetological Conservation and Biology* 14: 325-336.
- Silva, P.S.D., I.R. Leal, R. Wirth, F.P.L. Melo & M. Tabarelli. (2012). Leaf-cutting ants alter seedling assemblages across second-growth stands of Brazilian Atlantic Forest. *Journal of Tropical Ecology*, 28: 361-368.
- Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America. Cahm: Springer International Publishing, 2017.
- Simões, R., Gentile, R., Rademaker, V., D'Andrea, P., Herrera, H., Freitas, T., ... & Maldonado, A. (2010). 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. *Journal of Helminthology*, 84(3), 266-275.
- Sures, B., M. Nachev, C. Selbach e D. J. Marcogliese (2017) Parasite responses to pollution: what we know and where we go in 'Environmental Parasitology'. *Parasites e Vectors*, 10, 65. (doi: 10.1186/s13071-017-2001-3).
- Teixeira, A.A.M, S. Brito, D. Teles, S. Ribeiro, J. Araujo-Filho, V. Lima, A. Pereira e W. Almeida (2017) Helminths of the Lizard *Salvator merianae* (Squamata, Teiidae) in the Caatinga, Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 312-317.

- Teixeira A.A.M, Riul P, Brito S.V, Araujo Filho J.A, Teles D.A, Almeida W.O, Mesquita D.O. (2020). Ecological release in lizard endoparasites from the Atlantic Forest, northeast of the Neotropical Region. *Parasitology* 147, 491–500. <https://doi.org/10.1017/S0031182020000025>
- Teles, D., S. Brito, A. Teixeira, S. Ribeiro, J. Araujo-Filho, V. Lima, A. Pereira e W. Almeida (2017) Nematodes associated with *Iguana iguana* (Linnaeus, 1758) (Squamata, Iguanidae) in Semi-arid areas of Northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 77, 514-518.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B. & Pareyn, F.G.C. (2002) *Ecorregioes propostas para o Bioma Caatinga*. 1ed. 71pp. Recife, Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental.
- Wilson, K., & Grenfell, B. T. (1997). Generalized linear modelling for parasitologists. *Parasitology Today*, 13(1), 33-38.
- Yamaguti, S. 1959. *Systema Helminthum - Cestodes*. Volume II. Interscience Publishers, London, UK.
- Yamaguti, S. 1963. *Systema Helminthum - Acanthocephala*. Volume V. Interscience Publishers, London, UK.
- Vanzolini, P.E., Ramos-Costa, A.M.M., Vitt, L.J. (1980): Répteis das Caatingas. Rio de Janeiro, Academia Brasileira de Ciências.
- Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A.M., Araujo, H.F.P., Oliveira, E. & Oliveira, U. (2010) Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of Northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54, 471-476.
- Vicente, J.J., H.O. Rodrigues, D.C. Gomes, and R.M. Pinto. (1993). Nematóides do Brasil. Parte III: Nematóides de répteis. *Revista Brasileira de Zoologia* 10:19–168.
- Vidal-Martinez, V. M., Pech, D., Sures, B., Purucker, S.T., Poulin, R. (2010). Can parasites really reveal environmental impact? *Trends Parasitol* 26(1): 44-51.
- Vidal-Martinez, V. M. and A. C. Wunderlich (2017). Parasites as bioindicators of environmental degradation in Latin America: A meta-analysis. *J Helminthol* 91(2): 165-173.
- Vitt, L.J. (1995): The ecology of tropical lizards in the Caatinga of Northeast Brazil. Norman, Oklahoma, Oklahoma Museum of Natural History, University of Oklahoma.
- Vitt, L. J. and P. A. Zani (1998). Ecological relationships among sympatric lizards in a transitional forest in the northern Amazon of Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14(1): 63-86.
- Zanzani, S. A., A. Gazzonis, S. Magistrelli e M. T. Manfredi (2015) Pulmonary and intestinal parasites in colony cats as markers for biodiversity in an urban area. *Urban ecosystems*, 18, 1415-1425.

CAPÍTULO 03

“Padrões Topológicos em Redes de Interações entre Dieta, Endoparasitos e seus Hospedeiros Lagartos, em Áreas de Caatinga Pós-Distúrbio”

RESUMO

Redes de interações fornecem potenciais informações acerca das relações entre espécies, elas podem ser usadas na predição de extinções, ações antrópicas e a chegada de espécies exóticas sobre as comunidades. De acordo com o tipo de interação, padrões podem surgir como por exemplo, é esperado que redes antagonistas (predador/presa ou parasito/hospedeiro) apresentem padrão modular, enquanto redes mutualísticas (polinizador/planta), apresentem padrão aninhado. Além disso, sistemas de interações podem indicar mecanismos de coevolução, resiliência ambiental e mudanças no papel das espécies. No presente capítulo, nós descrevemos a topologia das redes de interação entre endoparasitos, seus hospedeiros lagartos e os itens alimentares para 16 espécies de lagartos, em três ambientes de Caatinga, localizados no Alto Sertão Sergipano. Da mesma forma, nós apresentamos o efeito temporal sobre o aninhamento e conectância das redes. As áreas diferem entre si de acordo com o tempo pós **Evento Estressor (EE)** (supressão da vegetação), sendo: área inicial (cinco anos pós **EE**); área intermediária (15 a 20 anos pós **EE**); área tardia (35 anos pós **EE**). As redes foram divididas entre bipartidas (endoparasito – hospedeiro ou dieta - lagarto) e unipartidas, com três níveis (endoparasito – lagarto - dieta), além das espécies de lagartos, as redes foram montadas com 13 taxa de endoparasitos e 24 categorias de itens predados. As redes apresentaram padrão aninhado, o que pode indicar que as espécies que são especialistas, trilham o mesmo caminho na rede que as espécies generalistas. Por outro lado, um sistema aninhado pode refletir a presença de espécies consideradas generalistas, ou um ambiente que teve o número de espécies simplificado por meio de algum evento.

Palavras-chave: Redes de Interação; Caatinga; Aninhamento; Conectância.

ABSTRACT

Interaction networks provide potential information about the relationships between species, they can be used in the prediction of extinctions, anthropic actions and the arrival of exotic species over communities. Depending on the type of interaction, patterns may arise, for example, it is expected that antagonistic networks (predator / prey or parasite / host) will have a modular pattern, while mutualistic networks (pollinator / plant) will have a nested pattern. In addition, interaction systems can indicate mechanisms of coevolution, environmental resilience and changes in the role of species. In this chapter, we describe the topology of the interaction networks between endoparasites, their lizard hosts and food items for 16 species of lizards, in three environments of Caatinga, located in Alto Sertão Sergipano. Likewise, we present the temporal effect on the nesting and connectivity of networks. The areas differ according to the time after the Stressful Event (EE) (suppression of vegetation), being: initial area (five years after EE); intermediate area (15 to 20 years after EE); late area (35 years after EE). The nets were divided between bipartite (endoparasite - host or diet - lizard) and unipartite, with three levels (endoparasite - lizard - diet), in addition to the species of lizards, the nets were assembled with 13 rate of endoparasites and 24 categories of predated items . The nets presented a nested pattern, which may indicate that species that are specialists, follow the same path in the network as generalist species. On the other hand, a nested system may reflect the presence of species considered to be generalists, or an environment that has had the number of species simplified through some event.

Keywords: Interaction Networks; Caatinga; Nesting; Connectance.

INTRODUÇÃO

A perda de biodiversidade nas comunidades biológicas e o crescente colapso de funções ecossistêmicas, que resultam do desmatamento e outras atividades antrópicas, desafiam os cientistas a desenvolver estratégias de restauração ecológica fundamentadas nos mais recentes avanços das teorias ecológicas e evolutivas (Losos *et al.* 2013; Palmer *et al.* 2016; Perino *et al.* 2019). Nesse sentido, a descrição e compreensão de padrões de interações ecológicas ao longo de gradientes de regeneração florestal representam uma abordagem útil para rapidamente gerar entendimento sobre a dinâmica temporal da biodiversidade (Pickett 1989). Tal abordagem é baseada na ideia de substituições espaço-por-tempo (EPT), a qual compara variáveis ecológicas entre sítios similares que presumidamente estão em diferentes estágios sucessionais (Walker *et al.* 2010). A aplicação da abordagem de EPT associada ao estudo de redes de interações ecológicas representa uma promissora direção de pesquisa sobre como estrutura e dinâmica da biodiversidade variam no curso da regeneração florestal, possibilitando o desenvolvimento de abordagens preditivas que promovam a restauração de comunidades ecológicas estáveis e funcionalmente diversas (Raimundo *et al.* 2018a).

A descrição de padrões nas redes ecológicas, levam a interpretações úteis sobre o funcionamento das comunidades (Fontaine *et al.*, 2011). A ocorrência de redes aninhadas, onde grupos de especialistas interagem com as mesmas espécies, com as quais os grupos de espécies generalistas também interagem, surgem como uma forma de se manter a comunidade menos suscetível a mudanças ambientais (Bascompte, 2003; Flores *et al.*, 2011). Por outro lado, o padrão modular, onde há a formação de subgrupos que interagem mais entre si do que com o restante da rede, podem ser relacionados a comunidades compostas por espécies especialistas (Cantor *et al.*, 2017; Marquitti, *et al.*, 2014; Poisot *et al.*, 2013). Ambos esses modelos de redes, estão sujeitos a variação de sua magnitude com o aumento da conectância (número de ligações entre espécies) (Cantor *et al.*, 2017; Fortuna *et al.*, 2010).

Esses dois padrões estruturais representam os extremos de um gradiente das possibilidades de organização de uma rede de interações ecológicas. Por um lado, uma rede modular apresenta subconjuntos de espécies que interagem mais entre si do que com o restante das espécies na rede (Barber, 2007) e, portanto, formam dois ou mais módulos de interações ecológicas, onde as interações apresentam mais afinidade dentro

do módulo, do que com o restante da rede (Raimundo *et al.* 2018b). Por outro lado, estruturas aninhadas indicam um padrão organizacional no qual a rede tem um único núcleo de interações, o qual é dominado por espécies generalistas, que frequentemente interagem entre si, e no qual as espécies especialistas estão mais frequentemente associadas às generalistas (Bascompte *et al.* 2003).

A estrutura de uma rede ecológica pode ser moldada pela adição ou remoção de uma determinada espécie local (Dunne *et al.*, 2002). O entendimento do papel de cada espécie na construção da rede pode ser usado para prever efeitos de extinções, entrada de espécies exóticas, além de identificar potenciais espécies-chave (Andresen *et al.*, 2018; Jordano *et al.*, 2016; Raimundo *et al.*, 2018a). Em um sistema de interações, as espécies (nós) podem influenciar a topologia da rede e, em contrapartida, a topologia pode influenciar na organização dos nós (Langendorf e Doak, 2019).

A modularidade pode ser mais associada a redes de teias tróficas, partição de recursos, mutualismo e relações parasito/hospedeiro (Brito *et al.*, 2014; Marquitti *et al.*, 2014; Poulin, 2010; Thébault e Fontaine, 2010), pois tais comunidades podem ser regidas por fortes traços filogenéticos e intensa competição (Espinosa-Soto e Wagner, 2010). De outra forma, o aninhamento pode estar relacionado a esquemas de metacomunidade, como forma de continuação das espécies no ambiente, uma vez que especialistas que interagem com especialistas podem ser mais propensos a extinções (Almeida-Neto *et al.*, 2008). O aninhamento favorece a manutenção de espécies raras, aumentando o número de espécies coexistindo (Bascompte, 2003; Fortuna *et al.*, 2010).

Para redes antagonísticas, como entre parasitos e seus hospedeiros, a modularidade e aninhamento são influenciados por aspectos do parasito, como o ciclo de vida (Poisot *et al.*, 2013), e por características de seus hospedeiros, como forrageio e dieta (Brito *et al.*, 2014a,b). A análise da organização das espécies na rede pode fornecer pressupostos para explicar a dispersão de uma infecção na população e possíveis unidades que coevoluíram (Poulin, 2010).

Em relação ao ciclo de vida, ectoparasitos tidos como obrigatórios, tendem a apresentar padrão mais modular, enquanto que ectoparasitos facultativos são mais aninhados, (Poisot *et al.*, 2013; Fontaine *et al.*, 2011). O número de hospedeiros que um parasito pode infectar é outro fator determinante na topologia da rede, embora seja difícil identificar a especificidade do parasito em relação a aquisição do hospedeiro, as

vezes sendo necessário acompanhamento em laboratório (Poulin, 2008; Bellay et al., 2011).

Embora tenha havido uma crescente nos números de trabalhos sobre redes entre parasitos e seus hospedeiros (Poulin, 2010), até recentemente, esse tipo de interação contava como um subgrupo dentro das relações entre parasitóides e seus hospedeiros (Ings et al., 2009); há escassez nessa área, especialmente para endoparasitos e seus hospedeiros vertebrados. Para ambientes semiáridos, Brito e colaboradores (2014b), em um trabalho inicial sobre redes entre endoparasitos e hospedeiros lagartos, observaram que as redes apresentam padrão modular e são determinadas pela filogenia e tipo de hábitat dos lagartos.

No presente estudo, nós utilizamos recortes temporal e sazonal, com o objetivo de identificar como a organização das redes entre endoparasitos e seus hospedeiros lagartos é influenciada pela supressão da vegetação, utilizando áreas em restauração passiva em três momentos pós-distúrbio (áreas inicial, intermediária e tardia).

Tendo em vista que as redes de interação podem fornecer respostas sobre a organização das espécies frente a distúrbios ambientais, além de sofrerem possíveis variações sazonais, nós testamos as seguintes hipóteses: (1) considerando o padrão modular para interações antagonísticas, há um aumento gradual na modularidade, com consequente diminuição no aninhamento, entre a área inicial e a área tardia, sendo o fator temporal também responsável pelas variações encontradas; (2) considerando que, as espécies de endoparasitos podem ser consideradas generalistas, e os lagartos apresentam dieta generalista, o aninhamento pode aumentar em relação ao tempo pós evento estressor.

MATERIAL E MÉTODOS

As coletas foram realizadas em três áreas de coleta no Alto Sertão Sergipano, Nordeste do Brasil. Cada área é composta por dois pontos de coleta, totalizando seis unidades amostrais. As áreas foram classificadas quanto ao tempo de recuperação (a informação quanto ao tempo decorrido foi obtida através de relatos dos moradores/proprietários) a contar da data do Evento Estressor (supressão da vegetação para criar “campos de pasto”), da seguinte maneira: Área I (Inicial): localizada nos

municípios de Porto da Folha (Assentamento Quilombola de Mocambo) e Poço Redondo (Fazenda Particular), com 5 anos pós Evento Estressor (EE); Área II (Intermediária): localizada no município de Poço Redondo (Monumento Natural Grota do Angico e Fazenda Angico), com 15 à 20 anos pós EE; Área III (Tardia): localizada nos municípios de Canindé do São Francisco (Fazenda Jerimum) e Porto da Folha (Assentamento Quilombola de Mocambo), com 35 anos pós EE. As áreas são próximas entre si, distando aproximadamente 40 Km entre os pontos mais afastados.

As áreas foram caracterizadas baseadas nos seguintes parâmetros: (i) Proporção de áreas com folhiço; (ii) Proporção de áreas com rochas; (iii) Proporção de solo exposto; (iv) Densidade de arbustos; (v) Distância da árvore mais próxima (tendo como base o balde central do *pitfall trap*); (vi) Circunferência na Altura do Peito (CAP), da árvore mais próxima; (vii) Cobertura do dossel; (viii) Abundância total de árvores; (ix) Riqueza total de espécies arbóreas; (x) Número total de bromélias; (xi) Número total de cactáceas; (xii) Número total de troncos (maiores do que 1 metro, com circunferência superior a 6 cm). Com o objetivo de analisar se a estrutura do habitat varia entre as áreas, foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA), inserindo e descartando variáveis por meio do teste de significância de redução dos desvios (χ^2). Após esse tratamento, as categorias: porcentagem de solo exposto; distância da árvore mais próxima; CAP da árvore mais próxima; abundância e riqueza de árvores, foram utilizadas em uma PCA (Programa PAST), sendo utilizados os valores do primeiro eixo desta (86.88% de explicação), em uma análise de variância (ANOVA) com teste a posteriori de Tuckey.

Foram encontradas mudanças significativas nas variáveis estruturais, (Tuckey: Inicial – Intermediário $p < 0.001$; Inicial – Tardio < 0.001 ; Intermediário – Tardio $p = 0.007$), em relação a cronossequência entre as área inicial, intermediária e tardia, houve uma diminuição na proporção de solo exposto e distância da árvore mais próxima, e um aumento na circunferência, abundância e riqueza das árvores. Esses dados foram coletados e trabalhados estatisticamente, durante o doutorado da Dr. Stéphanie Menezes Rocha (UFPB), sob a orientação do professor Dr. Daniel Oliveira Mesquita (UFPB). A Dr. Stéphanie trabalha com ecologia (dieta, reprodução, uso do habitat) de lagartos em áreas de Caatinga (Rocha, 2018: Efeitos da Sucessão Ecológica na Estruturação de Taxocenoses de Lagartos em Áreas de Caatinga).

Todos os locais de coleta estão inseridos no domínio de Caatinga, região semi-árida do nordeste do Brasil, clima Bshn- segundo Köppe, pertencentes a Depressão Sertaneja Meridional (Ab' Saber, 1974; Velloso et al., 2002), no alto sertão Sergipano. O regime pluviométrico possui duas estações bem demarcadas, com quatro meses de chuva e oito meses de período seco. Sendo a média de precipitação em torno de 500mm ano, a média de temperatura anual varia entre 26°C e 28°C. A vegetação é composta por plantas típicas da Caatinga arbustiva arbórea, com presença de cactos e bromélias (Andrade-Lima, 1981; Sá et al., 2004).

Coleta de dados

Os locais foram amostrados através de coletas pontuais com duração de 30 dias de campo, uma no período seco entre os meses de Abril e Agosto (2016), outra no período chuvoso entre Setembro (2015) e Fevereiro (2016). Os espécimes foram coletados por meio de armadilhas de interceptação e queda (*pitfall-trap*), em forma de “Y”, em cada área, foram instaladas 24 armadilhas, divididas em três transectos com 1 Km de distância entre si, cada armadilha foi montada com 20 m de distância uma da outra.

Busca ativa

Foram vasculhados os micro-habitat (fendas e superfícies de rochas, cascas de árvores/arbustos, troncos e galhos de árvores) em busca dos lagartos, estes quando encontrados foram coletados com emprego de laços, ligas de borracha (garrotes) ou manualmente. Após a captura os espécimes foram transportados ao laboratório, em seguida foram pesados com uma balança de precisão (0.01g), mensurados quanto ao Comprimento Rostro-Cloacal (CRC), Comprimento Caudal (CC) em milímetros, com um paquímetro digital (0.01) e eutanasiados por meio de uma injeção letal de lidocaína (2%). Em seguida os espécimes foram etiquetados, fixados em formol a 10% e preservados em álcool 70%. A autorização para coleta emitida pelo SISBIO-ICMBio está registrada sob o número (48122-2).

Os lagartos foram dissecados sob lupa estereomicroscópica, sendo analisado o pulmão, estômago, fígado, vesícula biliar, intestino delgado e grosso, assim como as cavidades em busca de endoparasitas. Quando encontrados, os endoparasitas foram contabilizados e armazenados em álcool 70% para posterior identificação. Os espécimes foram identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio do

microscópio equipado com um analisador de imagens (Carl Zeiss Microimaging GmbH, Gottingen, Germany), sendo montados em lâminas temporárias com a utilização de meio de ácido láctico (nematódeos), meio de Hoyer (pentastomídeos) e corados em carmim acético e montados em lugol (acantocéfalos, trematódeos e cestódeos), (Yamaguti, 1959; 1963; Rêgo e Ibáñez, 1965; Travassos, 1969; Vicente et al., 1993; Anderson et al., 2009). Os estômagos foram dissecados e os itens alimentares foram identificados até o menor nível taxonômico possível (Ordem, exceto Formicidae), além de material vegetal e a categoria “vertebrado” para itens com alto grau de digestão, foram encontradas 24 categorias alimentares, estas foram contabilizadas e medidas quanto ao comprimento e largura, para posterior cálculo do índice volumétrico. Para o nosso trabalho, foram utilizados apenas a abundância total e a abundância relativa de cada item.

Redes de Interações

Descrevemos os padrões estruturais das redes de interações para todas as áreas, levando em conta a estação (seca/chuva). As análises estruturais das redes foram realizadas de duas formas. Primeiro, foram consideradas as redes bipartidas, formadas por interações entre endoparasitos e hospedeiros e entre lagartos e seus itens alimentares. Adicionalmente, foi considerada a rede ecológica formada pelo conjunto global das interações, distribuídas em três níveis - itens alimentares, hospedeiros e endoparasitos. As matrizes para as redes bipartidas foram construídas utilizando-se as espécies de endoparasitos, ou as categorias alimentares nas colunas, e as espécies de lagartos nas linhas. Para as matrizes quadradas (redes unipartidas), as espécies ocuparam tanto as linhas, quanto as colunas. Foi atribuído o valor ‘1’ para a presença e ‘0’ para a ausência da interação para cada par de espécies nessas matrizes.

A modularidade foi computada por meio do programa MODULAR (Versão Alfa 0.21); (Marquitti et al., 2014), usando-se a métrica Q_B para as redes bipartidas e (Barber, 2007) e a métrica Q para redes unipartidas (Newman e Girvan, 2004). Esses índices de modularidade variam entre “0” e “1”, onde “0” implica a ausência total de módulos e “1” indica a formação de módulos perfeitos entre as espécies. Foram realizadas 999 aleatorizações para a simulação dos modelos nulos; esses modelos seguem os algoritmos $P1$ e $P2$, onde, o primeiro conserva o tamanho e a conectância da rede, e

aleatoriza as ligações realizadas, e o segundo mantém parte da estrutura da rede original, conservando a distribuição das ligações por nó (Marquitti et al., 2014). A modularidade pode surgir quando determinados grupos (nós) de espécies, (ou quaisquer elementos), apresentam maior número de interações com outro determinado grupo de nós, quando em comparação com o restante da rede; os valores dos índices Q_B e Q representam a fração das conexões desses nós dentro do mesmo módulo e o modelo nulo compara se esta fração pode ser gerada ao acaso ou não (Marquitti et al., 2014).

O aninhamento foi calculado para as matrizes de níveis e globais. Foi utilizado o programa ANINHADO (Guimarães e Guimarães, 2006), utilizando a métrica NODF (999 aleatorizações). Os valores desse índice variam entre “0” e “100”; valores maiores indicam um maior aninhamento, onde as espécies especialistas utilizam os mesmos recursos ou apresentam interações com o mesmo grupo de espécies consideradas generalistas; do contrário, valores menores podem indicar uma organização mais modular dentro da rede (Poisot et al., 2013).

Utilizando-se os valores da prevalência das espécies de endoparasitos, e da frequência relativa para a dieta, nós realizamos uma análise de aninhamento quantitativo (WNODF) e conectância para cada área estudada, foi utilizado o pacote “bipartite” através do programa R (R Core Team, 2019), o WNODF apresenta raciocínio similar ao NODF, embora aquele possa ser computado utilizando dados de abundância ou frequência (Almeida-Neto e Ulrich, 2011). A conectância está relacionada a proporção ($0 \sim 1$) de links realizados por cada nó, em alguns casos, ela pode diminuir com o aumento da riqueza de espécies (Mouillot et al., 2008), ou ainda variar de acordo com o aninhamento da rede (Cantor et al., 2017).

RESULTADOS

Modularidade

Foram encontrados valores baixos de modularidade em todas as redes analisadas (<0.39). Além disso, os valores encontrados não diferiram significativamente dos valores gerados ao acaso ($P1 > 0.4$ e $P2 > 0.3$). As redes bipartidas entre endoparasitos e hospedeiros não mostraram variação de modularidade entre as áreas e estação, sendo que a área inicial durante a estação seca apresentou modularidade de (0.37) e a área tardia, durante o período chuvoso (0.19), tanto para as redes bipartidas quanto para as

redes unipartidas, dentro de nossos resultados, esses valores foram o maior e o menor, respectivamente, (Tabela 01; 02).

Tabela 01: Número de módulos (N), modularidade (M) e valores do p (P1 e P2), para a associação entre lagartos, seus endoparasitos e dieta. Espécimes coletados em ambientes de Caatinga, no alto sertão Sergipano.

Áreas: Endoparasitas	N	M	P 1	P 2	Áreas: Dieta	N	M	P 1	P 2
Inicial chuva	4	0.28	>0.05	>0.05	Inicial chuva	4	0.21	>0.05	>0.05
Inicial seca	4	0.37	>0.05	>0.05	Inicial seca	5	0.21	>0.05	>0.05
Intermediária chuva	3	0.26	>0.05	>0.05	Intermediária chuva	4	0.22	>0.05	>0.05
Intermediária seca	3	0.28	>0.05	>0.05	Intermediária seca	4	0.21	>0.05	>0.05
Tardio chuva	4	0.26	>0.05	>0.05	Tardio chuva	4	0.19	>0.05	>0.05
Tardio seca	4	0.30	>0.05	>0.05	Tardio seca	4	0.21	>0.05	>0.05

Tabela 02: Número de módulos (N), modularidade (M) e valores do p (P1 e P2) para a análise de redes unipartidas (lagartos, seus endoparasitos e dieta). Espécimes coletados em ambientes de Caatinga, no alto sertão Sergipano.

Áreas: GLOBAL	N	M	P 1	P 2
Inicial chuva	4	0.21	>0.05	>0.05
Inicial seca	4	0.20	>0.05	>0.05
Intermediária chuva	3	0.21	>0.05	>0.05
Intermediária seca	3	0.21	>0.05	>0.05
Tardio chuva	4	0.19	>0.05	>0.05
Tardio seca	4	0.19	>0.05	>0.05

Aninhamento

Para as redes entre endoparasitos e lagartos, os valores de aninhamento variaram entre as áreas e estação, sendo que os valores encontrados, diferiram significativamente dos modelos gerados ao acaso apenas na área inicial e tardia durante o período chuvoso, a área intermediária não apresentou aninhamento significativo durante as estações. O aninhamento para as redes lagarto/presa, foram menores do que o encontrado para as redes de endoparasito/hospedeiro, porém, em todas as áreas e estações, esses valores diferiram significativamente daqueles esperados ao acaso (Tabela 03).

Tabela 03: Valores do aninhamento entre endoparasitos e seus hospedeiros lagartos, também como, aninhamento entre a dieta e seus consumidores lagartos. Espécimes coletados em ambientes de Caatinga, no alto sertão Sergipano.

Áreas: Endoparasitos	NODF(Ce)	P(Ce)	Áreas: Dieta	NODF(Ce)	P(Ce)
Inicial chuva	28.40	0.01	Inicial chuva	24.13	0.00
Inicial seca	22.54	0.10	Inicial seca	23.86	0.00
Intermediária chuva	25.75	0.06	Intermediária chuva	22.66	0.02
Intermediária seca	21.65	0.44	Intermediária seca	22.85	0.00
Tardio chuva	26.83	0.00	Tardio chuva	23.98	0.00
Tardio seca	23.30	0.07	Tardio seca	24.88	0.00

A análise das redes unipartidas, mostram padrão semelhante com as redes de lagarto/presa, baixo valor de aninhamento, mas estatisticamente significativo, para todas as áreas e entre as estações temporais (Tabela 04); (Figura 01; 02; 03).

Tabela 04: Valores do aninhamento para as redes unipartidas (endoparasitos/dieta/lagartos). Espécimes coletados em ambientes de Caatinga, no alto sertão Sergipano.

Áreas	NODF(Ce)	P(Ce)
Inicial chuva	13.49	0.00
Inicial seca	13.58	0.00
Intermediária chuva	12.31	0.00
Intermediária seca	14.45	0.00
Tardio chuva	14.13	0.00
Tardio seca	13.83	0.00

A análise quantitativa (WNODF) da prevalência (endoparasitos) e frequência relativa (dieta), revelou variações no aninhamento e conectância entre as áreas e estações (Tabela 05); (Ver figura 01;02;03). Para os endoparasitos, o aninhamento nas áreas inicial e tardia foram similares durante o período chuvoso, sendo o maior número de ligações realizadas no período de chuva na área inicial. A dieta demonstrou valores mais próximos entre as áreas e estações, possivelmente, devido ao forte valor filogenético entre presa e predador.

Tabela 05: Análise quantitativa (WNODF) da prevalência (endoparasitos) e frequência relativa (dieta) para os lagartos coletados em ambientes de Caatinga, no alto sertão Sergipano.

WNODF_Endoparasitos			WNODF_Dieta		
Matrix	WNODF	Conectância	Matrix	WNODF	Conectância
inicial chuva	42.14	0.42	inicial chuva	21.49	0.39
inicial seca	15.55	0.35	inicial seca	18.38	0.44
intermediária chuva	20.27	0.37	intermediária chuva	27.29	0.39
intermediária seca	28.04	0.35	intermediária seca	24.54	0.44
tardio chuva	42.89	0.37	tardio chuva	19.75	0.43
tardio seca	28.84	0.36	tardio seca	25.16	0.41

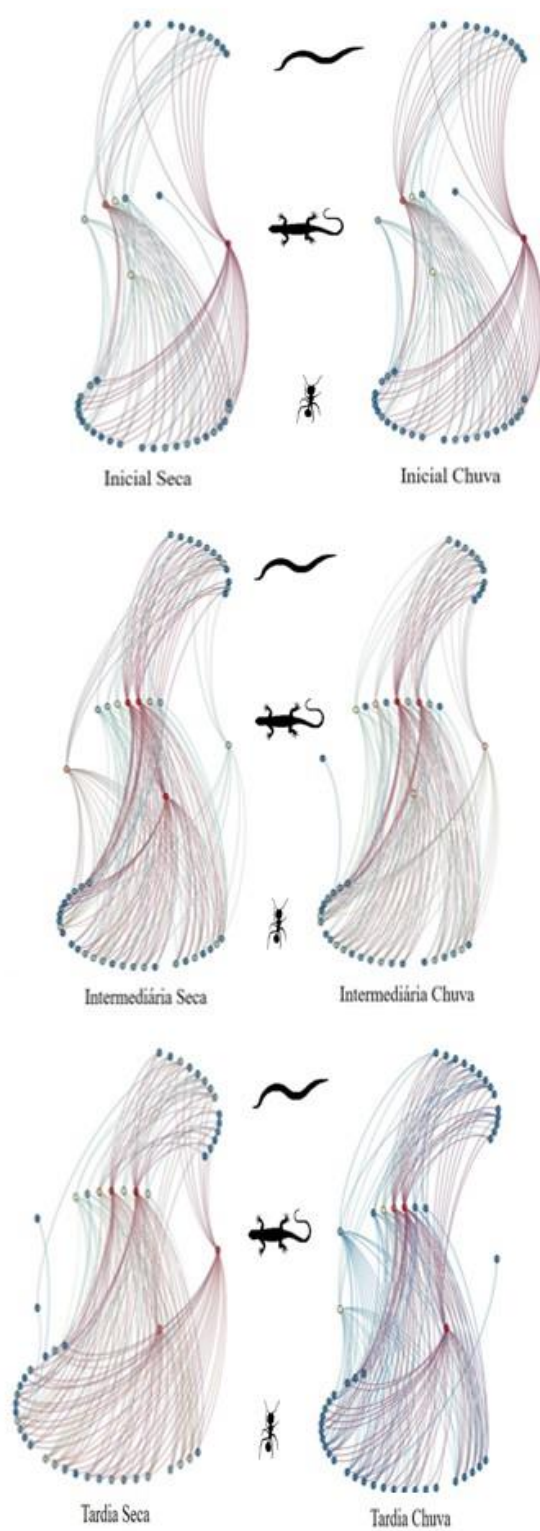


Figura 01: Padrão temporal das redes de interações entre endoparasitos, lagartos, e itens alimentares, dados coletados em três áreas de Caatinga, no Alto Sertão Segipano, nordeste do Brasil.

DISCUSSÃO

Modularidade

Sistemas gerados por mecanismos de coevolução, onde há a presença de espécies especialistas, apresentam comumente grupos organizados em compartimentos ou em módulos (Lewinsohn et al., 2006; Marquitti, 2014), embora, a caracterização de uma rede em módulos ou em um grupo aninhado, possam revelar apenas extremos de um contínuo (Sauve et al., 2014). A topologia de redes pode apresentar modularidade baixa e aninhamento não significativo, revelando mecanismos difusos na organização da comunidade, onde a abundância, conectância, presença de espécies generalistas e aleatoriedade podem contribuir mais fortemente para estrutura da rede (Thébault e Fontaine, 2010; López-Carretero et al., 2014).

Grupos de nós em um conjunto modular podem apresentar, de fato, filogenias próximas e uso de hábitat semelhante (Thébault e Fontaine, 2010), possivelmente como frutos da seleção direcional. Módulos podem surgir de interações entre organismos que representam unidades que coevoluíram, onde mudanças morfofisiológicas foram recíprocas (Marquitti, 2014; Poulin, 2010). Nós encontramos baixa modularidade em todas as redes analisadas, contrariando o achado de Brito e colaboradores (2014b), onde a topologia das redes de interações entre lagartos/dieta e endoparasitos apresentaram padrão modular. Embora seja esperado que relações antagonísticas (parasito/hospedeiro e predador/presa) apresentem padrão modular (Sauve et al., 2014).

A abundância de recursos, ou o uso de recursos generalizados pode contribuir para a não competição entre espécies (Winemiller e Pianka, 1990; Fontaine et al., 2013). Da mesma forma, comunidades onde as interações interespecíficas não são fortes o suficiente para que ocorra a formação de grupo especializados, podem não apresentar módulos na estrutura das redes (Espinoza-Soto e Wagner, 2010). A ausência de módulos pode favorecer a estabilidade da rede, uma vez que, a extinção de espécies pertencentes ao módulo, pode ocasionar extinções em cascata das demais espécies (Fortuna et al., 2010). Para interações antagonísticas, como parasitos e seus hospedeiros e interações predador-presa, é esperado que as redes apresentem padrão modular, especialmente para “parasitos obrigatórios”, isso é associado a alta especificidade de algumas espécies parasitas (Mouillot et al., 2008; Espinoza-Soto e Wagner, 2010; Poisot et al., 2013). Esse padrão é encontrado para as interações entre endoparasitos e

seus hospedeiros lagartos, e itens alimentares, em ambientes de Caatinga (Brito et al., 2014b), onde os autores apontam que aspectos ecológicos e filogenéticos são responsáveis pelo alta modularidade encontrada.

.Aninhamento

O aninhamento pode surgir como resultado da abundância e afinidade das espécies locais, este modelo é encontrado em várias escalas desde o nível molecular a populações de vertebrados (Cantor et al., 2017). Comumente, o aninhamento é associado a organizações menos suscetíveis à extinção de espécies, onde os especialistas tendem a interagir com as espécies generalistas, uma vez que, especialistas interagindo com especialistas, ou espécies raras interagindo entre si, podem vir a ser extintas mais rapidamente (Bascompte et al., 2006; Fortuna et al., 2010; Cantor et al., 2017).

Fatores como impactos antrópicos podem alterar a topologia das redes; a alteração do hábitat para cultivo é associado a diminuição da homogeneidade nas interações entre vespas parasitóides e seus hospedeiros (Tylianakis et al., 2007), embora a riqueza de espécies possa não mudar entre as áreas. O papel das espécies dentro da rede pode ser alterado após catástrofes naturais, onde espécies especialistas venham a se tornar generalistas, como demonstrado por formigas associadas a plantas após furacões (Sánchez-Galván et al., 2012).

Após perturbações no ambiente, as espécies podem apresentar variações tanto na abundância local (Vázquez et al., 2005; Tylianakis et al., 2007), como nas interações dentro da rede (Sánchez-Galván et al., 2012), isso pode alterar a topologia do sistema (Bluthgen et al 2006; Fontaine et al., 2011). Por outro lado, após o estresse no ambiente, as espécies podem vir a se organizarem pelo caminho “mais simples”, isso pode gerar aninhamento dentro da rede (Bascompte, 2003; Almeida-Neto et al., 2008) gerando robustez ao sistema, embora possa ocorrer simplificação na composição de espécies, ou aumento no generalismo das interações pelas espécies remanescentes (Nielsen e Totland 2014).

Por outro lado, para endoparasitos, nós encontramos aninhamento significativo apenas durante o período de chuvas, nas áreas iniciais e tardia. A falta de aninhamento na área intermediária e durante o período seco nas demais, pode ser devido a fatores ligados ao clima, ou como resposta aos efeitos da supressão vegetacional (Dalsgaard et

al., 2013; Bender et al., 2017), ou ainda a mudanças no papel das espécies (Jordano, 2016). Para os itens consumidos, os valores de aninhamento foram estatisticamente significativos e “mais homogêneos” entre as áreas, isso pode estar associado a filogenia do lagarto, onde a escolha da presa possa ser restringida pelo tamanho e uso do hábitat (Brito et al., 2014b).

A conectância pode ser entendida como uma medida de especialização para endoparasitos (Araújo et al., 2015). A conectância foi levemente maior nas área inicial, durante o período chuvoso, a conectância pode responder negativamente ao aumento da riqueza de espécies, além disso, a diminuição na conectância com a adição de espécies, podem indicar que, as interações sejam direcionadas por competição intraespecífica (Jordano e Olesen, 2006; Mouillot et al., 2008). Para os itens alimentares, a conectância manteve valores similares entre as áreas e entre as estações, a dieta dos lagartos em áreas de Caatinga, podem ser influenciada pela disponibilidade local de recursos e pela variação sazonal (Kolodiuk et al., 2009; Ferreira et al., 2017), mas, uma vez que a restrição no consumo de presas tenha base na ecologia e filogenia, as espécies podem manter sua dieta mesmo em estações diferentes (Bender et al., 2017; Ferreira et al., 2017).

As redes unipartidas apresentaram aninhamento significativo entre as áreas e estações, embora não tenhamos informações sobre o uso de espécies como hospedeiros intermediários, impossibilitando uma análise “fechada” da rede. É conhecido que a adição de parasitos em análises de redes de interações, contribuam para o aumento do tamanho, conectância e robustez da rede (Poulin, 2010; Poisot et al., 2013; Bellay et al., 2018). As redes entre endoparasitos, dieta e lagartos são altamente aninhadas, contrariando o reportado por Brito e colaboradores (2014b). A principal diferença pode ser atribuída aos locais de coleta, onde estes autores tenham coletados dados em unidade de proteção ambiental, e o presente estudo tenha sido em áreas que sofreram ações antrópicas recentes.

A avaliação do aninhamento baseada “no peso” (WNODF) das espécies pode ser mais fiel à realidade da comunidade (Poulin, 2010; Poisot et al., 2015). As espécies de endoparasitos apresentaram marcada variação temporal e entre as áreas. Durante o período chuvoso, a área inicial e tardia apresentaram valores semelhantes no aninhamento, da mesma forma, durante o período seco esse valor diminui nas duas

áreas. O aninhamento pode refletir a especialização de um sistema (Soares et al., 2017), em ambientes de Caatinga, o período chuvoso pode alterar a disponibilidade de recursos, sendo que alguns grupos de invertebrados (potenciais hospedeiros intermediários) podem apresentar picos de abundância nessa época (Vasconcellos et al., 2010), o que pode refletir na dieta e no comportamento de forrageio dos lagartos (Ribeiro e Freire, 2011). Uma maior abundância de invertebrados (presas) pode proporcionar a escolha por parte dos consumidores lagartos, ou seja, durante o período de maior abundância de itens alimentares (chuva), os lagartos podem predar de forma oportunista, especializando-se durante o período de escassez (seca), isso pode ser demonstrado pelo modelo observado no aninhamento (WNODF).

Todavia, a variação no WNODF foi menos acentuada na área Intermediária onde, apesar da variação temporal, os valores mostraram-se menos discrepantes em comparação a outras áreas. Como demonstrado por Ferreira e colaboradores (2017), as espécies de lagartos coletados no Monumento Natural Grota do Angico (área Intermediária), não diferem significativamente no consumo de itens alimentares entre as estações de seca e chuva para essa área. Processos locais podem alterar o recrutamento de espécies de endoparasitos (Hamann et al., 2014), além disso, variações na disponibilidade de hospedeiros podem refletir na ocorrência das espécies de parasitos (Poulin, 2008). Do ponto de vista cronológico, um aninhamento maior na área inicial e tardia podem indicar uma maior ocorrência de espécies generalistas dominando a rede. O aninhamento pode aumentar a resiliência de um sistema, mas também pode ser um indicativo de ocorrência de espécies super-generalistas (Sanchez-Galván et al., 2012; Soares et al., 2017). Conforme demonstrado no capítulo 02 desse trabalho, a abundância total dos endoparasitos, também como, a abundância de monoxênicos e heteroxênicos foram significativamente maior na área intermediária, o padrão dessa abundância pode ter relação com o efeito pós distúrbio (supressão da vegetação), e caracterizar o aninhamento encontrado.

O aninhamento na dieta dos lagartos variou menos em relação às áreas e às estações de seca e chuva. Inadvertidamente, a caracterização dos itens alimentares a nível de Ordem (ou família para Formicidae), podem mascarar especializações entre predador-presa, levando a um “aninhamento homogêneo”, baseado na generalização da identificação da dieta. Melhorar a resolução taxonômica pode ser o próximo passo, para a descrição de uma rede detalhada entre lagartos e itens predados. Contudo, a dieta pode

refletir a filogenia e hábitos de forrageio dos lagartos, dessa forma, essa característica pode ser melhor conservada entre as espécies (Brito et al., 2014b; Bender et al., 2017).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Redes de interações fornecem mais que imagens de ligações entre espécies, elas podem indicar características complexas frutos dessas relações (Poulin, 2010; Raimundo et al., 2018), nosso trabalho descreve a topologia de redes de interação entre endoparasitos, hospedeiros lagartos e itens alimentares em áreas que sofreram distúrbio, em ambientes de Caatinga, no alto Sertão Sergipano. Nós encontramos total ausência de módulos e aninhamento significativo (exceto para endoparasitos na área intermediária), resultados contrastantes com os apresentados por outros autores para esse bioma (Brito et al., 2014b), além disso, apresentamos marcada influência temporal na organização das redes para endoparasitos. A análise de redes entre endoparasitos, dieta e seus hospedeiros lagartos se apresentam como uma ótima ferramenta no entendimento da dinâmica dessas relações, certamente, futuras investigações sobre a importância de fatores locais como densidade (entre hospedeiros), variação sazonal, além de, no caso de endoparasitos heteroxênicos, análise de metabarcoding (Evans et al., 2016), a fim de encontrar potenciais hospedeiros intermediários trarão mais clareza para essas associações.

REFERÊNCIAS

- Araújo, W. S., Vieira, M. C., Lewinsohn, T. M., & Almeida-Neto, M. (2015). Contrasting effects of land use intensity and exotic host plants on the specialization of interactions in plant-herbivore networks. *PloS one*, 10(1).
- Almeida-Neto, M., Guimaraes, P., Guimaraes Jr, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117(8), 1227-1239.
- Almeida-Neto, M., & Ulrich, W. (2011). A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, 26(2), 173-178.
- Anderson, R.C., A.G. Chabaud, and S. Willmott. (2009). Keys to the nematode parasites of vertebrates. Centre for Agriculture and Bioscience International, Wallingford, UK. 463 p.
- Andrade-Lima, D. (1981) The caatingas dominium. *Revista Brasileira de Botanica* 4, 149-153.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., & Escobar, F. (2018). Tropical biodiversity: The importance of biotic interactions for its origin, maintenance, function, and conservation. In *Ecological networks in the tropics* (pp. 1-13). Springer, Cham.
- Barber, M.J. (2007). Modularity and community detection in bipartite networks. *Phys. Rev. E*, 76, 066102.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. e Olesen, J.M. (2003). The Nested Assembly of Plant-Animal Mutualistic Networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., & Olesen, J. M. (2006). Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science*, 312(5772), 431-433.
- Bascompte, J. e Jordano, P. (2007). Plant-Animal Mutualistic Networks: The Architecture of Biodiversity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 38, 567–593.
- Bellay, S., Lima, D. P., Takemoto, R. M., & Luque, J. L. (2011). A host-endoparasite network of Neotropical marine fish: are there organizational patterns?. *Parasitology*, 138(14), 1945-1952.
- Bender, I. M., Kissling, W. D., Böhning-Gaese, K., Hensen, I., Kühn, I., Wiegand, T., ... & Schleuning, M. (2017). Functionally specialised birds respond flexibly to seasonal changes in fruit availability. *Journal of Animal Ecology*, 86(4), 800-811.
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology*, 6(1), 9.
- Brito, S.V., Corso, G., Almeida, A.M., Ferreira, F.S., Almeida, W.O., Anjos, L.A., Mesquita, D.O. & Vasconcellos, A. (2014a) Phylogeny and micro-habitats utilized by lizards determine the composition of their endoparasites in the semiarid Caatinga of Northeast Brazil. *Parasitology research* 113, 3963-3972.
- Brito, S.V., Ferreira, F.S., Ribeiro, S.C., Anjos, L.A., Almeida, W.O., Mesquita, D.O. & Vasconcellos, V. (2014b) Spatial-temporal variation of parasites in *Cnemidophorus ocellifer* (Teiidae) and *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Tropiduridae) from Caatinga areas in northeastern Brazil.

- Parasitology research* 113, 1163-1169.
- Cantor, M., Pires, M. M., Marquitti, F. M., Raimundo, R. L., Sebastian-Gonzalez, E., Coltri, P. P., ... & Daura-Jorge, F. G. (2017). Nestedness across biological scales. *PloS one*, 12(2).
- Dalsgaard, B., Trøjelsgaard, K., Martín González, A. M., Nogués-Bravo, D., Ollerton, J., Petanidou, T., ... & Sutherland, W. J. (2013). Historical climate-change influences modularity and nestedness of pollination networks. *Ecography*, 36(12), 1331-1340.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Food-web structure and network theory: the role of connectance and size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 12917-12922.
- Espinosa-Soto, C., & Wagner, A. (2010). Specialization can drive the evolution of modularity. *PLoS computational biology*, 6(3).
- Evans, D. M., Kitson, J. J., Lunt, D. H., Straw, N. A., & Pocock, M. J. (2016). Merging DNA metabarcoding and ecological network analysis to understand and build resilient terrestrial ecosystems. *Functional ecology*, 30(12), 1904-1916.
- Ferreira, A. S., de Oliveira Silva, A., da Conceição, B. M., & Faria, R. G. (2017). The diet of six species of lizards in an area of Caatinga, Brazil. *Herpetological Journal*, 27(2).
- Flores, C. O., Meyer, J. R., Valverde, S., Farr, L., & Weitz, J. S. (2011). Statistical structure of host-phage interactions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(28), E288-E297.
- Fontaine, C., Guimarães Jr, P. R., Kéfi, S., Loeuille, N., Memmott, J., van Der Putten, W. H., ... & Thébault, E. (2011). The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology letters*, 14(11), 1170-1181.
- Fortuna, M. A., Stouffer, D. B., Olesen, J. M., Jordano, P., Mouillot, D., Krasnov, B. R., ... & Bascompte, J. (2010). Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin?. *Journal of animal ecology*, 79(4), 811-817.
- Freeman, L.C. (1979). Centrality in social networks conceptual clarification. *Soc. Networks*.
- Guimaraes Jr, P. R., & Guimaraes, P. (2006). Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software*, 21(10), 1512-1513.
- Guimarães, P.R., Jr, Pires, M.M., Jordano, P., Bascompte, J. e Thompson, J.N. (2017). Indirect effects drive coevolution in mutualistic networks. *Nature*, 550, 511–514.
- Guimarães, P.R., Jr, Rico-Gray, V., Oliveira, P.S., Izzo, T.J., Dos Reis, S.F.F. e Thompson, J.N. (2007). Interaction Intimacy Affects Structure and Coevolutionary Dynamics in Mutualistic Networks. *Curr. Biol.*, 17, 1797–1803.
- Guimerà, R. e Nunes Amaral, L.A. (2005). Cartography of complex networks: modules and universal roles. *J. Stat. Mech.*, 2005, P02001.
- Hamann, M. I., Kenr, A., González, C.E. (2014). "Helminth community structure in the Argentinean bufonid *Melanophryniscus klappenbachi*: importance of habitat use and season." *Parasitol Res* 113(10): 3639-3649.
- Ings, T. C., Montoya, J. M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C. F., ... & Lauridsen, R. B. (2009). Ecological networks—beyond food webs. *Journal of*

- Animal Ecology*, 78(1), 253-269.
- Jordano, P. (2016). Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biol.*, 14, e1002559.
- Kolodiuk, M. F., Ribeiro, L. B., & Freire, E. M. (2009). The effects of seasonality on the foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata: Tropiduridae) living in sympatry in the Caatinga of northeastern Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 26(3), 581-585.
- Krishna, A., Guimarães, P.R., Jr, Jordano, P. e Bascompte, J. (2008). A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, 117, 1609–1618.
- Langendorf, R. E., & Doak, D. F. (2019). Can community structure causally determine dynamics of constituent species? a test using a host-parasite community. *The American Naturalist*, 194(3), E66-E80.
- Lewinsohn, T. M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J., & M. Olesen, J. (2006). Structure in plant–animal interaction assemblages. *Oikos*, 113(1), 174-184.
- López-Carretero, A., Díaz-Castelazo, C., Boege, K., & Rico-Gray, V. (2014). Evaluating the spatio-temporal factors that structure network parameters of plant-herbivore interactions. *PLoS One*, 9(10).
- Losos, J.B., Arnold, S.J., Bejerano, G., Brodie, E.D., III, Hibbett, D., Hoekstra, H.E., *et al.* (2013). Evolutionary Biology for the 21st Century. *PLoS Biol.*, 11, e1001466.
- Marquitti, F. M. D., Guimaraes Jr, P. R., Pires, M. M., & Bittencourt, L. F. (2014). MODULAR: software for the autonomous computation of modularity in large network sets. *Ecography*, 37(3), 221-224.
- Mouillot, D., Krasnov, B. R., I. Shembrot, G., & Poulin, R. (2008). Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. *Ecography*, 31(1), 16-20.
- Newman, M. E., & Girvan, M. (2004). Finding and evaluating community structure in networks. *Physical review E*, 69(2), 026113.
- Nielsen, A., & Totland, Ø. (2014). Structural properties of mutualistic networks withstand habitat degradation while species functional roles might change. *Oikos*, 123(3), 323-333.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. e Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 104, 19891–19896.
- Palmer, M.A., Zedler, J.B. e Falk, D.A. (2016). *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press.
- Pascual, M. e Dunne, J.A. (2006). *Ecological Networks*. Oxford University Press.
- Perino, A., Pereira, H.M., Navarro, L.M., Fernández, N., Bullock, J.M., Ceaşu, S., *et al.* (2019). Rewilding complex ecosystems. *Science*, 364.
- Pickett, S.T.A. (1989). Space-for-Time Substitution as an Alternative to Long-Term Studies. In: *Long-Term Studies in Ecology: Approaches and Alternatives* (ed. Likens, G.E.). Springer New York, New York, NY, pp. 110–135.
- Pires, M.M. e Guimarães, P.R., Jr. (2013). Interaction intimacy organizes networks of antagonistic interactions in different ways. *J. R. Soc. Interface*, 10, 20120649.
- Poisot, T., Stanko, M., Miklisova, D., & Morand, S. (2013). Facultative and obligate parasite communities exhibit different network properties. *Parasitology*, 140(11), 1340-1345.
- Poisot, T., Stouffer, D.B. e Gravel, D. (2015). Beyond species: why ecological

- interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124, 243–251.
- Poulin, R. 2008. *Evolutionary Ecology of Parasites*. Princeton University Press: Princeton, New Jersey.
- Poulin, R. (2010). Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. *Trends in parasitology*, 26(10), 492–498.
- Raimundo, R.L.G., Guimarães, P.R., Jr e Evans, D.M. (2018a). Adaptive Networks for Restoration Ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 33, 664–675.
- Raimundo, R.L.G., Marquitti, F.M.D., de Andreazzi, C.S., Pires, M.M. e Guimarães, P.R. (2018b). Ecology and Evolution of Species-Rich Interaction Networks. In: *Ecological Networks in the Tropics: An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth* (eds. Dáttilo, W. e Rico-Gray, V.). Springer International Publishing, Cham, pp. 43–58.
- Ribeiro, L. B., & Freire, E. M. (2011). Trophic ecology and foraging behavior of *Tropidurus hispidus* and *Tropidurus semitaeniatus* (Squamata, Tropiduridae) in a caatinga area of northeastern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 101(3), 225–232.
- Rêgo, A.A., and H.N. Ibañez. 1965. Duas novas espécies de Oochoristica, parasitas de lagartixas do Peru (Cestoda, Anoplocephalidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 63:67–73.
- Sá, I.B., G.R. Riché & G.A. Fotius. (2004) *As paisagens e o processo de degradação do semi-árido nordestino*. In: J.M.C. Silva, M. Tabarelli, M.T. Fonseca & L.V. Lins. Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação. 1ed. 17-36 pp. Ministério do Meio Ambiente/Universidade Federal de Pernambuco, Brasília.
- Sánchez-Galván, I. R., Díaz-Castelazo, C., & Rico-Gray, V. (2012). Effect of Hurricane Karl on a plant–ant network occurring in coastal Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 28(6), 603–609.
- Sauve, A. M., Fontaine, C., & Thébault, E. (2014). Structure–stability relationships in networks combining mutualistic and antagonistic interactions. *Oikos*, 123(3), 378–384.
- Sazatornil, F.D., Moré, M., Benitez-Vieyra, S., Cocucci, A.A., Kitching, I.J., Schlumberger, B.O., *et al.* (2016). Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *J. Anim. Ecol.*, 85, 1586–1594.
- Soares, R. G. S., Ferreira, P. A., & Lopes, L. E. (2017). Can plant-pollinator network metrics indicate environmental quality?. *Ecological Indicators*, 78, 361–370.
- Thébault, E., & Fontaine, C. (2010). Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Science*, 329(5993), 853–856.
- Tylianakis, J. M., Tscharntke, T., & Lewis, O. T. (2007). Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature*, 445(7124), 202–205.
- Vasconcellos, A., Andreazze, R., Almeida, A.M., Araujo, H.F.P., Oliveira, E. & Oliveira, U. (2010) Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of Northeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54, 471–476.
- Vázquez, D. P., Poulin, R., Krasnov, B. R., & Shenbrot, G. I. (2005). Species

- abundance and the distribution of specialization in host–parasite interaction networks. *Journal of Animal Ecology*, 74(5), 946-955.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. e Chacoff, N.P.P. (2009). Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Ann. Bot.*, 103, 1445–1457.
- Velloso, A.L., Sampaio, E.V.S.B. & Pareyn, F.G.C. (2002) *Ecorregioes propostas para o Bioma Caatinga*. 1ed. 71pp. Recife, Associação Plantas do Nordeste, Instituto de Conservação Ambiental.
- Vicente, J.J., H.O. Rodrigues, D.C. Gomes, and R.M. Pinto. (1993). Nematóides do Brasil. Parte III: Nematóides de répteis. *Revista Brasileira de Zoologia* 10:19–168.
- Yamaguti, S. 1959. *Systema Helminthum - Cestodes*. Volume II. Interscience Publishers, London, UK.
- Yamaguti, S. 1963. *Systema Helminthum - Acanthocephala*. Volume V. Interscience Publishers, London, UK.
- Walker, L.R., Wardle, D.A., Bardgett, R.D. e Clarkson, B.D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *J. Ecol.*, 98, 725–736.
- Winemiller KO and Pianka ER. (1990). Organization in Natural Assemblages of Desert Lizards and Tropical Fishes. *Ecol Monogr* 60: 27-55.

APÊNDICES:

Output – Escolhendo o modelo (Modelo Linear Misto Generalizado – GLMM) e executando a análise – Programa R.

Script: ##### GLMM

```
data <- read.table("clipboard", header=TRUE, sep="\t", na.strings="NA", dec=".",
strip.white=TRUE)

attach (data)

summary (data)

library (lme4)

library(MuMIn)

head (data)

#?glmer

#??glmm

#####

Resultado_nulo <- glmer(heteroxenico ~1 +(1|especie)+ (1|sexo), family = poisson,
REML = FALSE)

Resultado1 <- glmer(heteroxenico ~area * estacao + (1|especie) + (1|sexo), family =
poisson, REML = FALSE)

Resultado2 <- glmer(heteroxenico ~area * estacao + (1|especie), family = poisson,
REML= FALSE)

####

anova(Resultado_nulo,Resultado1, Resultado2)

anova(Resultado1)

#calculando o R2 marginal para o modelo

summary(Resultado1)

r.squaredGLMM(Resultado1)
```

Abundância de endoparasitos associados à lagartos, no Alto Sertão Sergipano.

Abundância Total (Número total de endoparasitos encontrados)

```
anova(Resultado_nulo, Resultado1, Resultado2)
```

Data: NULL

Models:

Resultado_nulo: abundancia ~ 1 + (1 | especie) + (1 | sexo)

Resultado2: abundancia ~ area * estacao + (1 | especie)

Resultado1: abundancia ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Chi	Df	Pr(>Chisq)
Resultado_nulo	3	49191	49208	-24593	49185				
Resultado2	7	53038	53078	-26512	53024	0.0	4	1	
Resultado1	8	47186	47231	-23585	47170	5854.4	1	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> anova(Resultado1)
```

Analysis of Variance Table

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
area	2	15.41	7.71	7.7073
estacao	1	438.15	438.15	438.1513
area:estacao	2	1348.34	674.17	674.1721

```
> summary(Resultado1)
```

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace

Approximation) [glmerMod]

Family: poisson (log)

Formula: abundancia ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
47186.0	47231.3	-23585.0	47170.0	2133

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-7.212	-2.419	-0.887	0.510	79.384

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
especie	(Intercept)	3.8894	1.9722
sexo	(Intercept)	0.6761	0.8223

Number of obs: 2141, groups: especie, 16; sexo, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	0.04978	0.71301	0.070	0.944339
areaintermediario	0.19499	0.01873	10.412	< 2e-16 ***
areatardio	-0.16078	0.02048	-7.852	4.11e-15 ***
estacaoseca	-0.69429	0.03939	-17.627	< 2e-16 ***
areaintermediario:estacaoseca	-0.15368	0.04571	-3.362	0.000774 ***
areatardio:estacaoseca	0.91778	0.04399	20.862	< 2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr) arntrm aretrd estcsc arntr:

areaintrmdr -0.019

areatardio -0.016 0.552

estacao seca -0.009 0.281 0.256

arntrmdr:st 0.009 -0.404 -0.219 -0.863

artrd:stcsc 0.006 -0.245 -0.445 -0.890 0.768

>

> r.squaredGLMM(Resultado1)

R2m R2c

delta 0.02159633 0.9760245

lognormal 0.02162397 0.9772734

trigamma 0.02156555 0.9746334

Riqueza (Número de espécies de endoparasitos em cada hospedeiro)

```
anova(Resultado_nulo,Resultado1, Resultado2)
```

```
Data: NULL
```

```
Models:
```

```
Resultado_nulo: riqueza ~ 1 + (1 | especie) + (1 | sexo)
```

```
Resultado2: riqueza ~ area * estacao + (1 | especie)
```

```
Resultado1: riqueza ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)
```

	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Chi	Df	Pr(>Chisq)
Resultado_nulo	3	4432.4	4449.4	-2213.2	4426.4				
Resultado2	7	4574.1	4613.7	-2280.0	4560.1	0.00	4	1	
Resultado1	8	4415.3	4460.6	-2199.6	4399.3	160.79	1	<2e-16	***

```
---
```

```
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
anova(Resultado1)
```

```
Analysis of Variance Table
```

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
area	2	13.1388	6.5694	6.5694
estacao	1	10.5577	10.5577	10.5577
area:estacao	2	2.4233	1.2116	1.2116

```
>
```

```
> summary(Resultado1)
```

```
Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace
```

```
Approximation) [glmerMod]
```

Family: poisson (log)

Formula: riqueza ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
4415.3	4460.6	-2199.6	4399.3	2133

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.4412	-0.6079	-0.2440	0.4691	5.6974

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
especie	(Intercept)	0.7332	0.8563
sexo	(Intercept)	0.3206	0.5662

Number of obs: 2141, groups: especie, 16; sexo, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-1.17271	0.42342	-2.770	0.00561 **
areaintermediario	0.24629	0.08396	2.933	0.00335 **
areatardio	0.23763	0.08451	2.812	0.00493 **
estacaoseca	-0.22839	0.14038	-1.627	0.10374
areaintermediario:estacaoseca	-0.00256	0.15944	-0.016	0.98719
areatardio:estacaoseca	0.15220	0.15744	0.967	0.33371

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr) arntrm aretrd estcsc arntr:

areaintrmdr -0.138

areatardio -0.131 0.635

estacao seca -0.085 0.377 0.370

arntrmdr:st 0.078 -0.520 -0.324 -0.881

artrd:stcsc 0.067 -0.333 -0.519 -0.883 0.778

>

> r.squaredGLMM(Resultado1)

R2m R2c

delta 0.007006398 0.3922371

lognormal 0.009339174 0.5228322

trigamma 0.004082603 0.2285552

Monoxênicos (Número total de endoparasitos com ciclo de vida direto):

```
anova(Resultado_nulo, Resultado1, Resultado2)
```

```
Data: NULL
```

```
Models:
```

```
Resultado_nulo: monoxenico ~ 1 + (1 | especie) + (1 | sexo)
```

```
Resultado2: monoxenico ~ area * estacao + (1 | especie)
```

```
Resultado1: monoxenico ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)
```

	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Chi	Df	Pr(>Chisq)
Resultado_nulo	3	53003	53020	-26498	52997				
Resultado2	7	54878	54918	-27432	54864	0.0	4	1	
Resultado1	8	50202	50248	-25093	50186	4677.7	1	<2e-16	***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
> anova(Resultado1)
```

Analysis of Variance Table

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
area	2	219.55	109.78	109.78
estacao	1	542.70	542.70	542.70
area:estacao	2	1792.56	896.28	896.28

```
>
```

```
> summary(Resultado1)
```

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace

Approximation) [glmerMod]

Family: poisson (log)

Formula: monoxenico ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
50202.5	50247.8	-25093.2	50186.5	2133

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-7.628	-2.322	-0.883	0.162	164.297

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
especie	(Intercept)	5.3955	2.3228
sexo	(Intercept)	0.6327	0.7954

Number of obs: 2141, groups: especie, 16; sexo, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-0.47235	0.77948	-0.606	0.545
areaintermediario	0.33841	0.01889	17.916	<2e-16 ***
areatardio	-0.22408	0.02155	-10.397	<2e-16 ***
estacaoseca	-0.69039	0.04054	-17.030	<2e-16 ***
areaintermediario:estacaoseca	-0.40443	0.04784	-8.455	<2e-16 ***
areatardio:estacaoseca	0.96425	0.04562	21.135	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr) arntrm aretrd estcsc arntr:

areaintrmdr -0.018

areatardio -0.014 0.552

estacao seca -0.008 0.288 0.251

arntrmdr:st 0.008 -0.390 -0.212 -0.849

artrd:stcsc 0.006 -0.248 -0.452 -0.883 0.749

>

> r.squaredGLMM(Resultado1)

R2m R2c

delta 0.02322782 0.9853390

lognormal 0.02324258 0.9859649

trigamma 0.02321171 0.9846557

Heteroxênicos (Número total de endoparasitos com ciclo de vida indireto):

```
anova(Resultado_nulo,Resultado1, Resultado2)
```

Data: NULL

Models:

Resultado_nulo: heteroxenico ~ 1 + (1 | especie) + (1 | sexo)

Resultado2: heteroxenico ~ area * estacao + (1 | especie)

Resultado1: heteroxenico ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

	Df	AIC	BIC	logLik	deviance	Chisq	Chi Df	Pr(>Chisq)
Resultado_nulo	3	7080.7	7097.7	-3537.3	7074.7			
Resultado2	7	7387.9	7427.6	-3687.0	7373.9	0.0	4	1
Resultado1	8	6814.9	6860.2	-3399.4	6798.9	575.1	1	<2e-16 ***

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```
anova(Resultado1)
```

Analysis of Variance Table

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value
area	2	222.063	111.031	111.031
estacao	1	10.971	10.971	10.971
area:estacao	2	20.811	10.406	10.406

```
> summary(Resultado1)
```

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace

Approximation) [glmerMod]

Family: poisson (log)

Formula: heteroxenico ~ area * estacao + (1 | especie) + (1 | sexo)

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
6814.9	6860.2	-3399.4	6798.9	2133

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.968	-0.773	-0.424	-0.224	59.075

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
especie	(Intercept)	1.271	1.127
sexo	(Intercept)	1.183	1.088

Number of obs: 2141, groups: especie, 16; sexo, 3

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z)
(Intercept)	-2.50585	0.71678	-3.496	0.000472 ***
areaintermediario	0.64809	0.10258	6.318	2.65e-10 ***
areatardio	1.25139	0.09776	12.801	< 2e-16 ***
estacaoseca	-0.09120	0.18003	-0.507	0.612448
areaintermediario:estacaoseca	0.15684	0.19194	-2.141	0.0310 **
areatardio:estacaoseca	-0.26517	0.19049	-1.392	0.163918

Signif. codes: 0 ‘***’ 0.001 ‘**’ 0.01 ‘*’ 0.05 ‘.’ 0.1 ‘ ’ 1

Correlation of Fixed Effects:

(Intr) arntrm aretrd estcsc arntr:

areaintrmdr -0.112

areatardio -0.115 0.796

estacaoseca -0.066 0.429 0.450

arntrmdr:st 0.064 -0.530 -0.421 -0.937

artrd:stcsc 0.057 -0.405 -0.508 -0.941 0.883

>

> r.squaredGLMM(Resultado1)

R2m R2c

delta 0.04310326 0.6198991

lognormal 0.05094741 0.7327116

trigamma 0.03007201 0.4324873