

Universidade Federal da Paraíba
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
Departamento de Sistemática e Ecologia
Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia)

Parasitismo em *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) de quatro ecossistemas do Nordeste Brasileiro

Orientando: Felipe Jardelino Eloi

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira – DSE/UFPB

Co-orientador: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita – DSE/UFPB

João Pessoa, abril de 2013

FELIPE JARDELINO ELOI

Parasitismo em *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) de quatro ecossistemas do Nordeste Brasileiro

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Federal da Paraíba como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia).

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira.

Co-orientador: Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita.

João Pessoa, abril de 2013

E48p Eloi, Felipe Jardelino.
Parasitismo em *Cnemidophorus ocellifer*
(Squamata:Teiidae) de quatro ecossistemas do nordeste
brasileiro / Felipe Jardelino Eloi.- João Pessoa, 2013.
53f. : il.
Orientador: Gustavo Henrique Calazans Vieira
Coorientador: Daniel Oliveira Mesquita
Dissertação (Mestrado) – UFPB/CCEN
1. Bolsas de acarianos. 2. Adaptação. 3. Ectoparasitas. 4.
Endoparasitas. 5. Seleção sexual.

UFPB/BC

CDU: 57(043)

FELIPE JARDELINO ELOI

Parasitismo em *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata: Teiidae) de quatro ecossistemas do Nordeste Brasileiro

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira
Universidade Federal da Paraíba
(Orientador)

Prof. Dr. Davor Vrcibradic
Universidade Estadual do Rio de Janeiro
(Membro Externo)

Prof. Dr. Alexandre Vasconcellos
Universidade Federal da Paraíba
(Membro Interno)

Prof. Dr. Gabriel Corrêa Costa
Universidade Federal do Rio Grande do Norte
(Suplente Externo)

Prof. Dr. Frederico Gustavo Rodrigues França
Universidade Federal da Paraíba
(Suplente Interno)

João Pessoa, 2013

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais, minha irmã e à minha família, pela formação do meu caráter, pelos sábios ensinamentos e por sempre me incentivarem a dar o melhor de mim e não desistir diante dos obstáculos encontrados.

Ao meu orientador Prof. Dr. Gustavo Henrique Calazans Vieira (principalmente com a ajuda com as análises estatísticas) e meu co-orientador Prof. Dr. Daniel Oliveira Mesquita, ambos pela orientação, sugestões e pela paciência que permitiram a conclusão deste trabalho.

À CAPES, pelo financiamento do projeto com a bolsa.

Ao Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli, por ceder material depositado na UnB assim como seus respectivos dados. A Ralph Lacerda e Lucas Cavalcanti, pela ajuda na coleta dos dados dos espécimes de Cabaceiras, Canguaretama e ReBio Guaribas.

Ao Dr. Samuel Vieira Brito, pela identificação e fotos dos endoparasitas e por toda ajuda teórica, que foi de grande contribuição para a elaboração desse trabalho.

A Anderson Feijó, pela elaboração com o mapa, e a Pedro Alexandre por toda a ajuda na coleta com os endoparasitas.

Ao apoio de todos ainda não citados do Laboratório de Herpetologia que colaboraram com comentários, ideias, sugestões, assim como pelos bons momentos de descontração: Edinaldo, Arielson (Dishcarado), Fagner, Felipe Chulipa, Camila (pelo estímulo), Cinthia, Daniel, Bruna, Ricardo (o mais lindo de todos), Laura, Pablo, Goiaba, Francis, Taís, Amui, Rachid, Isabella, Diego, Pâmella, Aurora, Carmem, entre outros.

Ao pessoal do Laboratório de Invertebrados Paulo Young - LIPY (Anne, Amanda e Joafrâncio) por permitirem-me utilizar o microscópio.

Ao todo o pessoal (professores, monitores e alunos) do V Curso de Campo de Ecologia e Conservação da Caatinga, por terem me ensinado tanto em tão pouco tempo.

A Laís Silva Rodrigues, que conheci no começo dessa minha jornada no mestrado e me acompanhou durante essa etapa da minha vida de uma forma muito mais próxima do que qualquer uma já conseguiu acompanhar, sempre me apoiando e me incentivando a fazer tudo da melhor maneira possível. Minha convivência ao seu lado fez tudo ficar mais prazeroso, o que me faz querer muito mais a cada dia. Te amo menina do Agreste.

Ao Programa De Pós-Graduação em Ciências Biológicas e ao Departamento de Sistemática e Ecologia, pela estrutura disponibilizada entre outras coisas.

À Banca examinadora por ter aceitado revisar e avaliar este trabalho.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa das localidades onde indivíduos de *C. ocellifer* foram coletados para este estudo. (A) PARNA Sete Cidades/PI, um enclave de cerrado no nordeste brasileiro (Foto: Ricardo S. Rodrigues); (B) ReBio Guaribas/PB, área de Mata Atlântica com formações de tabuleiro (Foto: Carmem C. B. Pedro); (C) Cabaceiras/PB, área de Caatinga no Cariri Paraibano (Foto: Ralph L. Albuquerque); e (D) Barra do Cunhaú/RN, área de restinga no litoral nordestino (Foto: Ralph L. Albuquerque).....19

Figura 2: Vistas dorsal e ventral de *C. ocellifer* com possíveis sítios de infestação por ácaros demarcados: 1 - dobra esquerda do pescoço, 2 - dobra direita do pescoço, 3 - região dorsal, 4 - região inguinal esquerda, 5 - região inguinal direita, 6 - região pós-inguinal esquerda, 7 - região pós-inguinal direita, 8 - cauda, 9 - axila direita, 10 - axila esquerda, 11 - região ventral, 12 - membro posterior direito, 13 - membro posterior esquerdo, 14 - região gular, 15 - membro anterior direito, 16 - membro anterior esquerdo, 17 - cloaca, 18 - cabeça, 19 - flanco direito e 20 - flanco esquerdo. (Foto: Aurora Moreira Caballero).....21

Figura 3: Espécimes de *E. alfreddugesi* em vistas dorsal e ventral. (Foto: Felipe Jardelino Eloi).....25

Figura 4: Intensidade de infestação por ectoparasitas entre os sexos dos hospedeiros nas quatro populações estudadas.....25

Figura 5: Espécimes de (A) *Pharyngodon* sp., (B) Cestoda, (C) *Physaloptera* sp. e (D) *Raillietiella mottae*. (Fotos: Samuel Vieira Brito).....26

Figura 6: Valores preditos para a quantidade de ácaros em cada hospedeiro, de acordo com a equação da Tab. 1. A quantidade de parasitas (intensidade ectoparasitária) aumenta caso a localidade amostrada seja Sete Cidades, ReBio ou Cabaceiras, em relação à localidade Barra do Cunhaú. Aumenta também com o tamanho dos hospedeiros e caso estes sejam machos. Veja o texto para maiores detalhes.....29

Figura 7: (A) Indivíduo de *C. ocellifer* com baixa infestação na região pós-inguinal direita em detalhe. (B) A quantidade de parasitas (intensidade ectoparasitária) aumenta caso o microhábitat sejam as regiões pós-inguinais direita ou esquerda. (C) Valores preditos para a quantidade de ácaros em cada hospedeiro, de acordo com a equação da Tab. 2. Neste modelo cada indivíduo é tratado como possuindo efeitos aleatórios sobre a variável de resposta e o modelo do GLMM confirma os resultados do GLM mostrados (B). Veja o texto (especialmente a seção Metodologia) para maiores detalhes.....31

Figura 8: *Triplot* proveniente da RDA, mostrando as relações entre o conjunto de variáveis de resposta (abundâncias dos endoparasitas) e o conjunto de preditores. Observa-se que a presença de *Pharyngodon* sp. está altamente associada ao intestino, especialmente na população de Cabaceiras/PB.....33

Figura 9: *Triplot* proveniente da RDA, mostrando as relações entre o conjunto de variáveis de resposta (MI e Volume Testicular) e os preditores. Sendo retirado o tamanho da análise (ver texto) o volume testicular está mais associado às intensidades ecto e endoparasitárias (totais). É possível notar a ausência de efeitos dos preditores sobre o MI (na origem do gráfico).....34

Figura 10: Gráfico do GLMM para verificar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam a condição corporal dos hospedeiros. Os triângulos e a linha vermelha representam o melhor ajuste aos valores preditos segundo o modelo selecionado na tabela 5.....36

Figura 11: Gráfico do GLMM que relaciona o volume testicular dos hospedeiros à quantidade de endoparasitas.....37

Figura 12: Gráfico do GLMM que relaciona a condição corporal dos hospedeiros machos juvenis à quantidade de ectoparasitas.....38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1: Resumo do modelo do GLM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciaram a intensidade ectoparasitária nos hospedeiros. A equação mostrada na base da tabela mostra o modelo preditivo final.....	28
Tabela 2: Resultados do GLMM para verificar se há preferência, pelos ácaros, por determinados sítios de infestação do corpo do hospedeiro.....	30
Tabela 3: Sumário dos resultados da RDA para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam a infestação por endoparasitas e se há preferência, pelos parasitas, por determinados sítios de infestação do corpo dos hospedeiros.....	32
Tabela 4: Resultados do GLM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciaram na condição corporal dos hospedeiros.....	34
Tabela 5: Resultados do GLMM para averiguar a influência dos preditores “selecionados” na Tab. 4 sobre os MIs. A variável “localidade” foi tratada como tendo efeitos aleatórios.....	35
Tabela 6: Resultados do GLMM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam no volume testicular e no tamanho das ninhadas dos hospedeiros. As variáveis localidade e tamanho foram tratadas como tendo efeitos aleatórios.....	36
Tabela 7: Resultados do GLMM para averiguar a influência da infestação por parasitas na condição corporal dos hospedeiros juvenis.....	38

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	10
INTRODUÇÃO	11
METODOLOGIA	17
Área de estudo	17
Coleta de dados reprodutivos e morfométricos	20
Coleta de dados relativos aos parasitas	20
Obtenção do índice relativo à condição corporal	21
Análise de dados.....	22
RESULTADOS	25
DISCUSSÃO.....	39
REFERÊNCIAS	47

RESUMO

Parasita é um organismo que vive dentro (endoparasitas) ou na superfície (ectoparasitas) de outro organismo, o hospedeiro, se alimentando, apresentando certo grau de adaptação e causando algum dano ao mesmo. No Brasil um dos lagartos mais comumente encontradas é *Cnemidophorus ocellifer*, forrageador ativo, de ampla distribuição nacional exceto Amazônia, heliófilo e diurno, que habita principalmente áreas abertas. Sendo assim, o presente estudo tem como objetivo caracterizar e testar hipóteses sobre os padrões de infestação por parasitas em populações de *C. ocellifer* de quatro ecorregiões do Nordeste Brasileiro, quanto à abundância, composição, diversidade e distribuição corporal, bem como sobre os efeitos da intensidade parasitária sobre a aptidão dos hospedeiros. Foram examinados 399 exemplares de *C. ocellifer* de quatro populações: Barra do Cunhaú/RN, Cabaceiras/PB, PARNA Sete Cidades/PI e REBIO Guaribas/PB. *Eutrombicula alfreddugesi* foi a única espécie de ectoparasita encontrada em todas as populações estudadas. A população de Sete Cidades/PI foi a mais parasitada, com 9.819 ácaros encontrados, e a população de Barra do Cunhaú/RN foi a menos parasitada, com apenas 445 ácaros e 66 indivíduos livres de ectoparasitas. Foram encontrados seis tipos de endoparasitas: Platelminhos Cestoda ($n=49$) e Nematelminhos *Pharyngodon* sp. ($n=1.633$), em estômagos e intestinos; Nematelminhos *Piratuba* sp. ($n=6$), *Oswaldofilaria* sp. ($n=17$) e *Physaloptera* sp. ($n=1$), em cavidades celomáticas (apenas em Sete Cidades); e o Pentastomídeo *Raillietiella mottae* ($n=5$) nos pulmões dos indivíduos de Barra do Cunhaú. Para ectoparasitas os machos são significativamente mais infestados que fêmeas e isso provavelmente está ligado à relação inversamente proporcional que existe entre as taxas de testosterona no sangue e a eficiência do sistema imune. Os sítios de infestação foram determinantes para a infestação por ectoparasitas em todas as populações estudadas, indicando principalmente as regiões pós-inguinais como os sítios significativamente mais infestado em todas as populações. Esses resultados não estão relacionados apenas a presença de dobras dérmicas nessas regiões, já que existem dobras em outras partes do corpo desses lagartos e elas não apresentaram, significativamente, altas infestações. A infestação também foi parcialmente influenciada pelo ambiente, mas pode ser que essa influência seja por fatores secundários e não necessariamente ambientais. A condição corporal, outro parâmetro de aptidão, também foi parcialmente influenciada pela infestação parasitária, mas não como esperado, onde indivíduos mais parasitados apresentaram melhor condição corporal, refutando a hipótese mencionada na introdução (indivíduos com maior intensidade parasitária teriam menor índice de condição corporal). Um apanhado geral de todos esses resultados sugere que a infestação por ectoparasitas pode estar associada a características de aptidão e seleção sexual, corroborando a Teoria da Desvantagem. Se não dessa forma, um parasita pode apresentar, com seu hospedeiro, uma relação neutra (comensalista) ou até mesmo positiva, mesmo que em baixo nível (mutualista). Os endoparasitas podem estar atuando de forma espúria, sem que os hospedeiros em nada se beneficiem com essa interação, mas podem ao menos apresentar um padrão de diversidade de espécies conhecido para outros táxons.

Palavras-chave: Bolsas de acarianos, adaptação, ectoparasitas, endoparasitas, seleção sexual.

ABSTRACT

Parasite is an organism that lives inside (endo) or in surface (ectoparasites) from another organism, the host, feeding, showing some degree of adaptation and causing some damage to it. In Brazil one of the most commonly found lizard is the *Cnemidophorus ocellifer*, active forager, with wide national distribution except Amazon, and diurnal heliotherms, which mainly inhabits open areas. Therefore, this study aims to characterize the patterns of infestation by parasites in populations of *C. ocellifer* in four ecoregions of northeastern Brazil, the abundance, composition, diversity and body distribution. We examined 399 specimens of *C. ocellifer*. *Eutrombicula alfreddugesi* was the only ectoparasite species found in all populations studied. The Sete Cidades population was the most parasitized with 9,819 mites found, and the population of Barra Cunhaú was less parasitized, with only 445 individuals and 66 mites free from ectoparasites. We found six types of endoparasites: Platyhelminths Cestoda ($n=49$) and Nematelminths *Pharyngodon* sp. ($n=1633$) in stomachs and intestines, Nematelminths *Piratuba* sp. ($n=6$), *Oswaldofilaria* sp. ($n=17$) and *Physaloptera* spp. ($n=1$), only in coelomic cavities in Sete Cidades, and Pentastomid *Raillietiella mottae* ($n=5$) in the lungs only in Barra do Cunhaú. For ectoparasites males are significantly more infested than females and this is probably linked to the inverse relationship that exists between testosterone levels in the blood and immune system efficiency. The sites of infestation were instrumental in the infestation by ectoparasites in all populations studied, indicating mainly post-inguinal regions as significantly more infested sites in all populations. These results are not only related to the presence of dermal folds in these regions, since there are folds in other parts of the body of these lizards and they showed no such significant results. The infestation was also partially influenced by the environment, but it may be that this is influenced by secondary factors and not necessarily environmental. Body condition, another fitness parameter, was also partially influenced by parasitic infestation, but not as expected, where most infected individuals have better body condition, refuting the hypothesis (individuals with greater intensity would be less parasitic body condition score). An overview of all these results suggests that the infestation by ectoparasites can be associated with characteristics of fitness and sexual selection, corroborating the Handicap Theory. If not this way, a parasite can present with its host, a neutral relationship (comensal) or even positive, even at low level (mutual). Endoparasites may be acting illegitimate way, without the hosts in no way benefit from this interaction, but can at least present a pattern of species diversity known for other taxa.

Key-words: Mite pockets, adaptation, ectoparasites, endoparasites, mate selection.

INTRODUÇÃO

O termo "parasita" tem uma definição vaga, o que pode levar o número de espécies parasitárias a superar a quantidade de “organismos de vida-livre”, e a definição mais aceita pelos biólogos é aquela convencionando parasita como um organismo que vive dentro (endoparasita) ou na superfície (ectorapasita) de outro organismo, o hospedeiro, se alimentando, apresentando certo grau de adaptação e causando algum dano ao mesmo (Poulin 2007). Esse mesmo autor fornece boa discussão sobre as diferentes interpretações desta definição sendo que para o presente estudo a definição apresentada acima é satisfatória. Aspectos ecológicos e evolutivos de parasitas e do parasitismo têm sido estudados por parasitologistas até recentemente (Morand & Krasnov 2010, Poulin 2011, Poulin *et al.* 2011), porém Poulin destaca que o número de estudos ecológicos e evolutivos realizados por “não-parasitologistas” vem aumentando consideravelmente.

Para exemplificar a importância biológica da interação parasita-hospedeiro, em detrimento da importância médica, algumas teorias notáveis podem ser citadas. Por exemplo, é sugerido que o surgimento e a manutenção da reprodução sexuada seriam vantajosos para os organismos, pois promoveria a recombinação gênica, aumentando a diversidade genética de ambos parasitas e hospedeiros sexuados (Ridley 2006). Com a diversidade genética aumentada, maior seria o espectro de respostas que o hospedeiro teria, visando erradicar o parasita, e obviamente maior seria o espectro de ações que o parasita teria para evadir as respostas do hospedeiro, garantindo a infestação e sua sobrevivência. Esta teoria favoreceu (ou complementou) o desenvolver de outra grande teoria biológica: a Teoria da Rainha Vermelha (van Valen 1973), onde há uma coadaptação entre parasita e hospedeiro em que suas estratégias evoluem paralelamente mantendo a relação numa disputa estável, que é de extrema importância para um ramo da biologia evolutiva conhecido como coevolução.

O papel do parasitismo, como mencionado, passou a estimular o estudo de vários aspectos ecológicos e evolutivos em populações de hospedeiros e parasitas. O parasitismo pode, por exemplo, promover o aumento da diversidade através da especiação, visto que a especificidade parasita-hospedeiro levaria os clados de parasitas a divergirem, à medida que os clados de hospedeiros divergem (Lowe *et al.* 2002). O parasitismo fornece dados importantes para entendermos modelos genéticos ligados à adaptação em nível local, proporcionando o entendimento da variação genética de hospedeiros em uma abordagem espacial (Dybdahl & Storfer 2003). Parasitas podem inclusive exercer influência na seleção

sexual de alguns animais, como aponta a hipótese de Pagel & Bodmer (2003) para explicar a evolução do glabrismo nos humanos, onde a ausência de pelos estaria correlacionada à ausência de ectoparasitas.

Utilizando répteis como modelo, mais especificamente lagartos, estudos com *Podarcis muralis* (Laurenti 1768) mostram que a infestação por ectoparasitas pode estar diretamente relacionada a aspectos fisiológicos (p.e., níveis anuais de testosterona) e pode regular a dinâmica populacional da espécie (Amo *et al.* 2005). Este estudo também fornece evidências de que machos maiores possuem carga parasitária maior, o que parece curiosamente paradoxal, tendo em vista que a influência do parasita é prejudicial ao desenvolvimento do hospedeiro. Estudos com carrapatos que infestam *Lacerta agilis* (Linnaeus 1758) fornecem evidências de como certos indivíduos de uma população podem obter maior sucesso reprodutivo (Olsson *et al.* 2005), onde indivíduos moderadamente parasitados apresentam melhores condições corporais do que aqueles que investiram mais na reação contra os parasitas. Como último exemplo de alguns estudos recentes usando a abordagem ecológica-evolutiva, e novamente com o lagarto *P. muralis*, Martín *et al.* (2008) fornecem resultados indicativos de que machos com menor carga parasitária e com melhor resposta imune apresentam características sexuais secundárias de melhor qualidade, aumentando sua aptidão. Tais resultados corroboram a sugestão de Zahavi (1975), indicativas de que mesmo uma característica custosa (em termos de aptidão), no caso uma boa resposta imune aos parasitas, poderia ser mantida na população, pois seriam, em contrapartida, indicativas da qualidade genética dos indivíduos que as possuem (Teoria da Desvantagem).

Um dos caracteres estudados para diferenciação de espécies em grupos de lagartos são as bolsas de acarianos (Rodrigues 1987, Frost *et al.* 2001), que podem ser encontradas na literatura como bolsas, dobras e pregas dérmicas, entre outros (Smith 1939, Cei 1982). Esses caracteres foram citados pela primeira vez por Wied-Neuwied (1825) mas apenas mais de um século depois (Vanzolini & Gomes 1979, Cei 1982) começaram a ser usados para diferenciar espécies do gênero *Tropidurus* Wied-Neuwied 1825. Estas dobras são comumente encontradas das regiões laterais do pescoço, nas axilas, e nas regiões inguinal e pós-inguinal desses lagartos, e são repletas de larvas de ácaros da família Trombiculidae, de coloração avermelhada (Rodrigues 1987). Essa é a razão pelo nome “bolsa de acarianos”. São revestidas por escamas modificadas, formando, muitas vezes, grânulos.

Apesar de ser um caráter usado na taxonomia apenas em *Tropidurus*, essas dobras (ou pregas) podem ser vistas em outras espécies de lagartos, inclusive em Teiidae, como em *Cnemidophorus ocellifer* (Spix 1825). Na verdade essa espécie corresponde a um complexo

de espécies que se distribue em todo território nacional até o Paraguai, com exceção da Amazônia (Vanzolini *et al.* 1980). São forrageadores do tipo ativo e heliotérmicos, ocupando áreas abertas, de savana ou bordas de matas (Bergallo & Rocha 1993, Mesquita & Colli 2003). Apresentam dobras de pele na região do pescoço, com escamas em forma de grânulo (Vanzolini *et al.* 1980), que podem servir como região de fixação de ácaros. Recentemente passou por uma revisão sistemática/taxonômica e a espécie acabou sendo renomeada como *Ameivula ocellifera* (Harvey *et al.* 2012), mas aparentemente a proposta ainda não foi aceita pela comunidade herpetológica (Giugliano *et al.* no prelo) e por isso não será adotada no presente estudo.

Os ectoparasitas não se limitam a fixar-se em apenas algumas regiões do corpo dos hospedeiros (nas bolsas), e também são encontrados presos em baixo das escamas ao longo do corpo (Cunha-Barros & Rocha 2000). Possivelmente, as escamas (ou os espaços abaixo delas) oferecem proteção ao ácaro (Cunha-Barros & Rocha 2000). Após se alimentarem o suficiente, os ácaros se desprendem de sua pele, e passam por algumas mudanças morfológicas até atingirem a fase adulta, de vida livre e predadora, se reproduzindo e recomeçando seu complexo ciclo de vida (Goff *et al.* 1982). Ácaros Trombiculidae são cosmopolitas e parasitas de vertebrados, sendo generalistas e não apresentando nenhuma especificidade em relação à espécie hospedeira (Ewing 1944). Eles se alimentam do tecido da derme e quando largam do hospedeiro deixam uma ferida exposta, podendo causar inflamações e infecções por vírus e bactérias (Ewing 1944). Esses ácaros podem ainda servir de vetor para outros parasitas, como as hemogregarinas, parasitas de células sanguíneas, que podem causar danos ainda mais sérios, como a diminuição da concentração de hemoglobina, queda na velocidade de locomoção e até redução da taxa de regeneração da cauda (Oppliger *et al.* 1996, Oppliger & Clobert 1997).

A relação entre ácaros parasitas e lagartos é tão antiga que várias famílias de lagartos desenvolveram, independentemente, bolsas de acarianos (Benton 1987, Frost *et al.* 2001). Essas estruturas supostamente apresentam características, como umidade, temperatura e área para fixação, que criam microhabitats ideais para os ácaros, o que levanta uma dúvida: como a presença de uma estrutura que beneficie o parasita foi selecionada no hospedeiro? A hipótese mais aceita para essa questão sugere que essa é uma estratégia de redução de danos, limitando a área de distribuição dos parasitas pelo corpo do hospedeiro (Arnold 1986), podendo também selecionar os ectoparasitas menos danosos. Essa ideia ainda não é totalmente aceita, sendo rebatida posteriormente por outros autores (Bauer *et al.* 1990).

Estudos relacionados ao parasitismo, mais especificamente ectoparasitismo, em répteis brasileiros são relativamente pouco abundantes e, geralmente, são metodologicamente e teoricamente simples. Cunha-Barros & Rocha (1995) caracterizaram a variação da infestação por ácaros em *Mabuya agilis* (Raddi 1823) e *M. macrorhyncha* Hoge 1947, sugerindo que as diferenças encontradas entre as duas espécies se devem ao fato das duas ocuparem o espaço diferencialmente, sendo que *M. agilis* habita preferencialmente o solo, enquanto *M. macrorhyncha* utiliza preferencialmente bromélias como microhabitat. Outro estudo de Cunha-Barros & Rocha (2000) sugere que *Eutrombicula alfreddugesi* (Oudemans 1910) infesta diferencialmente espécies de lagartos de uma taxocenose de restinga do Rio de Janeiro, onde essa diferenciação se deve primariamente ao padrão de escamação das diferentes espécies de lagartos encontrados na taxocenose. Em um estudo semelhante ao anterior, em outra área de restinga fluminense, Cunha-Barros *et al.* (2003) analisaram a infestação por *E. alfreddugesi* na comunidade de lagartos local, mostrando que esse mesmo parasita pode apresentar padrões de infestação bem diferentes em uma mesma ecorregião.

Outro estudo com *M. macrorhyncha* realizado na Ilha da Queimada Grande, São Paulo, Vricibradic *et al.* (2000) examinaram alguns espécimes que continham *E. alfreddugesi* e o carrapato ixodídeo *Amblyomma rotundatum* (Koch 1844) associados como ectoparasitas, revelando uma infestação menor associada a baixa densidade de ácaros na ilha, comparado à região continental. Na Região Central do Brasil, Carvalho *et al.* (2006) compararam os padrões de infestação pelo ácaro *E. alfreddugesi* em três espécies de *Tropidurus*, a fim de testar a hipótese de que os principais sítios de infestação estariam relacionados às bolsas de acarianos e em que tipos de populações, dependendo da localidade geográfica, haveria maior prevalência pelos parasitas. Pontes *et al.* (2009), estudando uma taxocenose de serpentes de Floresta Atlântica, discutem que infestação pelo carrapato *A. rotundatum* depende do padrão de muda de pele, tipos de escamas, padrões de distribuição de escamas e microhabitat.

Apenas recentemente foram publicados os primeiros estudos sobre ectoparasitismo em répteis na Região Nordeste Brasileira. Rocha *et al.* (2008), trabalhando com o ácaro *E. alfreddugesi* e lagartos do gênero *Tropidurus* de uma área de transição entre Caatinga e Campo Rupestre, mostrou a morfologia (tamanho do corpo e distribuição de bolsas de acarianos) e ecologia (uso do microhabitat) como fatores determinantes da infestação pelo parasita. Na Chapada do Araripe, Ceará, Delfino *et al.* (2011) encontraram duas principais espécies de ácaros parasitando uma população de *Tropidurus hispidus* (Spix 1825), onde foi possível perceber que cada uma ocupava um sítio diferente de fixação ao longo do corpo do hospedeiro, *E. alfreddugesi* ocupava as bolsas de acarianos enquanto o ácaro

pterygosomatídeo *Geckobiella* sp. (Hirst 1917), um novo registro de parasita para esses lagartos, se encontrada distribuído uniformemente sobre as escamas ao longo de todo o corpo. Na Bahia, Menezes *et al.* (2011) utilizaram dados da morfologia para testar a hipótese de que poderiam existir diferenças significativas entre os indivíduos de *E. alfreddugesi* que parasitam diferentes hospedeiros, no caso quatro espécies simpátricas de *Tropidurus*. Como esperado, não encontraram diferença, tendo em vista que essa espécie de parasita é bastante generalista e encontrada em diversos táxons, mas sugeriram que, dado o precário estado atual de conhecimento do grupo, é possível encontrar outras diferenças significativas a partir de análises genéticas, onde haveria a possibilidade de *E. alfreddugesi* ser um complexo de espécies.

A infestação por ectoparasitas acarianos em répteis brasileiros estão limitadas, no que concerne o conhecimento atual, a quatro espécies: *E. alfreddugesi*, *Geckobiella* sp., *A. dissimile* (Koch 1844) e *A. rotundatum* (Pontes *et al.* 2009). Porém, especialistas em ácaros no Brasil são raros, o que pode contribuir para confusões taxonômicas com o grupo. Assim, a associação entre herpetólogos e acarólogos (principalmente taxonomistas) poderá desenvolver ainda mais esse campo de pesquisa, contribuindo para a elucidação de aspectos tanto do campo especificamente, como para outros campos da biologia.

Existem 12 filos animais que possuem membros parasitas, e desses, 10 são constituídos por endoparasitas (Poulin 2007). Os platelmintos possuem mais de 20.000 espécies endoparasitas e os Nematoda mais de 10.500, sendo os filos mais diversificados (Poulin & Morand 2004). Ambos possuem grande importância médica e social, pois são parasitas de diversos grupos de vertebrados, assim como dos humanos (Ruppert *et al.* 2005). Exemplos comuns são os Platelmintos *Schistosoma mansoni* Sambon 1907 e *Taenia solium* Linnaeus 1758, responsáveis por causar doenças bem conhecidas em humanos que vivem em regiões pobres sem saneamento básico no Brasil (Neves *et al.* 2004). Esses e outros exemplos são correntes em livros e cursos de parasitologia, geralmente com um enfoque exclusivamente médico e/ou veterinário.

Em répteis, o primeiro registro de endoparasitismo no Brasil data do século XVII, quando MarcGrave & Piso (1648) relataram o achado de nematodas no intestino de uma iguana. No século XIX alguns helmintologistas europeus chegaram a estudar nematódeos de répteis brasileiros (Vicente *et al.* 1993), mas apenas no início do século XX, Travassos (1913) começou a estudar esses animais, sendo o primeiro brasileiro a atuar na área. Desde então esse ramo da ciência só vem crescendo e o último levantamento contabilizou 155 espécies de helmintos parasitando répteis em toda América do Sul (Ávila & Silva 2010). Nematódeos são

os mais frequentes, com 111 espécies e vários registros no Brasil (Rocha 1995, van Sluys *et al.* 1997, Ávila *et al.* 2012, Barreto-Lima *et al.* 2012), inclusive em Scincidae (Vrcibradic *et al.* 1999), Tropiduridae (Ribas *et al.* 1998, Anjos *et al.* no prelo) e Teiidae (Ribas *et al.* 1998), assim como em *C. litoralis* (Ribas *et al.* 1995). Registros de platelmintos da classe Cestoda, com 20 espécies, são mais frequentes na Argentina (Rego & Chambrier 2000, Bursey & Goldberg 2011, Lunaschi *et al.* 2012). Na última década vem sendo crescente os registros de pentastomídeos, com três espécies descritas para a América do Sul (Almeida *et al.* 2007, Anjos *et al.* 2007, Almeida *et al.* 2008, Anjos *et al.* 2008, Almeida *et al.* 2009, Sousa *et al.* 2010, Brito *et al.* 2012, Christoffersen & De Assis 2013). Porém a maioria desses trabalhos limitam-se a novos registros de ocorrência, sem procurar responder questões ecológicas e/ou evolutivas.

Segundo Aho (1990) o comportamento dos lagartos pode afetar a prevalência de infestação por endoparasitas, onde forrageadores ativos seriam os mais infestados, já que esses lagartos se deslocam por grandes áreas a procura de alimento (Magnusson *et al.* 1985), mantendo contato mais intenso com o solo. Porém, essa hipótese só teria valia para parasitas monoxênicos, que não precisam de vetores para completar seus ciclos de vida e infectam o hospedeiro pelo contato direto com o corpo. Forrageados senta-e-espere permanecem mais tempo imóveis e têm uma dieta mais generalista (Magnusson *et al.* 1985), o que pode aumentar as chances desses lagartos ingerirem presas contaminadas (vetores), no caso por parasitas heteroxênicos. Consequentemente a dieta também pode afetar a composição de endoparasitas, mostrando grande diferença na fauna parasitária entre lagartos de hábitos carnívoros e herbívoros (Roca *et al.* 2005), sendo que os herbívoros normalmente apresentam maior diversidade de parasitas monoxênicos (Aho 1990, Roca *et al.* 2005).

A qualidade e a quantidade das informações ecológicas que se pretende extrair a partir das análises dos padrões de infestação de parasitas e o suposto papel do grau de infestação em diferentes populações (e de diversidade e riqueza de espécies de parasitas) são importantes fontes de dados básicos para futuros trabalhos sobre estudos ecológicos, parasitários, evolutivos e coevolutivos de répteis e seus parasitas. Ainda, tais estudos podem servir como um método alternativo de avaliação de dimorfismo sexual e de desenvolvimento ontogenético em certas espécies de répteis. Sendo assim, o presente estudo tem o objetivo de caracterizar os padrões de infestação (i) e avaliar a influência do parasitismo na aptidão de indivíduos (ii) de *C. ocellifer* pertencentes a quatro ecossistemas do Nordeste Brasileiro, quanto à abundância, riqueza e distribuição corporal (i) e quanto aos volumes testiculares, tamanhos de ninhadas e condição corporal (ii).

As hipóteses a seguir ajudam a especificar ainda mais os objetivos:

a) Quanto à distribuição corporal:

Há variação significativa nos padrões de infestação corporal por parasitas;

b) Quanto à caracterização desse tipo de relação como demonstração de dimorfismo sexual:

Há diferenças entre o padrão de infestação por parasitas em lagartos de diferentes sexos;

c) Quanto à intensidade de infestação em diferentes etapas do desenvolvimento ontogenético do hospedeiro e sua influência no desenvolvimento sexual:

Há diferença na intensidade de infestação em diferentes etapas do desenvolvimento ontogenético dos hospedeiros (adultos vs. jovens);

d) Quanto à influência da intensidade de infestação na aptidão dos hospedeiros (condição corporal dos lagartos; volumes testiculares e tamanhos de ninhada):

Há diferenças na intensidade de infestação entre as diferentes populações, onde a população com maior grau de infestação apresentará, em média, menor índice de condição corporal, menores volumes testiculares e ninhadas menores.

METODOLOGIA

Área de estudo

O presente estudo foi desenvolvido com espécimes tombados e depositados na Coleção Herpetológica da Universidade Federal da Paraíba (CHUFPB) e na Coleção Herpetológica da Universidade de Brasília (CHUNB). Os exemplares foram coletados no Parque Nacional de Sete Cidades/PI, na Reserva Biológica Guaribas/PB, em Cabaceiras/PB e em Barra de Barra do Cunhaú/RN (Figura 1).

O Parque Nacional de Sete Cidades, localizado entre os municípios de Piracuruca e Piripiri, no estado do Piauí (4°05'S - 41°42'W), pode ser considerado um tipo de Cerrado, acompanhado de manchas de campos abertos inundáveis e matas ciliares (Fig. 1A). Possui área de 6.221 hectares e clima do tipo “Tropical Zona Equatorial”, com seis meses sem nenhuma ou quase nenhuma precipitação. Sua média anual de temperatura é de 26 °C. A fauna parece ser mais rica que a do cerrado típico, como consequência da presença de animais da Caatinga e da Floresta Latifoliada (Fávera 2002).

A Reserva Biológica Guaribas localiza-se entre os municípios paraibanos de Mamanguape (91,59%) e Rio Tinto (8,41%) e dista em 51,6 quilômetros de João Pessoa (6°41'S - 35°12'W). Apresenta clima quente e úmido (Endres *et al.* 2007) onde a estação chuvosa se estende de fevereiro a julho e a estação seca ocorre entre outubro e dezembro (Nimer 1979) e divide-se em formações de Tabuleiro e Mata Atlântica (Fig. 1B). Formações de Tabuleiro são savanas arbóreas abertas, como enclaves de cerrado na Mata Atlântica, com aspecto dominado por gramíneas e árvores de baixo porte e solo arenoso (Prates *et al.* 1981; Salgado *et al.* 1981). A formação de Mata Atlântica é composta por uma vegetação secundária de porte baixo e alta densidade sobre solo podzólico, geralmente encontrado em regiões úmidas (Prates *et al.* 1981; Salgado *et al.* 1981).

O município de Cabaceiras está inserido em uma área de Caatinga localizada ao sul da Depressão Sertaneja Setentrional, no Cariri Paraibano (7°29'S - 36°20'W), uma das áreas mais secas das caatingas (Velloso *et al.* 2002) e do território nacional (Cabral 1997). É caracterizada por apresentar vegetação arbustiva e arbórea, baixa, densa e caducifólia (Giulietti *et al.* 2007). Corresponde a uma área de predomínio de clima semi-árido (Fig. 1C), onde impera os tipos de vegetação do Domínio Fitogeográfico das Caatingas, um ambiente seco com drenagem intermitente (Ab'Sáber 1969).

A restinga da praia de Barra do Cunhaú, município de Canguaretama, Rio Grande do Norte (6°18'S - 35°1'W), representa uma área de restinga no extremo nordeste do litoral brasileiro (Fig. 1D). As restingas ocupam cerca de 79% da costa brasileira (Eskinazi-Leça *et al.* 2004), possuem flora característica devido às altas temperaturas, salinidade e intensa exposição ao sol (Franco *et al.* 1984). O aspecto vegetacional pode variar desde o domínio por herbáceas até atingir um extrato arbóreo de 20 metros de altura (Eskinazi-Leça *et al.* 2004), aumentando a medida que adentra no continente (Araújo & Lacerda 1987).

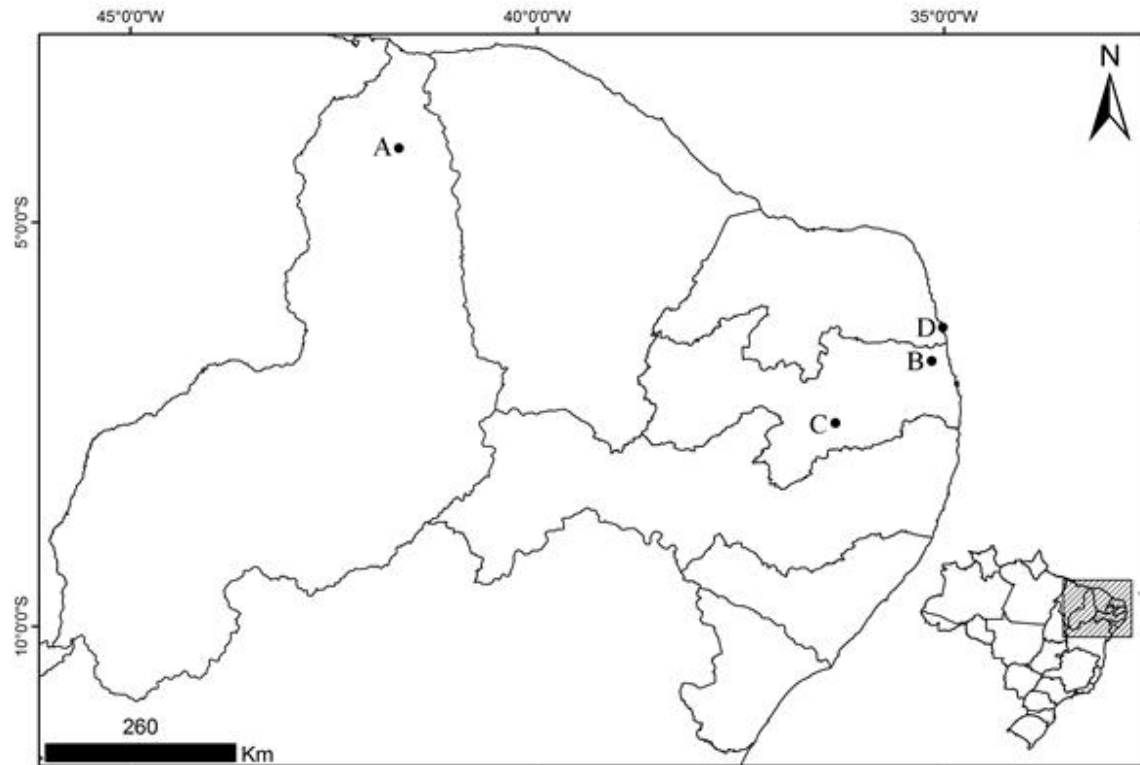


Figura 1: Mapa das localidades onde indivíduos de *C. ocellifer* foram coletados para este estudo. (A) PARNA Sete Cidades/PI, um enclave de cerrado no nordeste brasileiro (Foto: Ricardo S. Rodrigues); (B) ReBio Guaribas/PB, área de Mata Atlântica com formações de tabuleiro (Foto: Carmem C. B. Pedro); (C) Cabaceiras/PB, área de Caatinga no Cariri Paraibano (Foto: Ralph L. Albuquerque); e (D) Barra do Cunhaú/RN, área de restinga no litoral nordestino (Foto: Ralph L. Albuquerque).

Coleta de dados reprodutivos e morfométricos

Os dados foram coletados de exemplares de *C. ocellifer* que estão depositados na CHUFPB e na CHUNB e tiveram origem das áreas supracitadas. Aproximadamente 100 indivíduos de cada localidade foram analisados: 102 do PARNA Sete Cidades/PI (CHUFPB01800-01850 e CHUNB60719-60852); 103 da ReBio Guaribas/PB (CHUFPB07381-07439, CHUFPB07605-07618 e CHUFPB07760-07798); 102 de Cabaceiras/PB (CHUFPB00654-00726 e CHUFPB05569-05599); e 92 de Barra do Cunhaú/RN (CHUFPB00098-00128, CHUFPB00346-00348, CHUFPB05600-05636 e CHUFPB11148-11216). Ao todo foram 399 indivíduos analisados. Nem todos os espécimes de cada lote foram analisados porque alguns foram seriamente danificados durante as coletas, perdendo partes do corpo, por exemplo. Os lagartos do Piauí são frutos de coletas realizadas em associação com a UnB, através de projetos que tratam da ecologia, evolução e conservação da herpetofauna do Cerrado (PRONEX/FAPDF-2008 e SISBIOTA-2010; sob coordenação do Prof. Guarino R. Colli) e os lagartos da Paraíba e de Barra do Cunhaú são frutos de projetos coordenados pelo Prof. Dr. Daniel O. Mesquita (Jovem Pesquisador/FAPESQ-2008 e Universal CNPq 2009).

Os dados sexuais foram coletados em laboratório usando-se um paquímetro digital para medição dos testículos. A quantidade de ovos e folículos vitelogênicos também foram averiguados em laboratório. Indivíduos machos foram considerados reprodutivos caso apresentassem testículos desenvolvidos com epidídimos volumosos e convolutos e fêmeas foram consideradas reprodutivas caso apresentassem folículos desenvolvidos e/ou corpos lúteos (Vitt & Caldwell 2009). O menor indivíduo, em termos de comprimento rostro-cloacal (CRC), com estas condições foi considerado como limiar de separação entre indivíduos juvenis e adultos, para machos e fêmeas, respectivamente. O volume dos testículos e ovos foi inferido através da fórmula da elipsóide, onde c é o comprimento e l é a largura:

$$V = \frac{4}{3} \pi \left(\frac{l}{2} \right)^2 \left(\frac{c}{2} \right)$$

Coleta de dados relativos aos parasitas

Ao longo do corpo dos lagartos, foram determinados 20 micro-habitats como prováveis sítios ocupados pelos ácaros (Fig. 2): 1 - dobra esquerda do pescoço, 2 - dobra direita do pescoço, 3 - região dorsal, 4 - região inguinal esquerda, 5 - região inguinal direita, 6 - região pós-inguinal esquerda, 7 - região pós-inguinal direita, 8 - cauda, 9 - axila direita, 10 - axila esquerda, 11 - região ventral, 12 - membro posterior direito, 13 - membro posterior

esquerdo, 14 - região gular, 15 - membro anterior direito, 16 - membro anterior esquerdo, 17 - cloaca, 18 - cabeça, 19 - flanco direito e 20 - flanco esquerdo. Após a contagem de todos os ácaros encontrados, foram preparadas lâminas histológicas para a observação de suas estruturas e identificação dos mesmos. Este tipo de rotina permitiu saber qual espécie parasita o lagarto *C. ocellifer* nas regiões consideradas. Dos dados quantitativos de ectoparasitas nos micro-habitats bilaterais, aqueles que apresentam lado direito e esquerdo do corpo, foram obtidas as médias aritméticas.

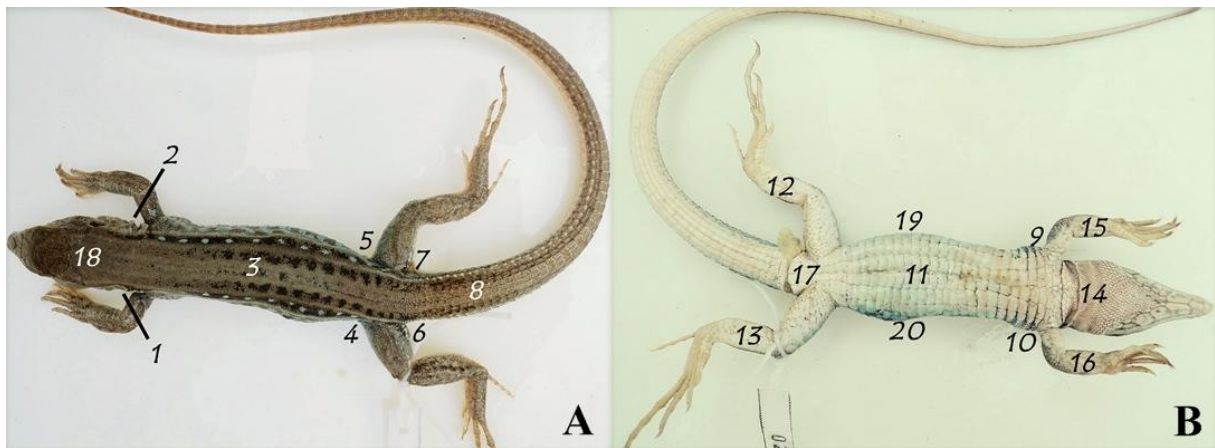


Figura 2: Vistas dorsal e ventral de *C. ocellifer* com possíveis sítios de infestação por ácaros demarcados: 1 - dobra esquerda do pescoço, 2 - dobra direita do pescoço, 3 - região dorsal, 4 - região inguinal esquerda, 5 - região inguinal direita, 6 - região pós-inguinal esquerda, 7 - região pós-inguinal direita, 8 - cauda, 9 - axila direita, 10 - axila esquerda, 11 - região ventral, 12 - membro posterior direito, 13 - membro posterior esquerdo, 14 - região gular, 15 - membro anterior direito, 16 - membro anterior esquerdo, 17 - cloaca, 18 - cabeça, 19 - flanco direito e 20 - flanco esquerdo. (Foto: Aurora Moreira Caballero).

Foram confeccionadas lâminas em solução Hoyer para a observação das larvas dos ácaros. Tais lâminas foram acondicionadas em estufa por cinco dias, até serem analisadas e depositadas permanentemente na coleção. O trato gastro-intestinal (estômago e intestino) e os pulmões dos lagartos foram removidos para caracterização e contabilização dos endoparasitas. Ademais, foram procurados endoparasitas associados ao celoma dos hospedeiros. Foram confeccionadas lâminas em solução Hoyer para posterior observação, identificação e contagem dos endoparasitas. As definições de prevalência e intensidade, termos próprios da parasitologia, seguem a padronização de Bush *et al.* (1997).

Obtenção do índice relativo à condição corporal

Para estimar a condição corporal (\hat{M}_i) dos hospedeiros foi utilizado o “Índice de Massa Padronizado” (*Scaled mass index*) de Peig & Green (2009; doravante MI):

$$\hat{M}_i = M_i \left[\frac{L_0}{L_i} \right]^{b_{SMA}}$$

onde M_i e L_i são as massas e uma medida dos tamanhos dos corpos individuais (a que mais se correlaciona à massa), respectivamente; b_{SMA} é a estimativa de expoente escalado estimado pela “Regressão Padronizada do Eixo Principal” (SMA – *Scaled Major Axis Regression*), utilizando as massas individuais e as medidas de tamanho supracitadas; e L_0 é um valor arbitrário de tamanho (p.e., a média do tamanho dos indivíduos).

Em comparações empíricas Peig & Green (2010), utilizando dados de pequenos mamíferos, mostraram a eficácia superior de seu Índice de Massa Padronizado (MI) em relação a outros índices de condição corporal, como o Índice Residual, ANCOVA, Índice de Massa Corporal, Índice de Fulton, Condição Relativa e Massa Relativa. Por utilizar a relação entre massa e tamanho, esse índice é suficientemente bom para ser usado em estudos com animais porque respeita padrões de crescimento, alometria, proporções corporais e composição corporal. Além disso, alguns indivíduos amostrados não tiveram os dados de massa coletados, onde tiveram que ser usados dados métricos (medidas morfométricas mais representativas do corpo) para estimar suas massas. Dessa forma o MI foi assumido como *fitness*, sendo atribuído um valor numérico diretamente relacionado ao índice de condição corporal.

Análise de dados

Para testar a hipótese de que ectoparasitas tem preferências por determinados sítios de infestação (microhábitats), avaliando também os possíveis efeitos de fatores biológicos e ambientais na intensidade de infestação em cada caso (observação = indivíduos hospedeiros) foi utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM - *Mixed Generalized Linear Models*), assumindo como variáveis: a intensidade ectoparasitária em cada microhábitat - variável de resposta; e como preditores - o tamanho (comprimento rostro-cloacal - CRC) dos hospedeiros como covariável, o sexo dos hospedeiros, o estágio sexual dos hospedeiros e a região geográfica (localidade onde os hospedeiros foram coletados = população). Visto que um mesmo indivíduo pode apresentar ácaros em diferentes microhábitats, a identificação única de cada indivíduo (seus respectivos números de tombo) foi utilizada como variável aleatória.

Em relação aos endoparasitas, a hipótese de que há associação específica da cada espécie a determinados órgãos, foi conduzida a Análise de Redundância (RDA), assumindo a

quantidade de endoparasitas das diferentes espécies encontradas em cada órgão (microhábitats) como o conjunto de variáveis de resposta e a localidade, o sexo, o tamanho, o estágio sexual e os quatro microhábitats (intestino, estômago, pulmões e cavidade celomática) como o conjunto de variáveis preditoras. Antes da execução da RDA, os dados relativos às abundâncias de cada espécie de endoparasita (variáveis de resposta) foram submetidos à transformação *chord* (Legendre & Gallagher 2001). As etapas e especificidades para a condução da RDA seguiram as recomendações de Zuur *et al.* (2007).

Para testar a hipótese de que a aptidão dos hospedeiros é afetada pela intensidade parasitária total (tanto ecto quanto endoparasitas), diferentes abordagens foram seguidas:

1. Visto que os volumes testiculares, tamanhos de ninhadas e MIs podem apresentar respostas simultâneas em relação ao conjunto de preditores (sexo, estágio sexual e tamanho dos hospedeiros + região geográfica, intensidade endoparasitária em cada microhábitat [bem como a intensidade endoparasitária total] e intensidade ectoparasitária), inicialmente a RDA sobre dos dados “*chord*-transformados” (apenas para os dados de contagens, com excessiva quantidade de zeros) foi executada, utilizando a região geográfica como covariável e excluindo o tamanho (visto que, logicamente, quanto maiores os individuais, maiores serão os MIs – ainda, o cálculo de MI padroniza os índices individuais em relação ao tamanho);
2. Dado que os resultados da RDA podem ser sensíveis à falta de normalidade dos dados (todas as variáveis numéricas, contínuas ou merísticas, não apresentaram distribuição normal, mesmo quando várias transformações foram aplicadas), bem como ao relativamente pequeno tamanho amostral, testes “univariados” foram executados (aqui, os testes são considerados univariados no sentido de haver apenas uma variável de resposta):
 - a. Um único Modelo Linear Generalizado (GLM - *Generalized Linear Models*) foi executado para testar a hipótese de que ao menos um preditor, especialmente uma das intensidades parasitárias, diminui o MI médio;
 - b. Dois GLMs distintos foram realizados, para fêmeas e machos, para testar a hipótese de que ao menos um preditor, especialmente uma das intensidades parasitárias, diminui o volume testicular médio e o tamanho da ninhada, respectivamente.

- c. Dado que o tamanho e a região geográfica podem ser consideradas variáveis com efeitos aleatórios (Underwood 1996), foi também utilizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) em relação a cada GLM, conferindo ao tamanho e à região geográfica efeitos aleatórios e aos demais preditores, efeitos fixos. Os modelos mistos podem apresentar resultados de difícil interpretação, especialmente quando o tamanho amostral é relativamente pequeno (caso destas análises), e só foram utilizados para validar os efeitos significativos de outros preditores do GLM (que não o tamanho e a região geográfica - assim, retira-se o efeito destas variáveis do modelo final).

O uso concomitante de testes multi e univariados é justificado por Zuur *et al.* (2007), os passos para realização e validação dos GLMs foram de acordo com Crawley (2007) e Kabacoff (2011) e os dos GLMMs de acordo com Zuur *et al.* (2009). Para cada teste estatístico aqui utilizado, observações extremas (*outliers*) e multicolinearidade foram acessados e tratados de acordo com recomendações de Tabachnick & Fidell (2007). Como mencionado anteriormente, GLMMs foram utilizados para a “validação” dos diferentes GLMs. Sempre que possível, tanto para GLMMs e GLMs, interações entre termos preditores foram especificadas (p.e., modelos saturados) e os modelos escolhidos foram aqueles que apresentaram, conjuntamente, bom ajuste à distribuição de probabilidades da variável de resposta (ausência de “superdispersão” [*overdispersion*]; distribuição Gaussiana para dados contínuos e de Poisson ou Quasipoisson para dados merísticos), menor valor de AIC (*Akaike Information Criteria*: determina o modelo mais simples, com menor número de parâmetros) e bons critérios diagnósticos para validação do modelo (independência dos erros, casos influentes, distribuição adequada dos resíduos). Tanto para os GLMs quanto para as RDAs, uma seleção manual de variáveis foi realizada (após obtenção do modelo inicial), a partir da criação de um modelo vazio ao qual termos (preditores) com menor valor de AIC foram adicionados a cada passo, desde que apresentassem significância estatística. Para os GLMs, frente a todos os modelos que poderiam explicar a variação da variável de resposta de forma igual ou parcialmente igual ao modelo final escolhido, a importância relativa dos termos foi avaliada pela soma dos ‘pesos de Akaike’ sobre todos os modelos que incluíram os preditores. Para todos os testes, foi adotado um nível de significância de 0,05 e, quando pertinente, será citada a média \pm 1 desvio-padrão. Todas as análises estatísticas foram executadas no programa R Core Team (2012).

RESULTADOS

Foi encontrada uma única espécie de ácaro parasita em todas as populações estudadas, o trombiculídeo *Eutrombicula alfreddugesi* (Fig. 3). Cada população estudada apresentou diferentes intensidades de infestação por ectoparasitas, inclusive entre os sexos (Fig. 4) e entre os micro-habitats preferenciais pelos ácaros.



Figura 3: Espécimes juvenis de *E. alfreddugesi* em vistas dorsal (A) e ventral (B). (Foto: Felipe Jardelino Eloi).

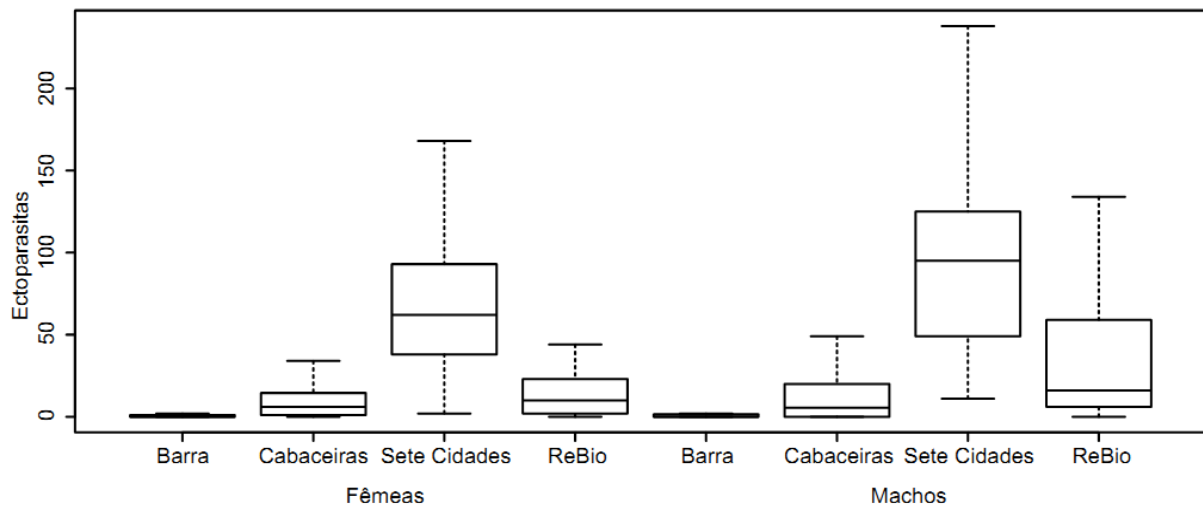


Figura 4: Intensidade de infestação por ectoparasitas entre os sexos dos hospedeiros nas quatro populações estudadas.

Para ectoparasitas, a população do PARNA Sete Cidades/PI apresentou uma prevalência de 100%, onde todos os indivíduos analisados estavam parasitados. Dos vinte possíveis sítios de infestação, foi observada uma maior intensidade em três regiões: pós-inguinal esquerda (30,79%), pós-inguinal direita (22,73%), e ventral (29,37%), as quais juntas detiveram um total de 82,89% dos ácaros encontrados. As outras regiões tiveram diferentes

graus de infestação, variando de 5,86% (576 ácaros na cauda) a apenas dois ácaros no membro anterior direito, mas em todas elas foram encontrados ácaros. Foi observada uma intensidade parasitária proporcionalmente maior nos machos (73 indivíduos), totalizando 7674 ácaros (78,15%, 105,1, \pm 80), sendo que nas fêmeas (29 indivíduos) foram encontrados 2145 ácaros (21,84%, 73,9, \pm 53,1) de um total de 9819 parasitos coletados. Para endoparasitas, essa população apresentou baixa prevalência, com 12 indivíduos parasitados, 11,76% do total. Nenhum indivíduo possuía parasitos nos pulmões. Os órgãos parasitados foram o estômago e o intestino, por Cestoda (n = 11, Fig. 5B) e nematódeos *Pharyngodon* sp. Diesing 1861 (n = 136, Fig. 5A), além de se encontrarem nematódeos na cavidade celomática, *Piratuba* sp. Freitas & Lent 1974 (n = 6), *Oswaldofilaria* sp. Travassos 1933 (n = 17) e *Physaloptera* sp. Rudolphi 1819 (n = 1, Fig. 5C). Essa população foi a que apresentou maior diversidade de endoparasitas, totalizando cinco tipos, mas apenas 171 indivíduos.

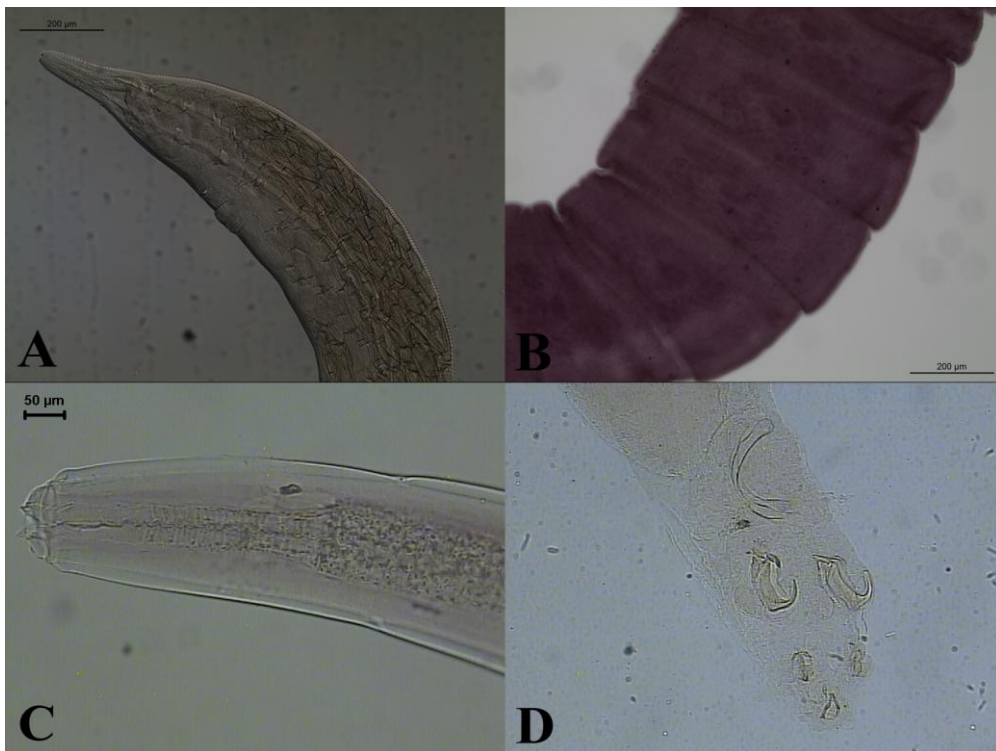


Figura 5: Espécimes de (A) *Pharyngodon* sp., (B) Cestoda, (C) *Physaloptera* sp. e (D) *Raillietiella mottae*. (Fotos: Samuel Vieira Brito).

Para ectoparasitas, a população de ReBio Guaribas/PB apresentou uma prevalência de 86,4%, com 89 indivíduos parasitados. Dos vinte possíveis sítios de infestação, foi observada uma maior intensidade nas regiões pós-inguinais esquerda (39,61%) e direita (35,02%), as quais juntas detêm um total de 74,63% dos ácaros encontrados (2835 indivíduos). Outras regiões como membro anterior direito, região gular e cloaca não tiveram nenhum parasita coletado. Foi observada uma intensidade parasitária muito maior nos machos (54 indivíduos),

totalizando 2081 ácaros (73,40%, 73,4, \pm 61,28), do que nas fêmeas (49 indivíduos), onde foram encontrados 754 ácaros (26,59%, 15,38, \pm 18,66) de um total de 2835 parasitos coletados. Para endoparasitas, essa população apresentou uma prevalência pequena com 12 indivíduos parasitados, 11,65% do total. Apenas os intestinos desses indivíduos estavam infestados, 11 deles por Cestoda (n = 36) e apenas um por *Pharyngodon* sp. (n = 1).

Para ectoparasitas, a população de Cabaceiras/PB apresentou uma prevalência de 76,47%, com 72 indivíduos parasitados. Dos vinte possíveis sítios de infestação, foi observada uma intensidade quase que exclusiva nas regiões pós-inguinais esquerda (47,85%) e direita (46,66%), as quais juntas detêm um total de 94,51% dos ácaros encontrados (1.185 indivíduos). Outras regiões pouco infestadas foram a cauda (3,20%), axilas direita (0,84%) e esquerda (0,59%), e membro posterior (0,33%) e flanco esquerdo (0,17%). Foi observada uma intensidade parasitária proporcionalmente maior nos machos (58 indivíduos), totalizando 760 ácaros (64,14%, 13,1, \pm 16,69), sendo que nas fêmeas (44 indivíduos) foram encontrados 425 ácaros (35,86%, 9,6, \pm 11,47) de um total de 1185 parasitos coletados. Para endoparasitas, essa população apresentou a prevalência mais alta entre as quatro populações com 45 indivíduos parasitados, quase metade do total (44,11%). Nesses indivíduos, a intensidade parasitária variou de um a 193 parasitas, com uma média de 33,2 parasitas por indivíduo parasitado (\pm 43,5). Apenas os intestinos desses indivíduos estavam infestados, e todos eles por *Pharyngodon* sp. (n = 1496), sendo esta a população que apresentou menor diversidade de endoparasitas.

Para ectoparasitas, a população de Barra do Cunhaú/RN foi a menos parasitada, com uma prevalência de 28,26%, com 26 indivíduos parasitados e 66 completamente livres de ectoparasitas. Dos vinte possíveis sítios de infestação, foi observada uma intensidade quase que exclusiva nas regiões pós-inguinais esquerda (48,99%) e direita (41,34%), as quais juntas detêm um total de 90,32% dos ácaros encontrados (445 indivíduos). Outras regiões pouco infestadas foram a cauda (2,92%) e axilas direita (4,26%) e esquerda (1,57%), onde o parasita pode ter ocorrido acidentalmente. Foi observada uma intensidade parasitária proporcionalmente maior nos machos (56 indivíduos), totalizando 307 ácaros (68,99%, 5,48, \pm 16,9), sendo que nas fêmeas (36 indivíduos) foram encontrados 138 ácaros (31,01%, 3,8, \pm 9,28) de um total de 445 parasitos coletados. Para endoparasitas, essa população apresentou a prevalência mais baixa, com apenas três indivíduos parasitados, 3,26% do total. Os órgãos parasitados foram o intestino, por Cestoda (n = 2) e os pulmões, pelo Pentastomídeo *Raillietiella mottae* Almeida, Freire & Lopes 2008 (n = 5, Fig. 5D).

Como o tamanho do hospedeiro pode influenciar positivamente a quantidade de ectoparasitas apenas pelo fato de que corpos maiores têm mais área para fixação, foram utilizados apenas os resíduos da regressão robusta “quantidade de ácaros ~ tamanho” como variável de resposta (na verdade, embora significativo, o modelo da regressão robusta apresentou $R^2 = 0,08$; ou seja, pouco da variação do tamanho explica a variação da quantidade de ácaros). Os dados apresentaram falta de ajuste aos modelos e então a quantidade de ácaros (intensidade parasitária) foi utilizado como variável de resposta, tendo o tamanho como covariável, ao invés dos resíduos sobreditos. O melhor ajuste foi obtido com a distribuição Quasipoisson e mostrou que os fatores que mais influenciam a infestação por ectoparasitas são o tamanho do hospedeiro ($p < 0,001$, *Odds Ratio* [OR] = 1,03), as regiões de Sete Cidades ($p < 0,001$, OR = 14,83), ReBio ($p < 0,001$, OR = 6,09) e Cabaceiras ($p = 0,04$, OR = 1,92) e o sexo masculino ($p = 0,003$, OR = 1,40), como mostram a Tabela 1 e a Fig. 6. Os valores das *Odds Ratios* (razões de probabilidade, na tradução literal) são interpretadas que acordo com os termos significativos e, dependendo, se termos significativos mostram interações entre variáveis, levando em conta também o sinal do parâmetro (termo) estimado. No caso, como mostra a Tab. 1, caso a localidade seja Sete Cidades, mantidos todos os outros termos constantes, a chance da quantidade de ácaros aumentar em uma unidade é de aproximadamente 925%. Se a localidade for a ReBio, a chance da quantidade de ácaros aumentar em uma unidade é de 80% e se a localidade for Cabaceiras, tal chance de aumento em uma unidade na quantidade de ácaros é de aproximadamente 40,6%. Se o hospedeiro for um macho, a chance de um aumento em uma unidade na quantidade de ácaros é de aproximadamente 21%. Um aumento em uma unidade do tamanho eleva a chance de aumento de uma unidade na quantidade de ácaros em 1,87% (mantendo todos os valores dos outros preditores fixos). Este último resultado está de acordo com o R^2 apresentado pela regressão robusta da quantidade de ácaros vs. o tamanho.

Tabela 1: Resumo do modelo do GLM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciaram a intensidade ectoparasitária nos hospedeiros. A equação mostrada na base da tabela mostra o modelo preditivo final.

Termo	Estimativa	Erro-padrão	Valor de t	<i>Odds Ratio</i>	<i>p</i>
Intercepto	-0,408182	0,418855	-0,975	0,6648575	0,3304
Estag. - Reprodutivo	0,154665	0,19688	0,786	1,1672663	0,43259
Locali - Cabaceiras	0,65503	0,318105	2,059	1,9251996	0,04014 *
Locali - Sete Cidades	2,696764	0,281996	9,563	14,8316605	< 2e-16 ***
Locali - ReBio	1,808254	0,291022	6,213	6,0997898	1,33e-09 ***
Tamanho	0,030766	0,006632	4,639	1,0312439	4,78e-06 ***

Sexo - Macho 0,337138 0,115553 2,918 1,4009324 0,00373 **

$$\# \text{ de ácaros} = 0.65 * \text{Cabaceiras} + 2.69 * \text{Sete_Cidades} + 1.80 * \text{ReBio} + 0.03 * \text{Tamanho} + 0.33 * \text{Macho}$$

Legenda: Estag. = estágio reprodutivo; Locali. = localidade.

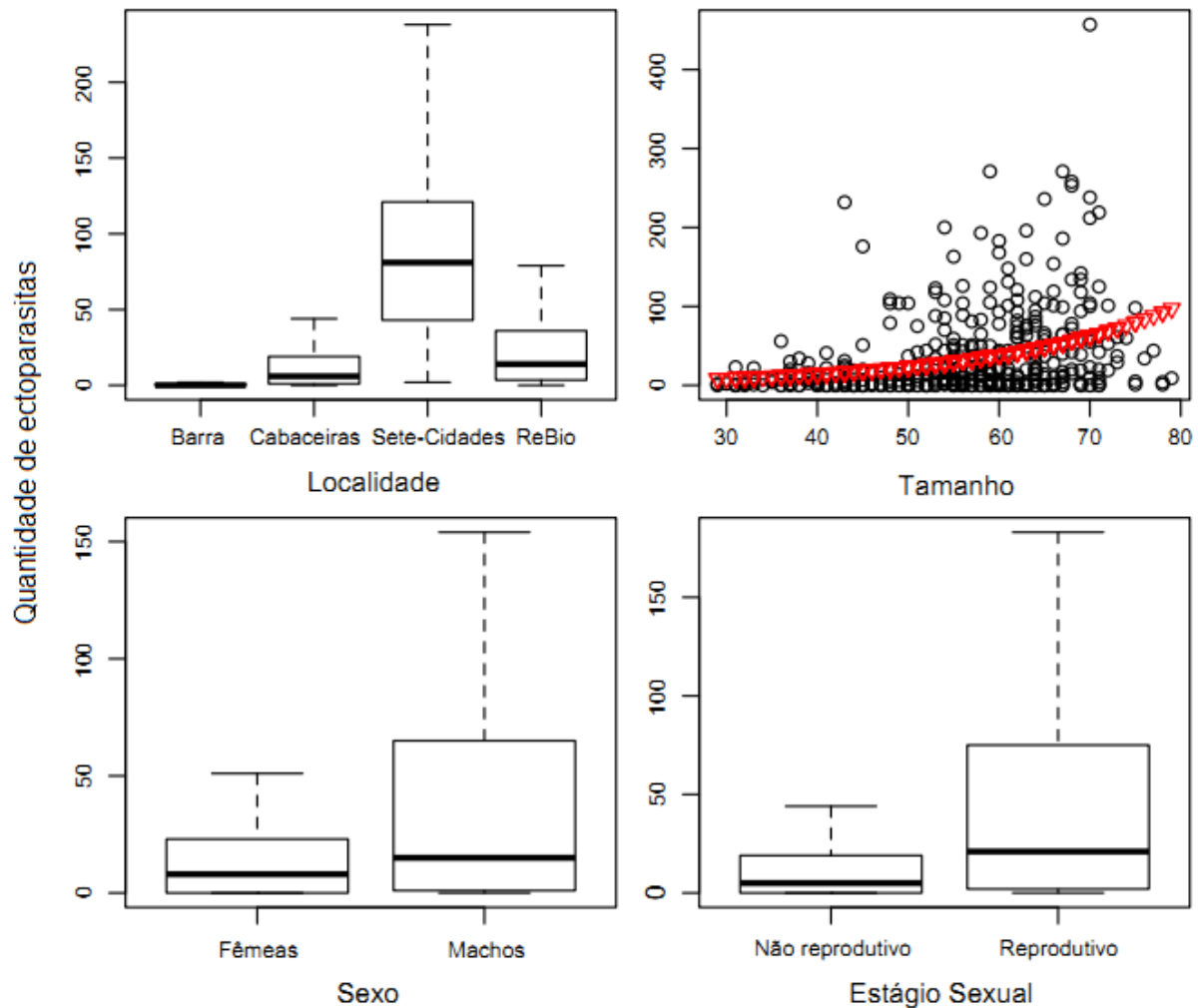


Figura 6: Valores preditos para a quantidade de ácaros em cada hospedeiro, de acordo com a equação da Tab. 1. A quantidade de parasitas (intensidade ectoparasitária) aumenta caso a localidade amostrada seja Sete Cidades, ReBio ou Cabaceiras, em relação à localidade Barra do Cunhaú. Aumenta também com o tamanho dos hospedeiros e caso estes sejam machos. Veja o texto para maiores detalhes.

Mesmo que os lagartos apresentaram grande variação de tamanho entre as populações estudadas e que o tamanho pouco explica o aumento da intensidade ectoparasitária (resultados da regressão robusta e do GLM acima), na análise para averiguar a preferência por microhábitats, pelos ácaros, os resíduos “quantidade de ácaros vs. tamanho” foram utilizados como variável de resposta no GLMM. Os sítios de infestação foram significativamente influentes para a intensidade parasitária ($p < 0,05$), sendo os sítios 6 e 7 (região pós-inguinal direita e esquerda) os que apresentaram valores mais elevados de *Odds Ratio* (Tab. 2): a intensidade ectoparasitária tem chance de aproximadamente 2970% de aumentar em uma unidade caso o microhábitat seja a virilha (regiões pós-inguinal). O sinal negativo dos outros termos mostra que a chance de aumento da quantidade de ácaros em outras regiões diminui,

na magnitude de suas respectivas *Odds Ratios*. Esses valores colocam em destaque a influência deste microhabitat sobre a infestação por ectoparasitas em relação a todos os demais (Fig. 7AeB). Porém, ao se considerar os pontos da Fig. 7C, percebe-se que o sítio 11 (região ventral) também apresenta níveis elevados de infestação quando comparado com os demais - tais pontos são correspondentes à Sete Cidades. Essa população foi a única que apresentou dois principais sítios de infestação, os sítios 6 e 7 (regiões pós-inguinais direita e esquerda) e o sítio 11 (região ventral). Ainda, outros fatores como o sexo do hospedeiro, a região geográfica e o estágio sexual, não apresentaram influência significativa ($p > 0,05$) quando comparados aos sítios de infestação.

Tabela 2: Resultados do GLMM para verificar se há preferência, pelos ácaros, por determinados sítios de infestação do corpo do hospedeiro.

Termo	Valor	Erro-padrão	G. Liberdade	Valor de t	Odds Ratio	p
Sexo - Macho	0	0,2194935	393	0	-	1
Locali. - Cabaceiras	0	0,3110168	393	0	-	1
Locali. - Sete Cidades	0	0,3272682	393	0	-	1
Locali. - ReBio	0	0,3037826	393	0	-	1
Estag. - Reprodutivo	0	0,2595521	393	0	-	1
Intercepto	5,54453	0,4528275	4776	12,244252	-	0
Sítio - 12 e 13	-6,9135	0,5337517	4776	-12,95272	0,0009942	0
Sítio - 14	-7,1103	0,5337517	4776	-13,32132	0,0008167	0
Sítio - 15 e 16	-7,2694	0,5337517	4776	-13,61949	0,0006965	0
Sítio - 17	-7,1554	0,5337517	4776	-13,40584	0,0007806	0
Sítio - 18	-7,2306	0,5337517	4776	-13,54671	0,0007241	0
Sítio - 19 e 20	-7,0414	0,5337517	4776	-13,19219	0,0008749	0
Sítio - 12	-6,9887	0,5337517	4776	-13,09358	0,0009222	0
Sítio - 3	-7,1805	0,5337517	4776	-13,45279	0,0007613	0
Sítio - 4 e 5	-6,7832	0,5337517	4776	-12,70855	0,0011326	0
Sítio - 6 e 7	3,86216	0,5337517	4776	7,235866	47,56777	0
Sítio - 8	-5,6165	0,5337517	4776	-10,52276	0,0036372	0
Sítio - 9 e 10	-6,6516	0,5337517	4776	-12,46203	0,0012919	0

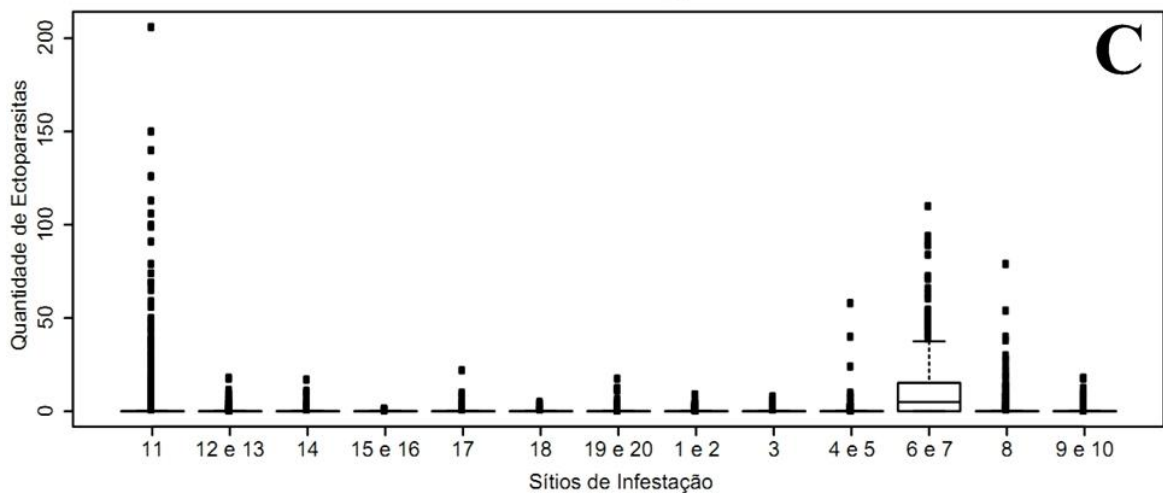
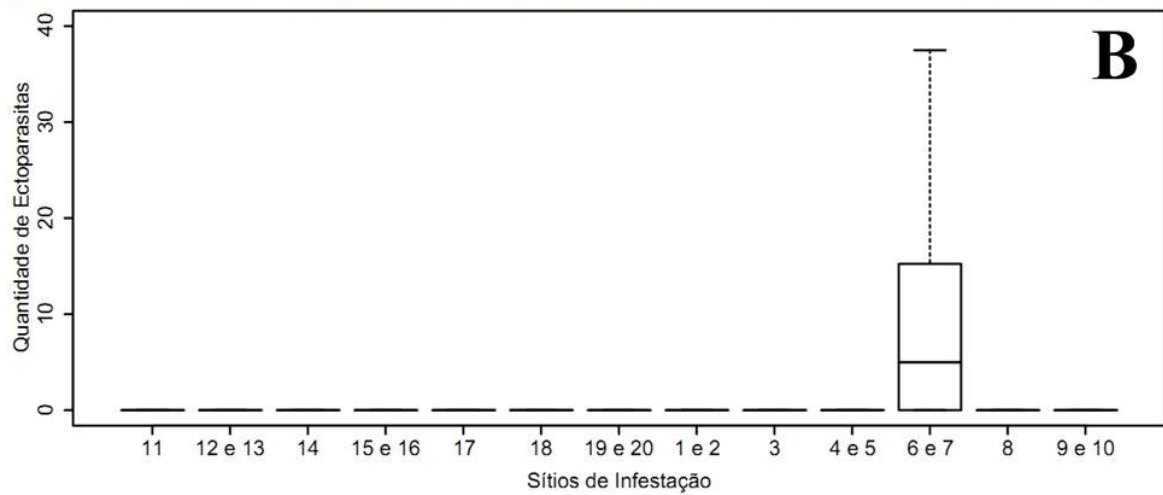
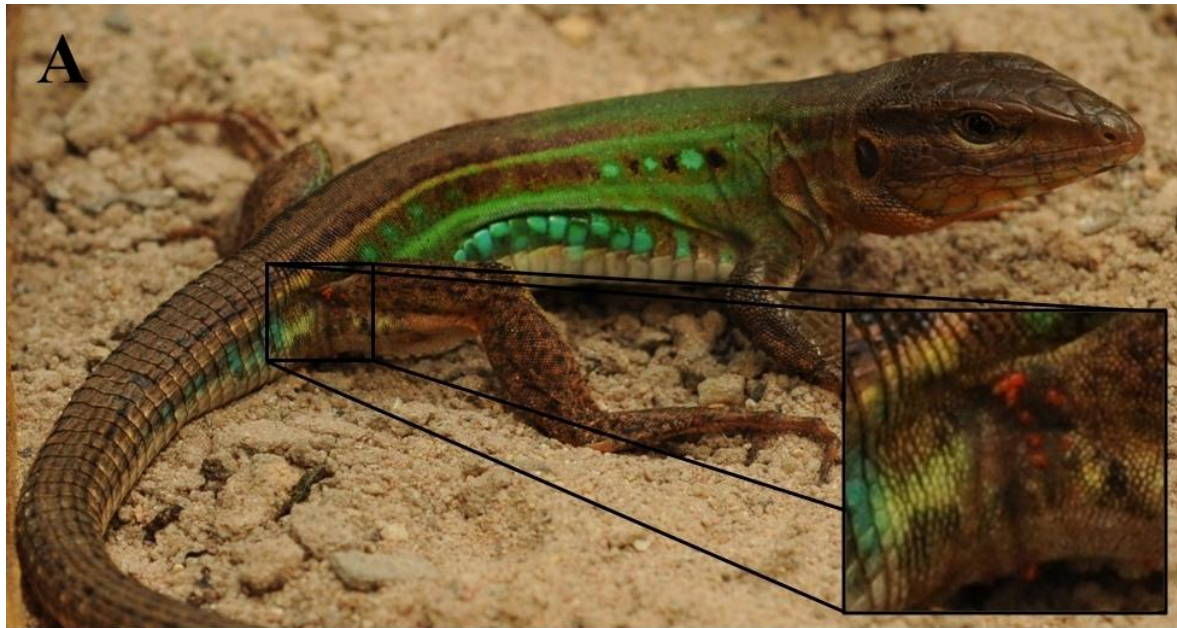


Figura 7: (A) Indivíduo de *C. ocellifer* com baixa infestação na região pós-inguinal direita em detalhe. (B) A quantidade de parasitas (intensidade ectoparasitária) aumenta caso o microhabitat sejam as regiões pós-inguinais direita ou esquerda. (C) Valores preditos para a quantidade de ácaros em cada hospedeiro, de acordo com a equação da Tab. 2. Neste modelo cada indivíduo é tratado como possuindo efeitos aleatórios sobre a variável de resposta e o modelo do GLMM confirma os resultados do GLM mostrados (B). Veja o texto (especialmente a seção Metodologia) para maiores detalhes.

Em relação ao endoparasitismo, a RDA mostrou que pelo menos um dos preditores explica, de forma estatisticamente significativa, a variação na abundância de pelo menos uma espécie de endoparasita ($F_{10,388} = 71.27$; $p = 0,001$). Dois eixos canônicos contribuíram para explicar 100% da variação das variáveis de resposta (primeiro eixo: $F_{1,396} = 658.28$; $p = 0,001$ / segundo eixo: $F_{1,396} = 69,12$; $p = 0,001$). Os preditores com efeitos significativos explicaram 15% da variação das variáveis de resposta (as abundâncias das espécies de endoparasitas) (Tab. 3 e Fig. 8). De acordo com o primeiro eixo canônico, aquele que mais explica a variação das abundâncias das espécies de endoparasitas, a quantidade dos mesmos é mais influenciada pelo microhabitat (órgão): *Pharyngodon* sp. ($n = 1496$) está extremamente associado ao intestino, especialmente na população de Cabaceiras (maior prevalência, com 45 indivíduos parasitados, quase metade do total de hospedeiros[44,11%]; apenas os intestinos estavam infestados). Se a localidade for o PARNA de Sete Cidades ou a ReBio Guaribas, a abundância *Pharyngodon* sp. diminui bastante. O segundo eixo canônico explica a variação não contida no primeiro eixo e, tanto pela Fig. 8 quanto pela Tab. 3, é possível notar que a abundância de parasitas da Classe Cestoda é alta em Sete Cidades e especialmente na ReBio Guaribas e extremamente baixa em Cabaceiras. Tais parasitas, também estão associados ao intestino.

Tabela 3: Sumário dos resultados da RDA para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam a infestação por endoparasitas e se há preferência, pelos parasitas, por determinados sítios de infestação do corpo dos hospedeiros.

	Autovalores	%	Inércia	I.A.
RDA1	0,090	0,64256	0,09862	0,09862
RDA2	0,009	0,35744	0,05486	0,15348
Scores das espécies				
Variável de Resposta	RDA1	RDA2		
<i>Pharyngodon</i> sp.	2,0657	-0,1812		
Cestoda	0,5591	0,6694		
Scores do biplot				
Termo	RDA1	RDA2		
Locali. = Cabaceiras	0,57079	-0,760060		
Locali. = Sete Cidades	-0,15274	0,155212		
Locali. = ReBio	-0,19076	0,546624		
Intestino = presente (sim)	0,98221	0,174992		
Significância dos preditores				
Termo	Graus de Liberdade	AIC	LRT	p
Locali.	3	-1072,66	76,186	< 0,0001
Sexo	1	-1142,88	1,961	0,1614
Tamanho	1	-1144,1	0,744	0,3885
Estag.	1	-1144,79	0,047	0,8282

Cavidade Celomática	1	-1143,01	1,832	0,1759
Pulmão	1	-1144,79	0,048	0,8264
Intestino	1	-857,14	287,703	< 0,0001
Estômago	1	-1143,13	1,709	0,1911

Legenda: % = proporção da variação das variáveis de resposta explicadas por cada eixo canônico (RDA1 e RDA2); Inércia = variância associada a cada eixo canônico; I.A. = proporção da variação das variáveis de resposta explicadas pela variação dos preditores (neste caso, localidade e presença de algum endoparasita no intestino).

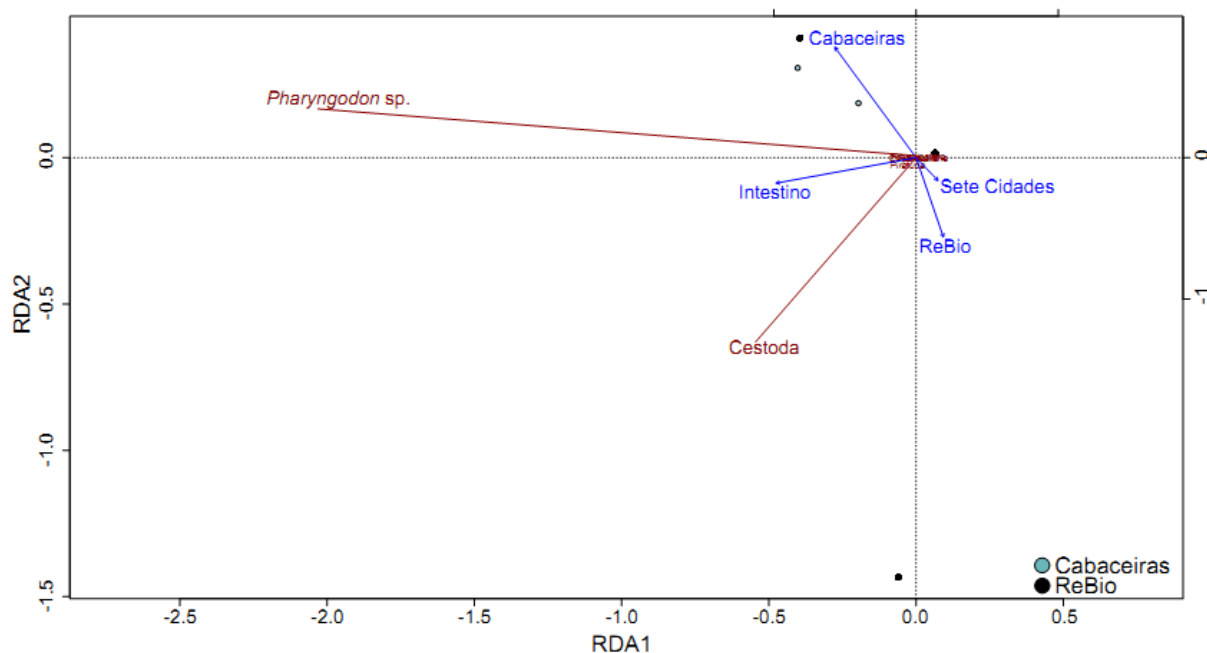


Figura 8: *Triplot* proveniente da RDA, mostrando as relações entre o conjunto de variáveis de resposta (abundâncias dos endoparasitas) e o conjunto de preditores. Observa-se que a presença de *Pharyngodon sp.* está altamente associada ao intestino, especialmente na população de Cabaceiras/PB.

Em relação à aptidão dos hospedeiros (avaliada pela influência dos preditores sobre os MIs, volumes testiculares e tamanhos de ninhadas), pode-se notar o tamanho como melhor preditor do volume testicular, seguido das intensidades ecto e endoparasitárias, bem como efeitos da intensidade parasitária atrelada ao celoma, apenas. Entretanto, como mencionado na metodologia, o tamanho está logicamente associado ao MI, e o uso de técnicas multivariadas para detectar variações conjuntas entre variáveis de respostas, de preditores e entre todos eles poderia se tornar, neste caso, inviável. Assim, o resultado da RDA (Fig. 9) é confiável, visto que o tamanho foi omitido. Porém, visto que as variáveis não apresentam distribuição normal, apresentam excessivo número de zeros e há relativamente poucos casos, foram adotadas também técnicas “univariadas” (como GLMs e GLMMs; ver metodologia).

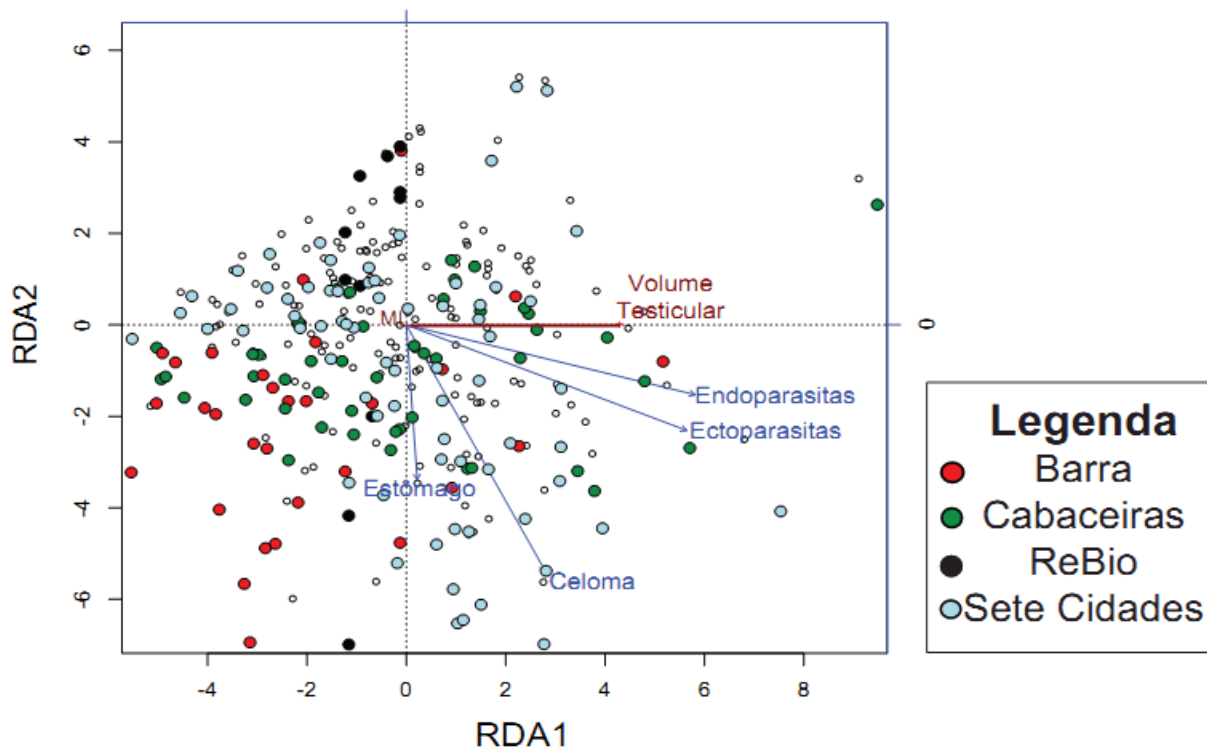


Figura 9: *Triplot* proveniente da RDA, mostrando as relações entre o conjunto de variáveis de resposta (MI e Volume Testicular) e os preditores. Sendo retirado o tamanho da análise (ver texto) o volume testicular está mais associado às intensidades ecto e endoparasitárias (totais). É possível notar a ausência de efeitos dos preditores sobre o MI (na origem do gráfico).

Ao se utilizar um GLM para avaliar os efeitos dos diferentes preditores sobre os MIs, é possível observar que a condição reprodutiva ($p < 0,001$), a intensidade ectoparasitária ($p = 0,0004$) e a intensidade endoparasitária atrelada à cavidade celomática ($p = 0,0002$) foram os fatores que mais influenciaram a condição corporal dos hospedeiros (Fig. 10). A região geográfica não exerceu influência direta, mas quando associada à quantidade de ectoparasitas, as populações de Sete Cidades ($p = 0,02$) e ReBio ($p = 0,0009$) apresentaram resultados significativos (Tab. 4). Apenas por este exemplo é possível notar a diferença nas conclusões das RDAs e das técnicas “univariadas” (por essa razão, a RDA não foi utilizada para fêmeas).

Tabela 4: Resultados do GLM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciaram na condição corporal dos hospedeiros.

Termo	Estimativa	Erro Padrão	Valor de t	Odds Ratio	p
Intercepto	1,66E-02	5,24E-03	3,165	1,0167305	0,001675
Estag. - Reprodutivo	4,53E-02	5,27E-03	8,607	1,0463808	< 0,0001
Ectoparasitas	1,06E-03	2,95E-04	3,581	1,0010558	0,000386
Locali. - Cabaceiras	5,70E-03	6,38E-03	0,893	1,0057139	0,372409
Locali. - Sete Cidades	-1,49E-02	7,74E-03	-1,921	0,9852523	0,055495
Locali. - ReBio	3,59E-03	6,46E-03	0,555	1,0035959	0,57901
Endo-Cav.Celomática	7,68E-03	2,05E-03	3,757	1,0077122	0,000198

Sexo - Macho	4,65E-03	4,73E-03	0,982	1,0046587	0,326536
Ecto:Macho	2,60E-04	9,14E-05	2,849	1,0002603	0,004616
Reprodutivo:Ecto	-4,40E-04	1,22E-04	-3,601	0,99956	0,000359
Ecto:Cabaceiras	-5,01E-04	3,66E-04	-1,37	0,999499	0,171335
Ecto:Sete Cidades	-6,44E-04	2,75E-04	-2,342	0,9993564	0,019687
Ecto:ReBio	-9,54E-04	2,84E-04	-3,355	0,999047	0,000874

Entretanto, visto que nem todas as localidades onde *C. ocellifer* ocorre foram amostradas, os preditores com efeitos significativos apresentados na Tab. 4, foram utilizados para gerar um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM), conferindo à localidade efeitos aleatórios. Os resultados são mostrados na Tab. 5: tanto o sexo, quanto a condição reprodutiva, e as intensidades ectoparasitárias e endoparasitária do celoma aumentam os MIs dos hospedeiros. Os resultados são similares aos da Tab. 4 (GLM) e, por serem mais fáceis de serem interpretados e serem estatisticamente mais adequados, aqueles (os do GLMM) são preferíveis. Pela interpretação dos “valores” da Tab. 5 (são os coeficientes angulares de cada termo), percebe-se porém que os preditores com efeitos significativos explicam pouco da variação dos MIs individuais – contribuem pouco para o aumento dos MIs.

Tabela 5: Resultados do GLMM para averiguar a influência dos preditores “selecionados” na Tab. 4 sobre os MIs. A variável “localidade” foi tratada como tendo efeitos aleatórios.

Termos	Valor	Erro Padrão	Graus de Liberdade	Valor de t	p
Intercepto	0,01647	0,00561576	389	2,93298	0,0036
Sexo - Macho	0,01236	0,00405009	389	3,050586	0,0024
Estag. - Reprodutivo	0,03708	0,00462539	389	8,015842	0
Cavidade Celomática	0,0075	0,00210357	389	3,567681	0,0004
Ectoparasitas	0,0002	3,9226E-05	389	5,081721	0

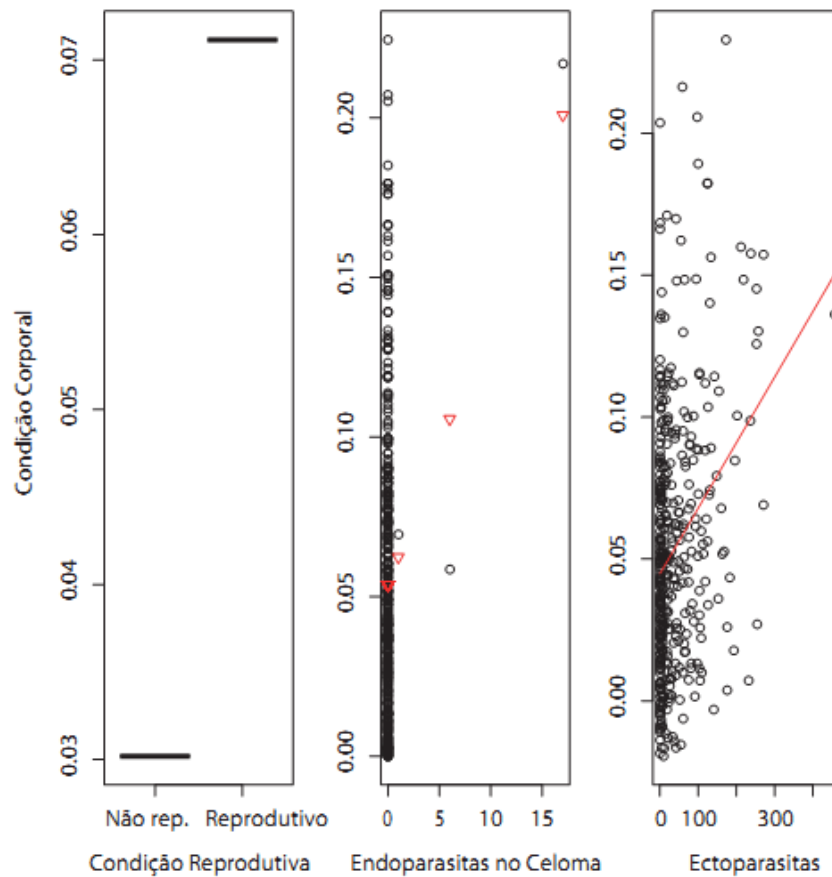


Figura 10: Gráfico do GLMM para verificar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam a condição corporal dos hospedeiros. Os triângulos e a linha vermelha representam o melhor ajuste aos valores preditos segundo o modelo selecionado na tabela 5.

Seguindo o mesmo raciocínio em relação aos MIs, mas averiguando a influência dos preditores sobre o “potencial reprodutivo” dos hospedeiros (parte da aptidão), dois GLMMs independentes foram conduzidos. Um deles teve como variável de resposta os volumes testiculares e o outro, o tamanho da ninhada. Nestes casos, tanto à localidade quanto ao tamanho foram conferidos efeitos aleatórios. Os resultados estão resumidos na Tab. 6: apenas a quantidade total de endoparasitas (intensidade endoparasitária total) possui efeitos significativos sobre os volumes testiculares (Fig. 11) – mesmo que de forma muito tênue, o aumento da intensidade endoparasitária total leva ao aumento dos volumes testiculares. Nenhum preditor possui efeitos significativos sobre os tamanhos de ninhadas individuais.

Tabela 6: Resultados do GLMM para averiguar quais fatores biológico/ambientais mais influenciam no volume testicular e no tamanho das ninhadas dos hospedeiros. As variáveis localidade e tamanho foram tratadas como tendo efeitos aleatórios.

Volume Testicular - Machos Adultos				
Valor	Erro Padrão	Graus de Liberdade	Valor de <i>t</i>	<i>p</i>

Intercepto	20,985694	1,4611387	75	14,362561	0
Cavidade					
Celomática	0,667886	0,5723921	74	1,166832	0,247 0,121
Estômago	-0,331162	0,2116007	74	-1,565034	8 0,026
Endoparasitas	0,074515	0,0329628	74	2,260587	7 0,607
Ectoparasitas	0,004956	0,0096014	74	0,516215	2
Tamanho da Ninhada - Fêmeas Adultas					
	Valor	Erro Padrão	Graus de Liberdade	Valor de <i>t</i>	<i>p</i>
Intercepto	0,287203	0,3	42	0,877831	0,385
Cavidade					
Celomática	4,421146	124284,5	25	0,0000356	1 0,608
Pulmões	0,050888	0,1	25	0,5191945	2 0,999
	-			-	
Estômago	26,540758	333490,4	25	0,0000796	9 0,451
				-	
Endoparasitas	-0,002029	0	25	0,7649159	5 0,901
				-	
Ectoparasitas	-0,000383	0	25	0,1249822	5

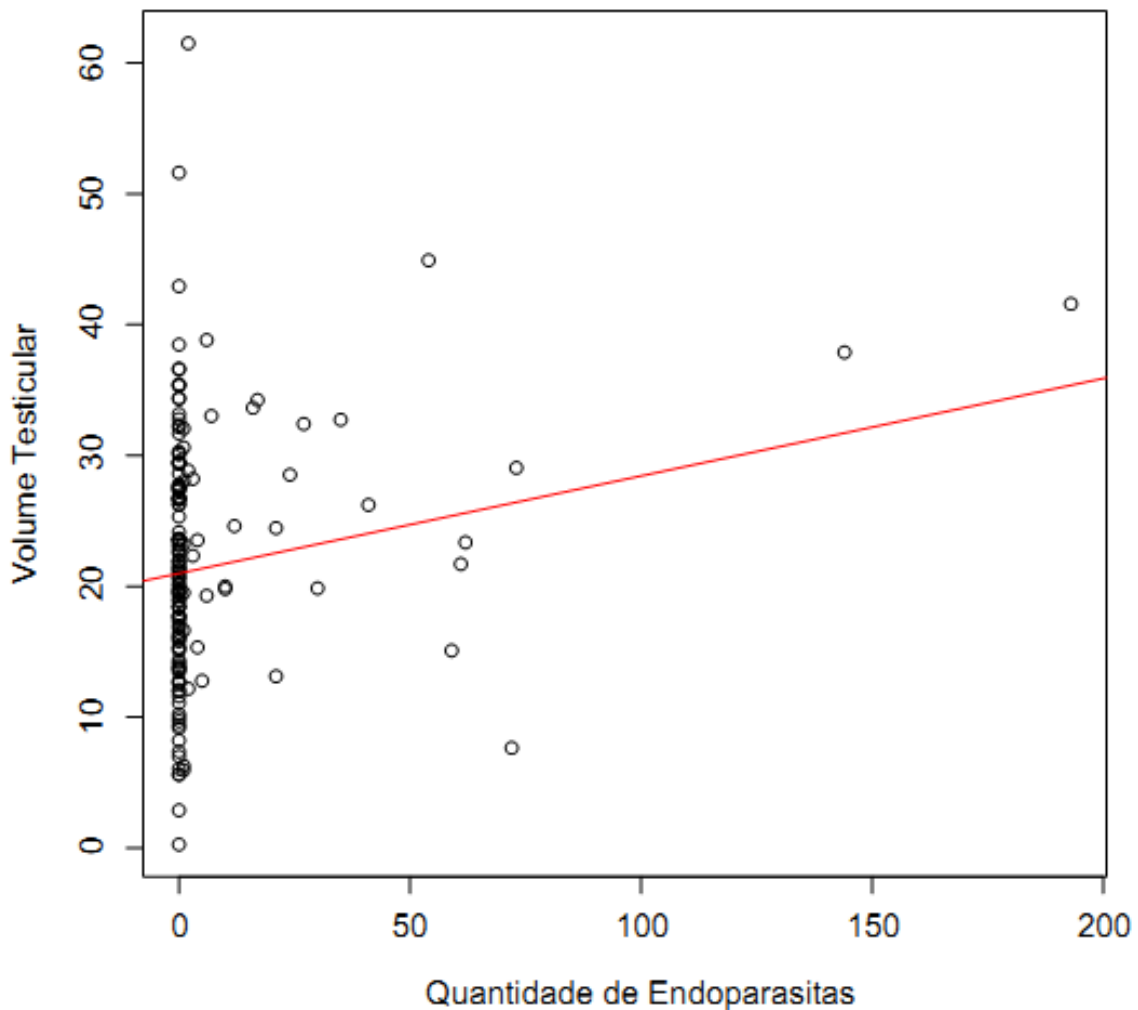


Figura 11: Gráfico do GLMM que relaciona o volume testicular dos hospedeiros à quantidade de endoparasitas.

Para averiguar a influência da infestação por ecto e endoparasitas também nos juvenis, foi utilizado outra GLMM, onde apenas a quantidade de ectoparasitas que infestam os machos se mostrou como um fator determinante para a condição corporal ($p = 0,009$, Fig. 12), onde a quantidade de endoparasitas em machos e a quantidades de ecto e endoparasitas em fêmeas não apresentaram resultados significativos (Tab. 7).

Tabela 7: Resultados do GLMM para averiguar a influência da infestação por parasitas na condição corporal dos hospedeiros juvenis.

	Valor	Erro Padrão	Graus de Liberdade	Valor de t	p
Machos - Juvenis					
Intercepto	6,04931	1,6421875	56	3,683692	0,0005
Endoparasitas	0,20857	0,3966526	20	0,525836	0,6048
Ectoparasitas	0,06866	0,0239141	20	2,871092	0,0094
Fêmeas - Juvenis					
Intercepto	0,02371	0,00300354	51	7,895405	0

Endoparasitas	-7E-05	0,00023543	24	-0,291607	0,7731
Ectoparasitas	4,8E-05	0,00011066	24	0,435612	0,667

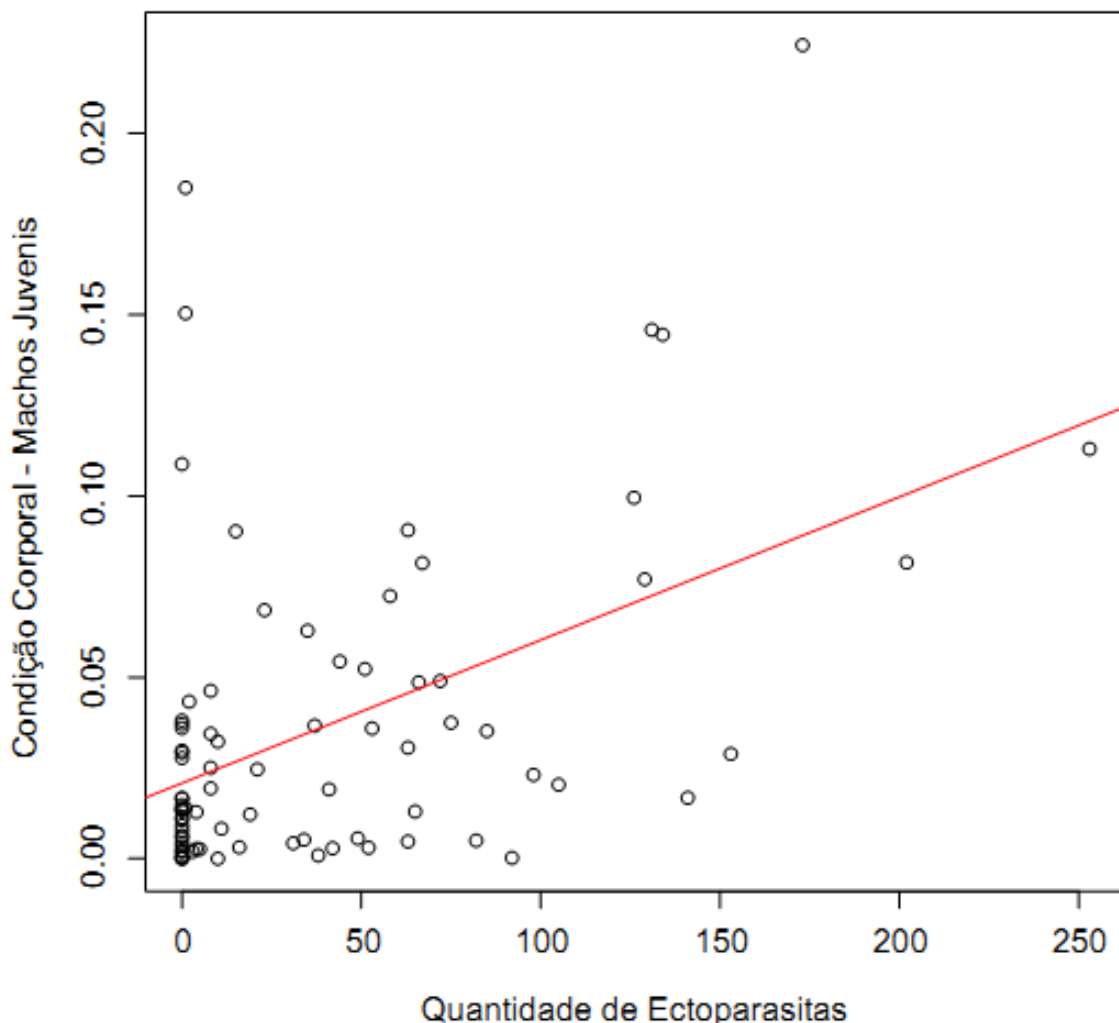


Figura 12: Gráfico do GLMM que relaciona a condição corporal dos hospedeiros machos juvenis à quantidade de ectoparasitas.

DISCUSSÃO

Os resultados das análises estatísticas apontaram que o sexo masculino foi determinante para a intensidade de infestação por ectoparasitas, corroborando, pelo menos indiretamente, a hipótese da deficiência imunológica de Folstad & Karter (1992), que relaciona o aumento das taxas de testosterona no sangue à queda na eficiência do sistema imune. Durante o período reprodutivo os machos investem muita energia no sistema reprodutor, aumentando as taxas de testosterona, enquanto cai o investimento de energia no sistema imunológico, baixando a proteção natural do organismo e deixando o corpo mais suscetível a parasitas (Salvador *et al.* 1996). Esse padrão foi largamente observado em vertebrados, ocorrendo em mamíferos (Christe *et al.* 2007), aves (Weatherhead *et al.* 1993,

Saino & Møller 1994, Saino *et al.* 1995) e répteis (Salvador *et al.* 1996, Cox *et al.* 2005a, Cox & John-Alder 2007). A testosterona também exerce influência no comportamento dos lagartos tornando-os mais agressivos e territoriais, aumentando a área de vida e a capacidade de locomoção (Marler & Moore 1988, DeNardo & Sinervo 1994, Cox *et al.* 2005b), o que por sua vez aumenta o contato deles com o solo e os expõe aos ectoparasitas (devido a esses fatores secundários). O estresse causado pelo comportamento mais agressivo e consequente disputa intraespecífica também pode diminuir a eficiência do sistema imune (DeNardo & Sinervo 1994), provavelmente aumentando a suscetibilidade a parasitas.

O padrão observado entre o sexo masculino e a maior infestação por ectoparasitas pode ainda exercer influência na seleção sexual, onde as fêmeas podem selecionar os machos pela capacidade de suportar cargas parasitárias maiores, levando-as a selecionar os machos mais parasitados (Hamilton & Zuk 1982). A ideia é uma adaptação à relação parasita-hospedeiro, como postulada na Teoria da Desvantagem proposta por Zahavi (1975), partindo do princípio que a capacidade de suportar a carga parasitária pode ser herdada geneticamente e que quanto maior essa capacidade, maior o vigor ou aptidão daquele que a possui. Para que o modelo se aplique é necessário que exista algum nível de co-adaptação parasita-hospedeiro capaz de se manter conservada ao longo das gerações e que permita à carga parasitária apresentar um padrão próprio de infestação, tornando-se um caráter sexual secundário. No caso em questão, esse caráter pode estar apresentado pelas agregações de ectoparasitas. Desta forma, aqui é feita a predição de que, pelo menos nos *C. ocellifer* das localidades estudadas, os machos com maior carga ectoparasitária apresentarão sistemas imunes relativamente depauperados, mas obterão maior sucesso ao cortejarem as fêmeas. Tal previsão pode ser confirmada com estudos em campo (observações do comportamento e registro do número de cópulas), bem como com estudos experimentais através da remoção dos ácaros e mesmo a utilização de pintas vermelhas, para simular ácaros, e observação da variação das escolhas das fêmeas por machos com maior ou menor quantidade de ectoparasitas (especialmente na região pós-inguinal – ver abaixo). Entretanto, visto que múltiplos sinais podem afetar a escolha das fêmeas, como salientado por Martín *et al.* (2008) e Martín & López (2009), recomenda-se que tais estudos averiguem também o papel de feromônios e da coloração corpórea.

Os sítios de infestação foram determinantes para a infestação por ectoparasitas em todas as populações estudadas, indicando principalmente as regiões pós-inguinais como os sítios significativamente mais infestado em todas elas. Esses resultados não estão relacionados apenas à presença de dobras dérmicas nessas regiões, já que existem dobras em outras partes do corpo desses lagartos (Vanzolini *et al.* 1980) e estas últimas não apresentaram diferenças

significativas. Essas agregações de ácaros formam grandes manchas vermelhas nas regiões infestadas que se destacam no corpo e podem ser usadas como um caráter para seleção sexual (como predito acima). Padrões de coloração podem ser um caráter de seleção sexual em lagartos (Martín *et al.* 2008, Martín & López 2009), como ocorre com o gênero *Anolis* (Daudin 1802), onde os machos possuem uma extensão de pele de cor chamativa na região gular que é expandida para atrair as fêmeas e repelir outros machos como parte de seu comportamento de corte e defesa territorial (Jenssen 1977). Em algumas localidades, os machos adultos de *C. ocellifer* também apresentam manchas vermelhas na região gular (Vanzolini *et al.* 1980), o que pode ser um indicativo de virilidade. No geral, o tamanho do corpo é um parâmetro amplamente relacionado à aptidão em lagartos (Vitt 1991b), inclusive em Teiidae (Vitt 1991a, Anderson & Vitt 1990). Vitt (1983) observou o comportamento de corte de *C. ocellifer* na Caatinga, onde a fêmea acompanha o macho durante uma caminhada até uma área aberta, possibilitando o aparecimento de um macho maior, se houver, enquanto decorre esse comportamento. Anderson & Vitt (1990) observaram que o macho circunda a fêmea num diâmetro de um a dois metros, permitindo que ela o observe por alguns minutos. Nesse ínterim, caracteres atrativos para a fêmea, como o tamanho do corpo ou padrões de coloração, podem ser avaliados por ela.

Em *Cnemidophorus*, um indicativo de atividade sexual é o esfregaço cloacal (*cloacal rubbing*), que consiste de movimentos da pelve, envolvendo toda a região posterior do tronco, pernas traseiras e o erguimento da cauda, ocorrendo unicamente em machos adultos (Carpenter 1962). Outros lagartos, como os do gênero *Tropidurus*, também apresentam um leque de comportamentos de corte, tendo como um deles o erguimento da cauda, interpretado com base em poucas observações como um comportamento agressivo (Carpenter 1977) e depois visto, em experimento, como um comportamento de corte (Silva & Araújo 2008). Ao levantar a cauda, esses lagartos deixam as regiões pós-inguinais à mostra, expondo as agregação de parasitas, que formam manchas avermelhadas semelhantes àquelas da região gular dos machos. Sendo assim, os indivíduos que apresentam maiores taxas de infestação apresentam manchas nitidamente mais chamativas o que pode acarretar num sucesso reprodutivo maior, corroborando ainda mais com as ideias de Zahavi (1975) e Hamilton & Zuk (1982) – desde que os custos atrelados aos ectoparasitas sejam demonstrados em tais espécies.

Outro fator que reforça a ideia de que a infestação por ectoparasitas pode ser um caráter de seleção sexual é a sua suposta influência indireta na condição corporal dos hospedeiros (Fig. 10): indivíduos mais parasitados tendem a apresentar uma melhor condição

corporal (MI) e testículos mais volumosos (provavelmente produzindo mais esperma e tendo maior fecundidade / em inspeções prévias dos dados, porém, foi verificado através de uma regressão linear simples robusta que a variação do tamanho explica “apenas” 40% da variação dos volumes testiculares [resultados não mostrados], o que pode ser interpretado como influência direta do tamanho dos indivíduos sobre os volumes testiculares - mas nem tanta influência, como alguns podem imaginar). Peig & Green (2009) assumem a condição corporal como um indicativo qualitativo de saúde, e pode ser relacionada à aptidão, um caráter largamente utilizado como parâmetro de seleção sexual (Møller & Jennions 2001). Nos machos, a influência da infestação por ectoparasitas na condição corporal (MI) estaria presente não apenas em indivíduos adultos, em estágio reprodutivo com altos índices de testosterona, mas também nos juvenis (Fig. 12). Nesse caso, mesmo os indivíduos pequenos considerados juvenis não necessariamente apresentam baixos níveis de testosterona, uma vez que esse hormônio pode afetar a capacidade de crescimento desses indivíduos (Cox *et al.* 2005).

Em relação às fêmeas, a intensidade parasitária, seja atrelada a certos órgãos ou microhábitats externos, ou mesmo total, não influencia suas aptidões. Seus MIs não diminuem com o aumento da intensidade parasitária, nem mesmo sua fecundidade potencial (tamanho de ninhada). É possível que o tamanho de ninhada esteja muito mais atrelada a restrições filogenéticas (Mesquita & Colli 2003b) do que a efeitos ecológicos (p.e., disponibilidade de recursos alimentares, quantidade de parasitas, etc). Associada à filogenia, a morfologia também pode restringir o tamanho da ninhada, como forrageadores ativos que apresentam um padrão sinapomórfico de alongamento do corpo (Vitt & Congdon 1978, Vitt & Price 1982), restringindo o espaço da cavidade das fêmeas (Shine & Schwarzkopf 1992). O tamanho do corpo é correlacionado positivamente com o tamanho da ninhada em *C. ocellifer* (Mesquita & Colli 2003, Mesquita & Colli 2003b), apresentando forte influência filogenética nos padrões e estratégias reprodutivas (Mesquita & Colli 2010). Ainda, outros grupos de lagartos apresentam ninhada fixa, como geckonídeos e anolíneos (Mesquita & Colli 2010), mas em *Cnemidophorus* isso foi observado apenas em uma espécie, *C. mumbuca* Colli *et al.* 2003.

Apenas na população de Sete Cidades o sítio 11 (região ventral) também apresentou resultado significativo para infestação por ectoparasitas. Essa população foi a mais intensamente parasitada, com média de 96,2 ácaros por hospedeiro, sendo a única a apresentar parasitas em todos os 20 sítios demarcados (Fig. 7C) e parece ter apresentando um padrão semelhante ao modelo de fonte-sumidouro (Dias 1996), onde o hábitat preferencial estaria completamente ocupado e parte da população de parasitas estaria ocupando um hábitat

alternativo, ocupando o nicho vago. Na região ventral esses lagartos apresentam escamas justapostas (Vanzolini *et al.* 1980), permitindo que os ácaros se fixem no espaço entre elas, e dando a eles um microhábitat com umidade, temperatura e proteção semelhantes às bolsas de acarianos, (um ambiente favorável a ser explorado se o microhábitat preferencial estiver totalmente ocupado). O modo de forrageio ativo desses lagartos também favorece a ocupação da região ventral pelos ácaros, já que eles passam a maior parte do dia em movimento e em contato direto com o solo. A maior parte dos indivíduos dessa população estava em período reprodutivo (95%), aumentando ainda mais a área de vida, principalmente nos machos, devido ao acréscimo de testosterona (DeNardo & Sinervo 1994), o que favorece a ocupação da região ventral pelos ectoparasitas.

A análise usada para verificar quais variáveis biológico/ambientais mais influenciariam os níveis de infestação por ectoparasitas também indicou que o tamanho do hospedeiro e três das região geográfica foram fatores explicativos. A relação diretamente proporcional entre tamanho e quantidade de ectoparasitas era esperada pelo simples fato de que hospedeiros maiores apresentam maior área de fixação para seus parasitas (Rocha *et al.* 2008), e isso pode estar influenciando a diferença nos níveis de infestação nas quatro áreas estudadas, já que há variação de tamanho entre as quatro populações (porém, mais uma vez vale citar [resultados não mostrados, pois tratam de inspeções de dados prévias]: em uma regressão linear simples robusta, o tamanho explica apenas 6% da variação da quantidade de ácaros – ou seja a quantidade de ácaros talvez não se deva apenas às variações dos tamanhos corporais e sim a outros fatores, como concentração de hormônios, qualidade do sistema imune, etc.). A população mais significativamente infestada foi a de Sete Cidades, e isso pode ter se dado ao fato de que a maior parte dos indivíduos dessa população estavam em período reprodutivo (95%); ou seja, os indivíduos apresentavam o tamanho máximo que a população poderia alcançar. A população da ReBio Guaribas apresentou níveis intermediários de infestação, enquanto a população de Cabaceiras apresentou o nível significativamente mais baixo, e isso pode se dar a pouca disponibilidade de recursos nesse tipo de região, sendo um ambiente comparavelmente mais pobre que os dois primeiros, influenciando no ciclo de vida dos ácaros, que apresentam uma fase larval parasita, dependente apenas do hospedeiro, e uma fase adulta livre predadora, dependente da disponibilidade de recursos do meio (Goff *et al.* 1982). O mesmo pode ser aplicado para à população de Barra do Cunhaú, que não apresentou resultado significativo. Portanto, as diferenças encontradas nas quatro populações podem não ser exclusivamente devido à fatores ambientais diferentes em cada região, e sim a um misto entre esse fatores externos e a influência do tamanho do corpo. Apesar de o estágio sexual não

ter apresentado resultado significativo, pode-se supor que a diferença encontrada nos níveis de infestação entre estágios reprodutivo e não-reprodutivo (Fig. 6) pode também estar relacionada ao tamanho dos hospedeiros, já que indivíduos em idade reprodutiva (adultos) são maiores que os juvenis, apresentando, supostamente maiores concentrações de testosterona no sangue, no caso dos machos.

Esses ácaros também são suscetíveis à variações sazonais (Tevis & Newell 1962, Klukowski 2004), mas não foi possível testar a influência da sazonalidade no presente estudo já que não houve controle da periodicidade de coleta dos lagartos nas quatro áreas amostradas, uma vez que foram usados espécimes de coleção previamente coletados, não permitindo que houvessem réplicas temporais. A utilização de espécimes de coleção deixa a desejar em alguns fatores já que não é possível coletar uma série de dados ambientais que poderiam ser mensurados em campo, incluindo observações comportamentais. Parâmetros de seleção sexual, por exemplo, são facilmente observados em campo com modelos vivos (Andersson & Simmons 2006), e sugerir que determinados caracteres atuem como fatores de seleção sem observação direta pode ser considerado inferência teórica. Estudos futuros com ênfase no papel desses caracteres (no caso as agregação de ectoparasitas) como fatores de seleção sexual secundários, inclusive em outros grupos de lagartos, se fazem necessários para sanar as curiosidades existentes a respeito dessa celeuma. Porém, a utilização de material de coleção permite que boas amostras de diversas localidades possam ser acessadas facilmente, permitindo replicações confiáveis e resultados robustos.

A coadaptação entre hospedeiros reptilianos e ectoparasitas pode, alternativamente, estar levando essa interação a um tipo de relação semelhante ao comensalismo ou até ao mutualismo, já que mesmo os hospedeiros parecem não ser afetados ou mesmo estar se beneficiando com efeitos secundários nessa interação (como observado pelo aumento dos MIs, dos volumes testiculares e pela ausência de influências sobre os tamanhos de ninhadas). A hipótese de Arnold (1986), pelo menos em relação a “ectoparasitas menos danosos”, parece “ganhar força” com os resultados deste estudo – especialmente porque os MIs das fêmeas não são afetados pela intensidade parasitária (e visto que não há influência no tamanho das ninhadas e os MIs e volumes testiculares de machos aumentam ao invés de diminuírem [como esperado neste estudo] com o aumento da intensidade parasitária). Há ainda a possibilidade de que alguns (ou mesmo todos) os parasitas aqui mencionados formem complexos de espécies, sendo parasitas específicos de cada população de hospedeiros (Menezes *et al.* 2011). Um fato interessante para sustentar tal hipótese é a de que parasitas que não tem a capacidade de ser transmitidos horizontalmente tendem a possuir baixa virulência (Ridley 2006) (i.e., acarretam

pouco ou nenhum dano ao hospedeiro) – e neste estudo, foi comprovada, de forma inédita, a baixa virulência dos parasitas encontrados em *C. ocellifer*. Estudos genéticos (p.e., filogeográficos) de hospedeiros e parasitas possuirão, então, papel chave na elucidação da fraca virulência evidenciada neste estudo (especialmente por que, pelo menos em relação à *E. alfreddugesi*, o número de hospedeiros é relativamente alto, incluindo não só répteis, como também aves e mamíferos (Ewing 1944).

Porém, a relação com endoparasitas não parece ser tão harmoniosa. Como esses indivíduos vivem dentro dos hospedeiros, e não expostos como os ectoparasitas, não existe possibilidade de que eles possam representar algum caráter sexual secundário ou de condição corporal, por exemplo. Portanto, qualquer correlação que haja entre a infestação por endoparasitas e outro caráter do hospedeiro pode ser considerada como espúria, como a relação diretamente proporcional entre a quantidade de endoparasitas na cavidade celomática com a condição corporal (MI) dos hospedeiros (Fig. 10), assim como a relação entre a quantidade total de endoparasitas e o volume testicular dos hospedeiros machos (Fig. 11). Em ambos os casos as correlações podem apenas refletir a capacidade de lagartos maiores, especialmente machos maiores ou mais robustos (relacionados a testículos maiores), têm em defender um determinado espaço territorial e usufruir de seus recursos (Vitt 1991a, Anderson & Vitt 1990).

A quantidade de endoparasitas parece ser influenciada pela região geográfica sendo a população de Cabaceiras a mais intensamente parasitada. Esse padrão segue uma tendência completamente oposta aos padrões de infestação por ectoparasitas que mostravam a população de Sete Cidades como a mais significativamente (ecto)parasitada, mas não necessariamente devido a fatores ambientais em si, mas a fatores secundários, no caso, a maturação sexual. Cabaceiras é uma região de Caatinga de vegetação arbustiva e arbórea, baixa, densa e caducifólia (Giulietti *et al.* 2007), apresentando muitas áreas abertas. Por ser heliófilo (Bergallo & Rocha 1993, Mesquita & Colli 2003), *C. ocellifer* pode apresentar uma maior área de forrageio nessa região em comparação com as demais, o que aumenta a possibilidade de encontro com parasitas. O ambiente pode ainda refletir na disponibilidade de recursos onde uma região árida como Cabaceiras pode ser pobre e apresentar pouca disponibilidade de recursos, comprometendo o metabolismo e diminuindo assim a eficiência do sistema imune, o que viabiliza a alta prevalência de parasitas. O efeito da escassez de recursos na infestação por parasitas poderia ser melhor mensurada se fosse possível avaliar a prevalência de parasitas das populações estudadas nas duas estações climáticas do ano (Brito 2013), a estação chuvosa e a estação seca, o que é inviável devido a motivos anteriormente

apresentados. Vale citar também que fatores genéticos intrínsecos de cada população, tanto em relação aos hospedeiros, quanto em relação aos diversos tipos de parasitas, podem influenciar suas abundâncias, tanto em um contexto espacial, quanto temporal.

A baixa diversidade de parasitas em Cabaceiras (apenas uma espécie encontrada) pode também refletir uma tendência geral de biodiversidade, onde ambientes mais secos possuem menor biodiversidade que florestas tropicais por exemplo. Esse padrão é largamente observado em outros grupos, como aves (Stiles 1983), répteis e anfíbios (Duellman 1999, García-Aguayo & Ceballos 1994) e mamíferos (Stoner 2005) mas ainda não foi devidamente analisado para seus parasitas. Levando em consideração também que a coevolução parasita/hospedeiro pode agir como mecanismo de especiação para ambos os lados, pode-se esperar que ambientes com maior diversidade de fauna (maior diversidade de hospedeiros em potencial) apresentem maior diversidade de parasitas, onde cada hospedeiro atuaria como uma ilha de especiação (Cardoso 2008). Interessantemente a ReBio Guaribas e o PARNA Sete Cidades, são considerados ecótonos e, neste estudo, foram as localidades que apresentaram maiores intensidades ectoparasitárias e maior abundância de Cestoda. Dessa forma, uma floresta tropical úmida poderia estar atuando como um oceano repleto de arquipélagos enquanto uma região seca seria um mar com poucas ilhas ocasionais. Estudos futuros com ênfase nesses aspectos comparativos de diversidade também se fazem necessários para sanar curiosidades existentes relacionadas a essa temática.

Em conclusão, o sexo dos hospedeiros foi um fator importante para explicar a intensidade parasitária, onde machos se mostraram significativamente mais infestados que fêmeas, provavelmente devido à ação da testosterona e seus efeitos colaterais (alterações comportamentais e queda do sistema imune), corroborando a hipótese de que há diferenças entre o padrão de infestação por parasitas em lagartos de diferentes sexos. Pelo menos para ectoparasitas, os sítios de infestação foram determinantes para a infestação, onde as regiões pós-inguinais se mostraram significativamente mais infestadas que as demais, corroborando a hipótese de que há variação significativa nos padrões de infestação corporal por parasitas. A infestação por parasitas também se mostrou parcialmente determinante no desenvolvimento ontogenético (adultos mais infestados que juvenis) e na maturação sexual (com influência positiva no volume testicular dos machos), corroborando a hipótese de que há diferença na intensidade de infestação em diferentes etapas do desenvolvimento ontogenético dos hospedeiros. Porém, indivíduos com maior intensidade de infestação não apresentaram menor desenvolvimento reprodutivo (um dos parâmetros de aptidão). A infestação também foi parcialmente influenciada pelo ambiente, mas pode ser que essa influência seja por fatores

secundários e não necessariamente ambientais. A condição corporal, outro parâmetro de aptidão, também foi parcialmente influenciada pela infestação parasitária, mas não como esperado, onde indivíduos mais parasitados apresentaram melhor condição corporal, refutando a hipótese mencionada na introdução (indivíduos com maior intensidade parasitária teriam menor índice de condição corporal). Um apanhado geral de todos esses resultados sugere que a infestação por ectoparasitas pode estar associada a características de aptidão e seleção sexual, corroborando a sugestão de Zahavi (1975). Se não dessa forma, um parasita pode apresentar, com seu hospedeiro, uma relação neutra (comensalista) ou até mesmo positiva, mesmo que em baixo nível (mutualista). Os endoparasitas podem estar atuando de forma espúria, sem que os hospedeiros em nada se beneficiem com essa interação, mas podem ao menos apresentar um padrão de diversidade de espécies conhecido para outros táxons.

REFERÊNCIAS

- AB'SÁBER, A.N.. 1969. Participação das superfícies aplainadas nas paisagens do nordeste brasileiro. **Geomorfologia** 19:1–38.
- AHO, J.M. 1990. Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. 157-195 p. in ESCH, G.W., BUSH, A.O. & AHO, J.M. editors. *Parasite Communities: Patterns and Processes*. **Chapman and Hall**, New York, USA.
- ALMEIDA, W.O., SANTANA, G.G., VIEIRA, W.L.S., WANDERLEY, I.C., & RIBEIRO, S.C. 2009. Rates of pulmonary infection by pentastomids in lizard species from a *restinga* habitat in northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 69(1):631-637.
- ALMEIDA, W.O., SANTANA, G.G., VIEIRA, W.L.S., WANDERLEY, I.C., FREIRE, E.M.X. & VASCONCELLOS, A. 2008. Pentastomid, *Raillietiella mottae* Almeida, Freira and Lopes, 2008, infecting lizards in an area of caatinga, northeast, Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 68(2):427-431.
- ALMEIDA, W.O., VASCONCELLOS, A., LOPES, S.G. & FREIRE, E.M.X. 2007. Prevalence and intensity of pentastomid infection in two species of snakes from northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 67(4):759-763.
- AMO, L., LÓPEZ, P. & MARTÍN, J. 2005. Prevalence and intensity of haemogregarine blood parasites and their mite vectors in the common wall lizard, *Podarcis muralis*. **Parasitology Research** 96:378-381.
- ANDERSON, R.A. & VITT, L.J. 1990. Sexual selection versus alternative causes of sexual dimorphism in teiid lizards. **Oecologia** 84:145-157.
- ANDERSSON, M. & SIMMONS, L.W. 2006. Sexual selection and mate choice. **TRENDS in Ecology and Evolution** 21(6):296-302.
- ANJOS, L.A., ALMEIDA, W.O., VASCONCELLOS, A. & FREIRE, E.M.X. 2007. The alien and native pentastomids fauna of an exotic lizard population from Brazilian Northeast. **Parasitology Research** 101:627-628.
- ANJOS, L.A., ALMEIDA, W.O., VASCONCELLOS, A., FREIRE, E.M.X. & ROCHA, C.F.D. 2008. Pentastomids infecting an invader lizard, *Hemidactylus mabouia* (Gekkonidae) in northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 68(3):611-615.

- ANJOS, L.A., ÁVILA, R.W., RIBEIRO, S.C., ALMEIDA, W.O. & SILVA, R.J. Gastrointestinal nematodes of the lizard *Tropidurus hispidus* (Squamata: Tropiduridae) from a semi-arid region of north-eastern Brazil. **Journal of Helminthology** No Prelo 1-6.
- ARAÚJO, D.S.D. & LACERDA, L.D. 1987. A natureza das restingas. **Ciência Hoje** v.6, n.33, p.42-48.
- ARNOLD, E.N. 1986. Mite pockets of lizards, a possible means of reducing damage by ectoparasites. **Biological Journal of Linnean Society** 29:1-21.
- ÁVILA, R.W. & SILVA, R.J. 2010. Checklist o helminths from lizards and anphisbaenians (Reptilia, Squamata) of South America. **The Journal of Venomous Animals and Toxins incluídos Tropical Diseases** 16(4):543-572.
- ÁVILA, R.W., ANJOS, L.A., RIBEIRO, S.C., MORAIS, D.H., SILVA, R.J. & ALMEIDA, W.O. 2012. Nematodes of Lizards (Reptilia: Squamata) from Caatinga Biome, Northeastern Brazil. **Comparative Parasitology** 79(1):56-63.
- BARRETO-LIMA, A.F., TOLEDO, G.M. & ANJOS, L.A. 2012. The nematode community in the Atlantic rainforest lizard *Enyalius perditus* Jackson, 1978 from south-eastern Brazil. **Journal of Helminthology** 86(4):395-400.
- BAUER, A.M., RUSSELL, A.P, DOLLAHON, N.R. 1990. Skin folds in the gekkonid lizard genus *Rhacodactylus*: a natural test of the damage limitation hypothesis of mite pocket function. **Canadian Journal of Zoology** 68:1196-1121.
- BENTON, M.J. 1987. The mite pockets of lizards. **Nature** 328:391-392.
- BERGALLO, H.G. & ROCHA, C.F.D. 1993. Activity patterns and body temperatures of two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Cnemidophorus ocellifer*) with different foraging tactics in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 14:312-315.
- BRITO, S.V. 2013. Fatores ecológicos e históricos como determinantes da composição de endoparasitas em lagartos na Caatinga, Nordeste do Brasil. **Universidade Federal da Paraíba**, Tese de Doutorado, 144pp.
- BRITO, S.V., ALMEIDA, W.O., ANJOS, L.A. & SILVA, R.J. 2012. New host records of Brazilian pentastomid species. **Brazilian Journal of Biology** 72(2):393-396.
- BURSEY, C.R. & GOLDBERG, S.R. 2011. A New Species of *Oochoristica* (Cestoda: Anoplocephalidae: Linstowiinae) in the Lizard *Teius teyou* (Squamata: Teiidae) from Argentina. **Comparative Parasitology** 72(2):312-315.
- BUSH, A.O., LAFFERTY, K.D., LOTZ, J.M. & SHOSTAK, A.W. 1997. Parasitology meets Ecology on its own terms: Margolis *et al.* Revisited. **Journal of Parasitology** 83(4):575-583.
- CABRAL, E. M. (org.). 1997. Os Cariris Velhos da Paraíba. **Editores Universitária e A União** 88p.
- CARDOSO, R.M. 2008. O Efeito da fragmentação dos habitats sobre a diversidade e a abundância de endoparasitas de lagartos no Cerrado. **Universidade de Brasília**, Dissertação de Mestrado, 40pp.
- CARPENTER, C.C. 1962. Patterns of Behaviour in Two Oklahoma Lizards. **The American Midland Naturalist** 67(1):132-151.
- CARPENTER, C.C. 1977. The Aggressive Displays of Three Species of South American Iguanid Lizards of the Genus *Tropidurus*. **Herpetologica** 33(3):285-289.
- CARVALHO, A.L.G., ARAÚJO, A.F.B. & SILVA, H.R. 2006. Patterns of parasitism of *Eutrombicula alfreddugesi* (Oudemans) (Acari, Tropiculidae) in three species of *Tropidurus* Wied (Squamata, Tropiduridae) from Cerrado habitat of Central Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia** 23(4):1010-1015.
- CEI, J.M. 1982. A new species of *Tropidurus* (Sauria, Iguanidae) from the arid chacoan and western regions of Argentina. **Occas. Papers Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas.** 97:1-10.

- CHRISTE, P., GLAIZOT, O., EVANNO, G., BRUYNDONCKX, N., DEVEVEY, G., YANNIC, G., PATTHEY, P., MAEDER, A., VOGEL, P. & ARLETTAZ, R. 2007. Host sex and ectoparasites choice: preference for, and higher survival on female hosts. **Journal of Animal Ecology** 76:403-710.
- CHRISTOFFERSEN, M.L. & DE ASSIS, J.E. A systematic monograph of the Recent Pentastomida, with a compilation of their hosts. **Zoologische Mededelingen** 87:1-206.
- COLLI, G.R., CALDWELL, J.P., COSTA, G.C., GAINSBURY, A.M., GARDA, A.A., MESQUITA, D.O., FILHO, C.M.M.R., SOARES, A.H.B., SILVA, V.N., VALDUJO, P.H., VIEIRA, G.H.C., VITT, L.J., WERNECK, F.P., WIEDERHECKER, H.C. & ZATZ, M.G. 2003. A New Species Of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae) From The Cerrado Biome In Central Brazil. **Occasional Papers of the Oklahoma Museum of Natural History** 14:1-14.
- COX, R.M. & JOHN-ALDER, H.B. 2007. Increased mite parasitism as a cost of testosterone in male striped plateau lizards *Sceloporus virgatus*. **Functional Ecology** 21:327-334.
- COX, R.M., SKELLY, S.L. & JOHN-ALDER, H.B. 2005. Testosterone Inhibits Growth in Juvenile Male Eastern Fence Lizards (*Sceloporus undulatus*): Implications for Energy Allocation and Sexual Size Dimorphism. **Physiological and Biochemical Zoology** 78(4):531-545.
- COX, R.M., SKELLY, S.L., LEO, A. & JOHN-ALDER, H.B. 2005. Testosterone Regulates Sexually Dimorphic Coloration in the Eastern Fence Lizards, *Sceloporus undulatus*. **Copeia** (3):597-608.
- CRAWLEY, M. J. 2007. The R Book. **John Wiley & Sons Ltd.**, England, 942pp.
- CUNHA-BARROS, M. & ROCHA, C.F.D. 1995. Parasitismo por ácaros *Eutrombicula alfreddugesi* (Trombiculidae) em duas espécies simpátricas de *Mabuya* (Sauria: Scincidae): o efeito do habitat na prevalência e intensidade parasitária. **Oecologia Brasiliensis** 307-316.
- CUNHA-BARROS, M. & ROCHA, C.F.D. 2000. Ectoparasitism by chigger mites (*Eutrombicula alfreddugesi*: Trombiculidae) in a restinga lizard community. **Ciência e Cultura Journal of the Brazilian AAS** 52:108-114.
- CUNHA-BARROS, M., VAN SLUYS, M., VRCIBRADIC, D., GALDINO, C.A.B., HATANO, F.H. & ROCHA, C.F.D. 2003. Patterns of infestation by chigger mites in four diurnal lizards species from a restinga habitat (Jaburatiba) of Southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 63(3):393-399.
- DELFINO, M.M.S., RIBEIRO, S.C., FURTADO, I.P., ANJOS, L.A. & ALMEIDA, W.O. 2011. Pterygosomatidae and Trombiculidae mites infesting *Tropidurus hispidus* (Spix, 1825) (Tropiduridae) lizards in northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology** 71(2):1-7.
- DENARDO, D.F. & SINERVO, B. 1994. Effects of Steroid Hormone Interaction on Activity Home-Range Size of Male Lizards. **Hormones and Behavior** 28:273-287.
- DIAS, P.C. 1996. Sources and sinks in population biology. **TREE** 11(8):326-330.
- DYBDAHL, M.F. & STORFER, A. 2003. Parasite local adaptation: Red Queen versus Suicide King. **TREE** 18:523-530.
- DUELLMAN, W.E. 1999. Patterns of Distribution of Amphibians: A Global Perspective. **The Johns Hopkins University Press**. p. 276.
- ENDRES, A.A., CREAÇÃO-DUARTE, A.J. & HERNÁNDEZ, M.I.M. 2007. Diversidade de Scarabaeidae s. str. (Coleoptera) da Reserva Biológica Guaribas, Paraíba, Brasil: uma comparação entre Mata Atlântica e Tabuleiro Nordeste. **Revista Brasileira de Entomologia** 51(1):67-71.
- ESKINAZI-LEÇA, E., NEUMANN-LEITÃO, S. & COSTA, M.F.D. 2004. Oceanografia: um cenário tropical. Recife: **Edições Bagço**.
- EWING, H.E. 1944. The Trombiculid mites (chigger mites) and their relation to disease. **Journal of Parasitology** 30(6):339-365.

- FÁVERA, J.C.D. 2002. Parque Nacional de Sete Cidades, PI - Magnífico monumento natural. In: Schobbenhaus, C., Campos, D.A., Queiroz, E.T., Winge, M. & Berbert-Born, M.L.C. (Edits.) *Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil*. 1. ed. Brasília: DNPM/CPRM - **Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP)**, 2002, v.01: 335-342.
- FOLSTAD, I. & KARTER, A.J. 1992. Parasites, bright males, and the immunocompetence handicap. **The American Naturalist** 139(3):603-622.
- FRANCO, A.C., DALTON, M.V., SANTOS, F.M.D., HAY, J.D., HENRIQUES, R.P.B. & MEDEIROS, R.A.D. 1984. Os microclimas das zonas de vegetação da praia da restinga de Barra de Maricá, Rio de Janeiro. In: LACERDA, L.D., ARAÚJO, D.S.D., CERQUEIRA, R. & TURCQ, B. 1984. Restingas: Origem, estrutura e processos. **Anais do Simpósio sobre Restingas Brasileiras**. CEUFF, Niterói.
- FROST, D.R., RODRIGUES, M.T., GRANT, T. & TITUS, T.A. 2001. Phylogenetics of the Lizard Genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): Direct Optimization Descriptive Efficiency, and Analysis of Congruence Between Molecular Data and Morphology. **Molecular Phylogenetics and Evolution** 21(3):352-371.
- GARCÍA-AGUAYO, A. & CEBALLOS, G. 1994. Guia de campo de los Reptiles y Anfibios de la Costa de Jalisco, Mexico. Fundación Ecológica de Cuixmala e Instituto de Biología, **Universidad Nacional Autónoma de México**, Distrito Federal, Mexico.
- GIUGLIANO, L.G., NOGUEIRA, C.C.N., VALDUJO, P.H., COLLEVATTI, R.G. & COLLI, G.R. 2013. Cryptic diversity in South American Teiinae (Squamata, Teiidae) lizards. **Zoologica Scripta** No Prelo 1-15.
- GIULIETTI, A.M., BOCAGE NETA, A.L., CASTRO, A.A.J.F., GAMARRA-ROJAS, C.F.L., SAMPAIO, E.V.S.B., VIRGÍNIO, J.F., QUEIROZ, L.P., FIGUEIREDO, M.A., RODAL, M.J.N., BARBOSA, M.R.V., HARLEY, E.R.M. 2007. Diagnóstico da vegetação nativa do bioma caatinga. In SILVA, J.M.C., TABARELLI, M., FONSECA, M.T. & LINS, L.V. (org), Biodiversidade da Caatinga: Área prioritária para conservação, pp. 13-188. **Ministério do Meio Ambiente**. Brasília/DF.
- GOFF, M.L., LOOMIS, R.B. WELBOURN, W.C. & WRENN, W.J. 1982. A glossary of chigger terminology (Acari: Trombiculidae). **Journal of Medical Entomology** 19(3):221-238.
- HAMILTON, W.D. & ZUK, M. 1982. Heritable True Fitness and Bright Birds: A Role for Parasites? **Science** 218:384-387.
- HARVEY, M.B., UGUETO, G.N. & GUTBERLET JR., R.L. 2012. Review of Teiid Morphology with a Revised Taxonomy and Phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). **Zootaxa** 3459:1-156.
- HUDSON, P.J., DODSON, A.P. & NEWBORN, D. 1998. Prevention of population cycles by parasite removal. **Science** 282:2256-2258.
- HUYSE, T., POULIN, R. & THÉRON, A. 2005. Speciation in parasites: a population genetics approach. **Trends in Parasitology** 21(10):469-475.
- JANSSEN, T.A. 1977. Evolution of Anoline Lizard Display Behaviour. **American Zoologist** 17:203-215.
- KABACOFF, R.I. 2011. R in Action - Data analysis and graphics with R. **Manning Publications Co.**, Shelter Island, NY, 447pp.
- KLUKOWSKY, M. 2004. Seasonal Changes in Abundance of Host-Seeking Chiggers (Acari: Trombiculidae) and Infestations on Face Lizards, *Sceloporus undulatus*. **Journal of Herpetology** 38(1):141-144.
- LEGENDRE, P. & GALLAGHER, E.D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. **Oecologia** 129:271-280.

- LOWE, R.M., WARD, S.A. & CROZIER, R.H. 2002. The evolution of parasites from their hosts: intra- and interspecific parasitism and Emery's rule. **Proceedings of the Royal Society of London** 269:1301-1305.
- LUNASCHI, L.I., LAMAS, M.F. & DRAGO, F.B. 2012. A new species of *Mathevotaenia* (Cestoda, Anoplocephalidae) parasitizing *Tropidurus spinulosus* (Reptilia, Squamata) from northeastern Argentina. **Revista Mexicana de Biodiversidad** (83)3:583-590.
- MAGNUSSON, W.E., PAIVA, L.J., ROCHA, R.M., FRANKE, C.F., KASPER, L.A. & LIMA, A.P. 1985. The correlates of foraging mode in a community of Brazilian lizards. **Herpetologica** 41(3):324-332.
- MARCGRAVE, G. & PISO, W. 1648. Historia Naturalis Brasiliae... in qua non tantum plantae et animalia, sed et indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et iconibus supra quingentas illustrantur. **Lugdun. Batavorum, apud Franciscus Hackium et Amstelodami apud Lud. Elzevirium** 449 p.
- MARLER, C.A. & MOORE, M.C. 1988. Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards. **Behavioral Ecology of Sociobiology** 23(1):21-26.
- MARTÍN, J. & LÓPEZ, P. 2009. Multiple color signals may reveal multiple messages in male Schreiber's green lizards, *Lacerta schreiberi*. **Behaviour Ecology Sociobiology** 63:1743-1755.
- MARTÍN, J., AMO, L., & LÓPEZ, P. 2008. Parasites and health affect multiple sexual signals in male common wall lizards, *Podarcis muralis*. **Naturwissenschaften** 95:293-300.
- MENEZES, V.A., FONTES, A.F., GETTINGER, D., VAN SLUYS, M. & ROCHA, C.F.D. 2011. A morfometric study of *Eutrombicula alfreddugesi* (Acari: Trombiculidae) infesting four sympatric species of *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae) in northeastern Brazil. **Phyllomedusa** 10(1):79-84.
- MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2003. The Ecology of *Cnemidophorus ocellifer* (Squamata, Teiidae) in a Neotropical Savanna. **Journal of Herpetology** 37(3):498-509.
- MESQUITA, D.O. & COLLI, G.R. 2003. Geographical Variation in the Ecology of Populations of Some Brazilian Species of *Cnemidophorus* (Squamata, Teiidae). **Copeia** (2):285-298.
- MESQUITA, D.O., & COLLI, G.R. 2010. Life history patterns in tropical South American lizards, p. 45-71. *In*: GALLEGOS, O.H., CRUZ, F.R.M. & SÁNCHEZ, J.F.M. (editors). Reproducción en Reptiles: Morfología, Ecología y Evolución. **Universidad Autónoma del Estado de México, México**.
- MØLLER, A.P., CHRISTE, P. & LUX, E. 1999. Parasitism, host immune function, and sexual selection. **The Quarterly Review of Biology** 74(1):3-20.
- MØLLER, A.P. & JENNIONS, M.D. 2001. How important are direct fitness benefits of sexual selection? **Naturwissenschaften** 88:401-415.
- MORAND, S. & KRASNOV, B.R. 2010. The Biogeography of Host-parasite Interactions. **Oxford University Press Inc. New York**, 288p.
- NEVES, D.P., MELO, A.L., LINARDI, P.M. & VITOR, R.W.A. 2004. Parasitologia Humana. 11^a ed. **Atheneu São Paulo**, 494 p.
- NIMER, E. 1979. Climatologia do Brasil. **IBGE**, 421p.
- OLSSON, M., WAPSTRA, E., MADSEN, T., UJVARI, B. & RUGFELT, C. 2005. Costly parasite resistance: a genotype-dependent handicap in sand lizards? **Biology Letters** 1:375-377.
- OPPLIGER, A. & CLOBERT, J. 1997. Reduced tail regeneration in the Common Lizard, *Lacerta vivipara*, parasitized by blood parasites. **Functional Ecology** 11:652-655.
- OPPLIGER, A., CÉLÉRIER, M.L. & CLOBERT, J. 1996. Physiological and behavioural changes in common lizards parasitized by haemogregarines. **Parasitology** 113(5):433-438.

- PACEJKA, A.J., GRATTON, C.M. & THOMPSON, C.F. 1998. Do potentially virulent mites affect house wren (*Troglodytes aedon*) reproductive success? **Ecology** 79(5):1797-1806.
- PAGEL, M. & BODMER, W. 2003. A naked ape would have fewer parasites. **Proceedings of the Royal Society of London B** 270:117-119.
- PEIG, J. & GREEN, A.J. 2009. New perspectives for estimating body condition from mass/length data: the scaled mass index as an alternative method. **Oikos** 118:1883-1891.
- PEIG, J. & GREEN, A.J. 2010. The paradigm of body condition: a critical reappraisal of current methods based on mass and length. **Functional Ecology** 24(6):1323-1332.
- PONTES, J.A.L., GAZETA, G.S., VRCIBRADIC, D. & ROCHA, C.F.D. 2009. Ecology of ticks in a taxocenoses of snakes from the Serra do Medanha, Rio de Janeiro, Brazil, with new host records. **Zoologia** 26:328-333.
- POULIN, R. 2007. Evolutionary ecology of parasites. **Princeton University Press** New Jersey, 325 p.
- POULIN, R. 2011. Uneven distribution of cryptic diversity among higher taxa os parasitic worms. **Biology Letters** 7:241-244.
- POULIN, R. & MORAND, S. 2004. Parasite biodiversity. **Smithsonian Institution Scholarly Press** Washington D.C. 224 p.
- POULIN, R., GUILHAUMON, F., RANDHAWA, H.S., LUQUE, J.L. & MOUILLOT, D. 2011. Identifying hotspots of parasite diversity from species-area relationships: host phylogeny versus host ecology. **Oikos** 120:740-747.
- PRATES, D.W., GATTO, L.C.S. & COSTA, M.I.P. 1981. Geomorfologia – Projeto RADAMBRASIL, Levantamento dos recursos naturais. **Ministério de Minas e Energia**, Rio de Janeiro, Vol. 23.p. 301–348.
- R CORE TEAM. 2012. R: A language and environment for statistical computing. **R Foundation for Statistical Computing**, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
- REGO, A.A. & CHAMBRIER, A. 2000. Redescription of *Tejidotaenia appendiculata* (Baylis, 1947) (Cestoda: Proteocephalidae), a Parasite of *Tupinambis teguixim* (Sauria: Teiidae) from South America. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 95(2):161-165.
- RIBAS, S.C., ROCHA, C.F.D., TEIXEIRA-FILHO, P.F. & VICENTE, J.J. 1995. Helminths (Nematoda) of the lizard *Cnemidophorus ocellifer* (Sauria: Teiidae): Assessing the effect of rainfall, body size and sex in the nematode infection rates. **Ciência e Cultura** 47:88-91.
- RIBAS, S.C., ROCHA, C.F.D., TEIXEIRA-FILHO, P.F. & VICENTE, J.J. 1998. Nematode infection in two sympatric lizards (*Tropidurus torquatus* and *Ameiva ameiva*) with different foraging tactics. **Amphibia-Reptilia** 19:323-330.
- RIDLEY, M. 2006. Coevolução. In: RIDLEY, M. 2006. Evolução. **Aetmed Editora** xii + 760 p.
- ROCA, V., CARRETERO, M.A., LLORENTE, G.A., MONTORI, A. & MARTIN, J.E. 2005. Helminth communities of two lizard populations (Lacertidae) from Canary Islands (Spain): Host diet-parasite relationships. **Amphibia-Reptilia** 26:535-542.
- ROCHA, C.F.D. 1995. Nematode parasites of the Brazilian sand lizard, *Liolaemus lutzae*. **Amphibia-Reptilia** 16:412-415.
- ROCHA, C.F.D., CUNHA-BARROS, M., MENEZES, V.A., FONTES, A.F., VRCIBRADIC, D. & VAN SLUYS, M. 2008. Patterns of infestation by the Trombiculid mite *Eutrombicula alfreddugesi* in four sympatric lizard species (genus *Tropidurus*) in Northeastern Brazil. **Parasite** 15:000-000.
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, Ecologia e Zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao Sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, 31 (3): 105-230.

- RUPPERT, E.E., FOX, R.S. & BARNES, R.D. 2005. Zoologia dos Invertebrados - Uma abordagem funcional-evolutiva. 7ª ed **Roca** São Paulo, 1168 p.
- SAINO, N. & MØLLER, A.P. 1994. Secondary sexual characters, parasites and testosterone in the barn swallow, *Hirundo rustica*. **Animal Behaviour** 48:1325-1333.
- SAINO, N., MØLLER, A.P. & BOLZERN, A.M. 1995. Testosterone effects on the immune system and parasite infestations in the barn swallow (*Hirundo rustica*): a experimental test of the immunocompetence hypothesis. **Behavioral Ecology** 6(4):397-404.
- SALGADO, O.A., FILHO, S.J. & GONÇALVES, L.M.C. 1981. As Regiões fitoecológicas, sua natureza e seus recursos econômicos. Estudo fitogeográfico, p. 485-544. In: Projeto RADAMBRASIL. Levantamento de Recursos Naturais. **IBGE**, Rio de Janeiro, Vol. 23, Folhas SB 24/25, 744p.
- SALVADOR, A., VEIGA, J.P., MARTIN, J., LOPEZ, P., ABELANDA, M. & PUERTA, M. 1996. The cost of producing a sexual signal: testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. **Behavioral Ecology** 7(2):145-150.
- SHINE, R. & SCHWARZKOPF, L. 1992. The evolution of reproductive effort in lizards and snakes. **Evolution** 46:62-75.
- SILVA, V.N. & ARAÚJO, A.F.B. 2008. Ecologia dos Lagartos Brasileiros. **Technical Books Editora** Rio de Janeiro, 1ª edição.
- SMITH, H.M. 1939. The mexican and Central American Lizards of the genus *Sceloporus*. **Zoological Series Field Museum of Natural History** 26:1-397.
- SOUSA, J.G.G., RIBEIRO, S.C., ROBERTO, I.J., TELES, D.A. & ALMEIDA, W.O. 2010. Ocorrência de pentastomídeos (Metameria: Ecdysozoa) no lagarto *Phyllorhynchus pollicaris* (Spix, 1825). **Caderno de Cultura e Ciência** 2(2):64-71.
- STILES, F.G. 1983. Birds. In JANZEN, D.H. (editors) Costa Rican natural history, pp. 502-530. **University of Chicago Press**, Chicago, Illinois.
- STONER, K.E. 2005. Phyllostomid Bat Community Structure and Abundance in Two Contrasting Tropical Dry Forests. **Biotropica** 37(4):591-599.
- TABACHNICK, B.G. & FIDELL, L.S. 2007. Using Multivariate Statistics. **Pearson Education, Inc.**, Fifth Edition, Boston, 980pp.
- TEVIS, L. & NEWELL, I.M. 1962. Studies on the Biology and Seasonal Cycle of the Giant Red Velvet Mite, *Dinothrombium pandorae* (Acari, Trombidiidae). **Ecology** 43(3):497-505.
- TRAVASSOS, L. 1913. Sobre as espécies brasileiras da subfamília Heterakinae, Railliet & Henry. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 5(3):271-318.
- UNDERWOOD, A.J. 1996. Experiments in Ecology: Their Logical Design and Interpretation Using Analysis of Variance. **Cambridge University Press**, Cambridge, 524pp.
- VAN RIPER III, C. & VAN RIPER, S. 1986. The epizootiology and ecological significance of malaria in Hawaiian land birds. **Ecology Monographs** 56(4):327-344.
- VAN SLUYS, M., ROCHA, C.F.D., BERGALLO, H.G., VRCIBRADIC, D. & RIBAS, S.C. 1997. Nematode infection in three sympatric lizards in an isolated fragment of restinga habitat in southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 18:442-446.
- VAN VALEN, L.M. 1973. A new evolutionary law. **Evolutionary Theory** 1:1-30.
- VANZOLINI, P.E. & GOMES, N. 1979. On *Tropidurus hygomi*: redescription, ecological notes, distribution and history (Sauria, Iguanidae). **Papéis Avulsos, Zoologia, São Paulo** 32(21):243-359.
- VANZOLINI, P.E., RAMOS-COSTA, A.M.M. & VITT, L.J. 1980. Répteis das Caatingas. **Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, Brasil.
- VELLOSO, A.L., SAMPAIO, E.V.S.B., & PAREYN, E.F.G.C. 2002. Ecorregiões Propostas para o Bioma Caatinga. Associação Plantas do Nordeste. **The Nature Conservancy do Brasil Recife/PE**.

- VICENTE, J.J., RODRIGUES, H.O., GOMES, D.C. & PINTO, R.M. 1993. Nematóides do Brasil. Parte III: Nematóides de Répteis. **Revista Brasileira de Zoologia** 10(1):19-168.
- VITT, L.J. 1983. Reproduction and Sexual Dimorphism in the Tropical Teiid Lizard *Cnemidophorus ocellifer*. **Copeia** (2):359-366.
- VITT, L.J. 1991. Ecology and life history of the wide-foraging lizard *Kentropyx calcarata* (Teiidae) in Amazonian Brazil. **Canadian Journal of Zoology** 69:2791-2799.
- VITT, L.J. 1991. Ecology and life history of the scansorial arboreal lizard *Plica plica* (Iguanidae) in Amazonian Brazil. **Canadian Journal of Zoology** 69:504-511.
- VITT, L.J. & CALDWELL, J.P. 2009. Herpetology - An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Third Edition **Academic Press** 713p.
- VITT, L.J. & CONGDON, J.D. 1978. Body shape, reproductive effort, and relative clutch mass in lizards: resolution of a paradox. **The American Naturalist** 112:595-608.
- VITT, L.J. & PRICE, H.J. 1982. Ecological and evolutionary determinants of relative clutch mass in lizards. **Herpetologica** 38:237-255.
- VRCIBRADIC, D., CUNHA-BARROS, M. & ROCHA, C.F.D. 2000. *Mabuya macroryncha* (NCN). Ectoparasites. **Herpetology Review** 31(3):174-175.
- VRCIBRADIC, D., ROCHA, C.F.D., RIBAS, S.C. & VICENTE, J.J. 1999. Nematodes infecting the skink *Mabuya frenata* in Valinhos, São Paulo State, southeastern Brazil. **Amphibia-Reptilia** 20:333-339.
- WEATERHEAD, P.J., METZ, K.J., BENNETT, G.F. & IRWIN, R.E. 1993. Parasite faunas , testosterone and secondary sexual traits in male red-winged blackbirds. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 33:13-23.
- WIED-NEUWIED, M.P. 1825. Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. 4 volumes, Weimar: G.H.S. priv. **Landes-Industrie – Comptoirs** (1825-1833).
- ZAHAVI, A. 1975. Mate selection – a selection for a handicap. **PNAS** 53:205-214.
- ZUUR, A.F., IENO, E.N. & SMITH, G.M. 2007. Analysing Ecological Data. **Springer Science + Business Media**, New York, NY, 698pp.
- ZUUR, A.F., IENO, E.N., WALKER, N.J., SAVELIEV, A.A. & SMITH, G.M. 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. **Springer Science + Business Media**, New York, NY, 574pp.