



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
INSTITUTO DE VETERINÁRIA
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

BRUNO DE OLIVEIRA TELLES FERREIRA

DISSERTAÇÃO

**BIODIVERSIDADE DE HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES *THRICHOMYS*
LAURENTIUS (RODENTIA: ECHYMIDAE), *WIEDOMYS CERRADENSIS* E
NECROMYS LASIURUS (RODENTIA: CRICETIDAE) NA CAATINGA: UMA
ABORDAGEM TAXONÔMICA E ECOLÓGICA.**

SEROPÉDICA

2026





BRUNO DE OLIVEIRA TELLES FERREIRA

BIODIVERSIDADE DE HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES *THRICHOMYS LAURENTIUS* (RODENTIA: ECHYMIDAE), *WIEDOMYS CERRADENSIS* E *NECROMYS LASIURUS* (RODENTIA: CRICETIDAE) NA CAATINGA: UMA ABORDAGEM TAXONÔMICA E ECOLÓGICA.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Veterinárias da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências**.

Orientadora: Dra. Raquel de Oliveira Simões

Coorientadores: Dr. Arnaldo Maldonado Jr. e Dra. Natália Alves Costa

SEROPÉDICA

2026

Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro
Biblioteca Central/Central de Processamento Técnico

Ficha catalográfica elaborada
Com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

F383b FERREIRA, Bruno de Oliveira Telles, 1997-
Biodiversidade de helmintos parasitos de roedores
Thrichomys laurentius (Rodentia: Echymidae), Wiedomys
cerradensis e Necromys lasiurus (Rodentia:
Cricetidae) na Caatinga: Uma abordagem taxonômica e
ecológica. / Bruno de Oliveira Telles FERREIRA. -
Seropédica - RJ, 2026.
107 f.: il.

Orientadora: Raquel de Oliveira Simões.
Coorientadora: Natália Alves Costa.
Coorientador: Arnaldo Maldonado Jr.
Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal
Rural do Rio de Janeiro, Programa de Pós Graduação em
Ciências Veterinárias, 2026.

1. Semiárido. 2. Taxonomia. 3. Thrichomys
laurentius. 4. Ecologia Parasitária. 5.
Heligmostrongylus. I. Simões, Raquel de Oliveira,
1983-, orient. II. Costa, Natália Alves, 1982-,
coorient. III. Maldonado Jr, Arnaldo, 1957-,
coorient. IV Universidade Federal Rural do Rio de
Janeiro. Programa de Pós Graduação em Ciências
Veterinárias. V. Título.

É permitida a cópia parcial ou total desta Dissertação, desde que seja citada a fonte

**O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de
Pessoal de Nível Superior-Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.**



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS



ATA Nº 1142/2026 - PPGCV (12.28.01.00.00.00.50)

Nº do Protocolo: 23083.015676/2026-78

Seropédica-RJ, 06 de abril de 2026.

UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS VETERINÁRIAS

BRUNO DE OLIVEIRA TELLES FERREIRA

BIODIVERSIDADE DE HELMINTOS PARASITOS DE PEQUENOS MAMÍFEROS *Thrichomys laurentius* (RODENTIA: ECHYMIDAE), *Wiedomys cerradensis* E *Necomys lasiurus* (RODENTIA: CRICETIDAE) NA CAATINGA: UMA ABORDAGEM TAXONÔMICA E ECOLÓGICA.

Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre(a) em Ciências Veterinárias.

Dissertação aprovada em 04 de março de 2026.

BANCA EXAMINADORA:

(Assinado digitalmente em 13/04/2026 15:58)

JOSE LUIS FERNANDO LUQUE ALEJOS

PRO-REITOR(A) - TITULAR
PROPPG (12.28.01.18)
Matricula: 00042706

(Assinado digitalmente em 06/04/2026 18:59)

RAQUEL DE OLIVEIRA SIMOES

PROFESSOR DO MAGISTERIO SUPERIOR
DeptPA (12.28.01.00.00.00.55)
Matricula: 00092504

(Assinado digitalmente em 07/04/2026 23:16)

BEATRIZ ELISE DE ANDRADE SILVA

ASSINANTE EXTERNO
CPF: 000.000.567-00

Visualize o documento original em <https://sipac.ufrrj.br/public/documentos/index.jsp> informando seu número: **1142**, ano: **2026**, tipo: **ATA**, data de emissão: **06/04/2026** e o código de verificação: **c405448155**

AGRADECIMENTOS

Mais uma etapa se finaliza, mais um passo dado para a conquista de um sonho. Esse momento não é apenas meu, mas o resultado dos desejos de pessoas que vieram antes, que caminharam comigo e que virão depois. A todas elas, deixo os meus agradecimentos.

À minha orientadora, Raquel de Oliveira Simões, e aos meus coorientadores, Arnaldo Maldonado Junior e Natália Alves Costa, pela direção e amparo no desenvolvimento desta pesquisa. Que possamos desenvolver novos trabalhos no futuro.

À equipe do LABPMR, pelo acolhimento e auxílio constante.

Aos meus colegas de laboratório, Débora Sá Lemes, Taissa Casanova, Arthur Bessi, Ana Júlia Dias e Luigi Pinho, pelas conversas, horas de estudo, auxílio na rotina e pelas comidinhas que compartilhamos.

Aos meus pais, Ana Beatriz de Oliveira Telles Ferreira e José Manoel Ferreira, pela vida e pela criação, que me possibilitaram chegar até aqui.

Às minhas avós, Judith da Penha Pereira Ferreira e Rute Inês de Oliveira Telles (*In memoriam*), pelo carinho e cuidado ao longo da vida, e por sempre me incentivarem a buscar o conhecimento e a ser quem eu sou.

À minha família, em especial à minha prima Carla Ingrid Telles Cortes Valentino. Sem a sua ajuda e apoio, tenho certeza de que nada disso seria possível.

Ao meu namorado, Michel Douglas Santos Ribeiro, pelo companheirismo durante este período. Que possamos partilhar muitas outras conquistas no futuro.

Às minhas amigas, Anna Beatriz Ribeiro Fortunato, Daniela Cristina Rocha Freitas, Priscilla Santos Vieira, Helena Botrel Gomes e Eris de Oliveira. As conversas, os momentos vividos e a parceria foram essenciais para que chegássemos aqui.

O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001.

RESUMO

FERREIRA, Bruno de Oliveira Telles. **Biodiversidade de helmintos parasitos de pequenos mamíferos *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echymidae), *Wiedomys cerradensis* e *Necomys lasiurus* (Rodentia: Cricetidae) na Caatinga: Uma abordagem taxonômica e ecológica.** 2026. 108p. Dissertação (mestrado em Ciências Veterinárias). Instituto de Veterinária, Departamento de Parasitologia Animal, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2026.

A Caatinga é um bioma exclusivamente brasileiro caracterizado por um mosaico de fitofisionomias que variam de matas úmidas a formações arbustivas xerófilas, culminando em diferentes filtros ambientais para a fauna local. O presente estudo teve como objetivo caracterizar a diversidade taxonômica e a estruturação ecológica da comunidade de helmintos parasitos de roedores silvestres em duas subunidades fitogeográficas contrastantes do estado do Ceará: a Mata Seca (Serra da Meruoca) e o Carrasco (Croatá). Foram examinados 39 espécimes de roedores das espécies *Thrichomys laurentius* (Echimyidae), *Necomys lasiurus* e *Wiedomys cerradensis* (Cricetidae). Através de uma abordagem de taxonomia integrativa, combinando morfometria clássica e Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), foram identificados nove táxons de helmintos, incluindo nematódeos das famílias Heligmonellidae (*Heligmostrongylus almeidai*, *Paraheligmonella interrogans*, *Stilestrongylus freitasi*, *Stilestrongylus* sp.), Oxyuridae (*Syphacia alata*, *S. criceti*, *Helminthoxys freitasi*), Aspidoderidae (*Aspidodera raillieti*), Rictulariidae (*Pterygodermatites zygodontomis*) e cestódeos da família Davaineidae (*Raillietina* sp.). O estudo fornece o primeiro registro formal da helmintofauna de *W. cerradensis*, parasitado por *S. criceti*, e o inédito registro de hospedeiro para *A. raillieti* em *T. laurentius*. A ocorrência deste parasito parece sugerir possíveis eventos de troca de hospedeiro (*host-switching*), facilitados pelo compartilhamento de micro-habitats e abrigos rochosos com marsupiais didelídeos (*Didelphis* spp.), hospedeiros típicos dessa espécie. Do ponto de vista ecológico, a análise focada em *T. laurentius* revelou que a fitofisionomia atua como um determinante primário da estrutura da comunidade parasitária. A Mata Seca parece ter funcionado como um refúgio méxico, sustentando prevalências totais de 100% e altas abundâncias das espécies dominantes *H. almeidai* e *P. interrogans*, condição possivelmente favorecida pela maior umidade do solo que viabiliza o desenvolvimento dos estágios de vida livre. Em contraste, o Carrasco apresentou menor carga parasitária geral (prevalência de 53%), mas maior diversidade de espécies (índices de Shannon e Simpson), devido à menor dominância

numérica e à presença de linhagens exclusivas, como *A. raillieti* e *S. freitasi*. A análise de diversidade beta indicou que a variação entre as comunidades é governada principalmente pela substituição de espécies (*turnover*), o que sugere uma provável adaptação dos parasitos às condições locais específicas. Em conclusão, este estudo demonstra que a heterogeneidade ambiental da Caatinga molda a biodiversidade parasitária através de rigorosos filtros ecológicos e oportunidades evolutivas locais. Os resultados preenchem históricas lacunas biogeográficas para o semiárido brasileiro e reforçam a necessidade de vigilância parasitológica em roedores silvestres, que atuam como potenciais reservatórios e bioindicadores de qualidade ambiental.

Palavras-chave: Semiárido; Taxonomia; *Thrichomys laurentius*; Ecologia parasitária; *Heligmostrongylus*.

ABSTRACT

FERREIRA, Bruno de Oliveira Telles. **Biodiversity of helminth parasites of the small mammals *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echymidae), *Wiedomys cerradensis*, and *Necomys lasiurus* (Rodentia: Cricetidae) in the Caatinga: A taxonomic and ecological approach.** 2026. 108p. Dissertation (master's degree in veterinary sciences). Institute of Veterinary Medicine, Department of Animal Parasitology, Federal Rural University of Rio de Janeiro, Seropédica, RJ, 2025.

The Caatinga is an exclusively Brazilian biome characterized by a mosaic of phytophysognomies ranging from humid forests to xerophilic shrub formations, culminating in different environmental filters for the local fauna. The present study aimed to characterize the taxonomic diversity and ecological structure of the parasitic helminth community in wild rodents from two contrasting phytogeographic subunits in the state of Ceará: the Dry Forest (Serra da Meruoca) and the Carrasco (Croatá). A total of 39 rodent specimens of the species *Thrichomys laurentius* (Echimyidae), *Necomys lasiurus*, and *Wiedomys cerradensis* (Cricetidae) were examined. Through an approach of integrative taxonomy, combining classical morphometry and Scanning Electron Microscopy (SEM), nine helminth taxa were identified, including nematodes of the families Heligmonellidae (*Heligmostrongylus almeidai*, *Paraheligmonella interrogans*, *Stilestrongylus freitasi*, *Stilestrongylus* sp.), Oxyuridae (*Syphacia alata*, *S. criceti*, *Helminthoxys freitasi*), Aspidoderidae (*Aspidodera raillieti*), Rictulariidae (*Pterygodermatites zygodontomis*), and cestodes of the family Davaineidae (*Raillietina* sp.). The study provides the first formal record of the helminth fauna of *W. cerradensis*, parasitized by *S. criceti*, and the unprecedented host record for *A. raillieti* in *T. laurentius*. The occurrence of this parasite seems to suggest possible host-switching events, facilitated by the sharing of microhabitats and rocky shelters with didelphid marsupials (*Didelphis* spp.), typical hosts of this species. From an ecological perspective, the analysis focused on *T. laurentius* revealed that phytophysognomy acts as a primary determinant of the parasite community structure. The Dry Forest seems to have functioned as a mesic refuge, sustaining total prevalences of 100% and high abundances of the dominant species ** *H. almeidai* and *P. interrogans*, a condition possibly favored by higher soil moisture that enables the development of free-living stages. In contrast, Carrasco presented a lower overall parasite load (prevalence of 53%) but a higher species diversity (Shannon and Simpson indices), due to lower numerical dominance and the presence of exclusive lineages, such as *A. raillieti* and *S.*

freitasi. The beta diversity analysis indicated that variation between communities is primarily governed by species replacement (*turnover*), which suggests a probable adaptation of the parasites to specific local conditions. In conclusion, this study demonstrates that the environmental heterogeneity of the Caatinga shapes parasitic biodiversity through rigorous ecological filters and local evolutionary opportunities. The results fill historical biogeographical gaps for the Brazilian semiarid region and reinforce the need for parasitological surveillance in wild rodents, which act as potential reservoirs and bioindicators of environmental quality.

Keywords: Semiarid; Taxonomy; *Thrichomys laurentius*; Parasite ecology; *Heligmostrongylus*.

LISTA DE ABREVIACÕES

AICc	Critério de Informação de Akaike corrigido
AM	Abundância Média
APA	Área de Proteção Ambiental
CAPES	Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior
CEUA	Comissão de Ética no Uso de Animais
CFMV	Conselho Federal de Medicina Veterinária
CHIOC	Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz
COLMASTO	Coleção Integrada de Mamíferos Silvestres e Reservatórios
DIC	Contraste de Interferência Diferencial (<i>Differential Interference Contrast</i>)
DP	Desvio Padrão
EPIs	Equipamentos de Proteção Individual
FIOCRUZ	Fundação Oswaldo Cruz
GLMs	Modelos Lineares Generalizados (<i>Generalized Linear Models</i>)
ICMBio	Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade
IM	Intensidade Média
IOC	Instituto Oswaldo Cruz

LABPMR	Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios
MEV	Microscopia Eletrônica de Varredura
NMDS	Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (<i>Non-Metric Multidimensional Scaling</i>)
P	Prevalência
PERMANOVA	Análise de Variância Multivariada Permutacional
PPGCV	Programa de Pós-Graduação em Ciências Veterinárias
SISBIO	Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade
UFRRJ	Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Dados morfométricos comparativos dos nematoides da família Heligmonellidae (*Heligmostrongylus* spp. e *Stilestrongylus*) recuperados de roedores na Caatinga (Ceará, Brasil), comparados com descrições originais e redescrições. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm). 57
- Tabela 2:** Morfometria comparativa de nematoides da família Oxyuridae recuperados de roedores na Caatinga e dados da literatura. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm). 58
- Tabela 3:** Morfometria comparativa de *Aspidodera raillieti* (Aspidoderidae) e *Pterygodermatites zygodontomis* (Rictulariidae) recuperados na Caatinga e dados da literatura. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm). 59
- Tabela 4** Descritores ecológicos (Prevalência, Intensidade Média e Abundância Média) das espécies de helmintos recuperadas de roedores silvestres (*Thrichomys laurentius*, *Wiedomys cerradensis* e *Necomys lasiurus*) nas fitofisionomias de Carrasco e Mata Seca, Ceará, Brasil. 61
- Tabela 5:** Parâmetros parasitológicos para a comunidade de helmintos de *Thrichomys laurentius* nos ambientes de Carrasco e Mata Seca. 77
- Tabela 6** Prevalência (P), intensidade média (IM), abundância média (AM) e índice de importância da helmintofauna de *Thrichomys laurentius* nas fitofisionomias de Carrasco e Mata Seca na Caatinga, Brasil. 78
- Tabela 7:** Resultados da seleção de Modelos Lineares Generalizados (GLM) para os números de Hill das infracomunidades de helmintos ($q = 0, 1, 2$). As variáveis preditoras incluíram Peso do hospedeiro, Sexo e Subunidade fitogeográfica. ΔAICc = diferença entre o Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc) de cada modelo e o do modelo com maior suporte; *Weight* = pesos de Akaike (representando a probabilidade de um determinado modelo ser o melhor entre o conjunto de candidatos); K = número de parâmetros no modelo. Exceto para o modelo Nulo, apenas modelos com suporte substancial ($\Delta\text{AICc} \leq 2$) são apresentados. 79

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1** - *Thrichomys laurentius* Thomas, 1904. 18
- Figura 2** - *Necromys lasiurus* (Lunt, 1841) 19
- Figura 3** - *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida & Bonvicino, 2005. 20
- Figura 4** - Mapa da área de estudo no estado do Ceará, Nordeste do Brasil. O detalhe (inset) destaca a localização do estado no Brasil. O mapa principal apresenta os municípios de coleta (bege claro) e a Área de Proteção Ambiental (APA) Serra da Meruoca (verde). Silhuetas pretas de roedores indicam os locais específicos de captura de *Thrichomys laurentius* nas duas subunidades fitogeográficas contrastantes: Mata Seca (Meruoca) e Carrasco (município de Croatá). 28
- Figura 5** - Fotomicrografias de parasitos da família Helignomelidae. A: Região anterior de Helignomelidae com dilatação cefálica (Seta). B: Macho de *Paraheligionella interrogans*, região posterior com raios laterais simétricos (Seta) e cone genital (asterísco). C: Macho de *Heligmostrongylus almeidai*, região posterior com raios laterais simétricos (Seta). D: Macho de *Stilestrongylus freitasi*, com bolsa copuladora assimétrica (Seta), gubernáculo (Cabeça de seta) e cone genital desenvolvido (asterísco). 35
- Figura 6** - Ilustrações das regiões posteriores e cortes transversais de *Heligmostrongylus almeidai* e *Paraheligionella interrogans*: A: Região posterior de macho de *H. almeidai*, evidenciando a bolsa copuladora com os raios dorsais, laterais e ventrais. Espículo mais robusto (cabeça de seta), cone genital (seta) e bifurcação do raio dorsal no terço posterior (asterísco). B: Região posterior de macho de *P. interrogans*, evidenciando a bolsa copuladora com os raios dorsais. Laterais e ventrais. Espículo menos robusto (cabeça de seta), presença de cone genital (seta) e bifurcação do raio dorsal mais próxima do terço médio (asterísco). C: Corte transversal da região média de fêmea de *H. almeidai*, evidenciando crista lateral esquerda hipertrofiada (seta), cordão nervoso (cabeça de seta) e intestino (asterísco). D: Corte transversal da região posterior de fêmea de *H. almeidai*, evidenciando crista lateral esquerda hipertrofiada (seta), vestibulo (cabeça de seta) e intestino (asterísco). E: Corte transversal da região média de fêmea de *P. interrogans* com cristas laterais desenvolvidas, mas sem formar carena (seta), cordão nervoso (cabeça de seta) e intestino (asterísco). 37
- Figura 7** - Oxiurídeos sob microscopia óptica. **A:** Região anterior de fêmea de *Syphacia alata*, onde observa-se a asa cervical desenvolvida (Seta). **B:** Região anterior de fêmea de *S. criceti*, com a presença de afídeos (Seta), lábios desenvolvidos (Cabeça de seta) e esôfago oxiuriforme

(Asterísco). **C:** Região anterior de fêmea de *Helminthoxys freitasi*, com asa cervical pouco desenvolvida (Seta), lábios diminutos (cabeça de seta) e esôfago oxiuriforme (Asterísco). **D:** Mamelões em macho de *H. freitasi* (Seta). **E:** Útero com ovos (Seta) de fêmea de *S. criceti*. **F:** Macho de *H. freitasi*, região posterior com enfoque no espículo (Cabeça de seta), gubernáculo (Seta) e apêndice (Asterísco). 43

Figura 8 - Microscopia Elettronica de Varredura de fêmeas do gênero *Syphacia*. **A:** Região anterior de *S. alata*, revelando asa cervical desenvolvida (Seta). **B:** Enfoque na cápsula bucal de *S. alata*, com a presença de suas papilas cervicais em cada lábio (Cabeça de seta) e labio ventral menor (Seta). **C:** Região anterior de *S. criceti*, com deirídeos proeminentes (Seta) e dilatação cuticular (Asterísco). **D:** Enfoque na cápsula bucal de *S. criceti*, com 2 papilas em cada lábio (Cabeça de seta). 44

Figura 9 - Fotomicrografia de *Aspidodera raillieti* e *Pterygodermatites zygodontomis*. **A:** Região anterior de *Aspidodera raillieti* com dilatação cuticular (Seta) e poro excretor bem desenvolvido (Cabeça de seta). **B:** Região anterior de *Pterygodermatites zygodontomis* evidenciando dentes esofagianos (Seta). **C:** Região posterior de macho se *A. raillieti*, com enfoque em espículos (Seta), ventosa pré-cloacal (Asterísco) e gubernáculo (Cabeça de seta). **D:** Projeções cuticulares de *P. zygodontomis* (Seta). 51

Figura 10 - *Raillietina* sp. **A:** Escólex e pescoço. **B:** Enfoque no escólex com rostelo (Seta) armado com espinhos (Asterísco) e ventosas (Cabeça de seta) com acúleos. **C:** Proglotes maduras, demonstrando a presença de Cirro desenvolvido (Seta), testículos (Cabeça de seta) e ovário (Asterísco). **D:** Proglotes grávidas com poro genital desenvolvido (Seta) e cápsulas ovíferas com ovos (Asterísco). 56

Figura 11 - Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) baseado na dissimilaridade de Sørensen, calculada a partir de dados de presença-ausência das infracomunidades de helmintos de *T. laurentius*. A ordenação ilustra a separação na composição entre hospedeiros dos ambientes de Carrasco e Mata Seca. 81

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL	14
2. CAPÍTULO I - Helmintofauna e Parâmetros de Infecção de helmintos parasitos de roedores (Cricetidae e Echimyidae) em fitofisionomias da Caatinga	24
RESUMO	24
ABSTRACT	25
2.1. Introdução	26
2.2. Material e Métodos	28
2.2.1. Área de Estudo e Coleta dos Hospedeiros	28
2.2.2. Coleta e identificação dos roedores	28
2.2.3. Análise morfológica	30
2.2.4. Análise de Dados e Índices Parasitológicos	31
2.3. Resultados	32
2.3.1. Taxonomia e Morfologia	32
2.3.2. Parâmetros Ecológicos da Comunidade de Helmintos	60
2.4. Discussão	62
3. CAPÍTULO II - Comunidade de helmintos de <i>Thrichomys laurentius</i> (Rodentia: Echimyidae) em duas subunidades fitogeográficas contrastantes da Caatinga	71
RESUMO	71
ABSTRACT	72
3.1. Introdução	73
3.2. Material e Métodos	75
3.2.1. Área de Estudo e Coleta dos Hospedeiros	75
3.2.2. Coleta e identificação dos roedores	75
3.2.3. Análise morfológica dos helmintos.	75
3.2.4. Análise de Dados	75
3.3. Resultados	77
3.3.1. Helmintofauna, Parâmetros Descritivos e Composição da Comunidade.	77

3.3.2.	Influência das características do hospedeiro e da subunidade fitogeográfica na diversidade de parasitos	79
3.4.	Discussão	82
4.	CONSIDERAÇÕES FINAIS	86
5.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	87

1. INTRODUÇÃO GERAL

O parasitismo representa um dos modos de vida mais bem-sucedidos na história evolutiva, constituindo uma porção significativa da biodiversidade global (Bush *et al.*, 2001; Poulin & Morand, 2004; Dobson *et al.*, 2008; Poulin, 2014; Santos & Sano, 2022). Estima-se que a maioria dos organismos de vida livre hospede ao menos uma espécie de parasito em alguma fase de seu ciclo de vida, desempenhando papéis fundamentais na regulação de populações de hospedeiros, na estruturação de comunidades e na manutenção da estabilidade dos ecossistemas (Poulin, 2007; Dobson *et al.*, 2008).

Apesar de sua importância ecológica, a biodiversidade parasitária permanece subestimada. Este cenário é agravado pelo fenômeno conhecido como 'impedimento taxonômico', onde há carência de especialistas e subjetividade nas delimitações de espécies que dificultam o inventário da biodiversidade (Brooks & Hoberg, 2000; Poulin *et al.*, 2025). Nas últimas décadas, a comunidade científica tem alertado para o declínio no número de taxonomistas clássicos e especialistas em sistemática, resultando em uma redução na descrição e novos catálogos da biodiversidade (Brooks & Hoberg, 2000).

Com relação aos especialistas, a escassez desses profissionais é particularmente preocupante para o estudo de helmintos parasitos de animais silvestres. A identificação desse grupo exige um conhecimento específico e diverso, uma vez que muitos táxons apresentam variações morfológicas sutis e pequenas diferenças em suas estruturas diagnósticas, além de demandarem técnicas delicadas de coleta e fixação. Devido a essas dificuldades, os parasitos são frequentemente negligenciados em inventários de fauna e planos de conservação (Gardner & Campbell, 1992). Consequentemente, existe o risco real da "coextinção", fenômeno no qual parasitos específicos desaparecem junto com seus hospedeiros ou em decorrência de alterações ambientais, antes mesmo de serem conhecidos pela ciência (Brooks & Hoberg, 2000).

A Caatinga é o único bioma exclusivamente brasileiro, ocupando cerca de 11% do território nacional, com uma vasta extensão que varia de aproximadamente 850.000 a 912.000 km² (Prado, 2003; Silva *et al.*, 2017). Classificada como o maior núcleo das Florestas Tropicais Sazonalmente Secas (FTSS) na América do Sul, é caracterizada por regimes de chuvas irregulares, altas temperaturas e uma vegetação adaptada ao estresse hídrico severo (Särkinen *et al.*, 2011; Viana Santos *et al.*, 2023). Historicamente, a Caatinga foi erroneamente considerada pobre em espécies. No entanto, alguns estudos refutaram essa visão, revelando uma

biota altamente heterogênea, rica e com altas taxas de endemismo (Moro *et al.*, 2014; Fernandes & Queiroz, 2018).

Infelizmente, este ecossistema enfrenta um processo acelerado de degradação, impulsionado pelo desmatamento criminoso para a extração de madeira, expansão agrícola e pecuária extensiva, o que tem levado grandes áreas do bioma a um estado alarmante de fragmentação e desertificação (Silva *et al.*, 2004; Alves *et al.*, 2009; Gomes *et al.*, 2010). A perda de habitat impõe um risco à manutenção das interações ecológicas, ameaçando a sobrevivência de hospedeiros entre os vertebrados e podendo levar à "coextinção" de espécies de parasitos antes mesmo de serem conhecidos pela ciência (Brooks & Hoberg, 2000).

Para compreender a complexidade do bioma, é fundamental reconhecer que a Caatinga não se resume a uma vegetação xerófila homogênea. Ela é dividida em diferentes subunidades fitogeográficas (ou fitofisionomias), que surgem em resposta à pluralidade de microclimas, variações de relevo (orografia) e, sobretudo, aos distintos embasamentos geológicos (cristalinos ou sedimentares) e propriedades físico-químicas do solo de cada região (Gomes *et al.*, 2010; Rodrigues *et al.*, 2019; Oliveira *et al.*, 2021).

No estado do Ceará, essa heterogeneidade ambiental resulta em um mosaico que engloba desde a Caatinga Arbustiva e Arbórea estrita, até os Brejos de Altitude, a Mata Seca e o Carrasco (Gomes *et al.*, 2010). Cada uma dessas fitofisionomias atua como um filtro ambiental para o estabelecimento e a distribuição da fauna e da flora residente (Moro *et al.*, 2016; Queiroz *et al.*, 2017). Para compreender como esses filtros podem afetar as relações parasitárias, o presente estudo concentra-se duas dessas subunidades fitogeográficas contrastantes no estado do Ceará: a Mata Seca da Serra da Meruoca e o Carrasco.

A Serra da Meruoca constitui um enclave de floresta estacional decidual, inserida no contexto dos "brejos de altitude". Graças a sua configuração orográfica, essas elevações interceptam as massas de ar úmido, proporcionando índices pluviométricos mais elevados e solos mais férteis. Tais condições propiciam a manutenção de uma vegetação florestal mais densa e úmida do que a Caatinga do entorno (Gomes *et al.*, 2010). Por outro lado, o Carrasco estabelece-se como uma fitofisionomia xerófila peculiar, caracterizada por uma vegetação arbustiva densa, decídua e com emaranhado de galhos (Araújo & Martins, 1999; Vodonis, 2019). Essa formação cresce predominantemente sobre bacias sedimentares compostas por solos arenosos profundos (Neossolos Quartzarênicos) (Araújo *et al.*, 2011). Devido à alta proporção de areia, o solo do Carrasco drena a água rapidamente, gerando um ambiente de forte

estresse hídrico e menor retenção de nutrientes, independentemente do regime de chuvas local (Marques, 2024).

Inseridos nesse cenário ambiental, os pequenos roedores silvestres destacam-se como bons modelos de estudo. Constituindo a ordem mais diversificada de mamíferos, esse táxon apresenta ampla distribuição geográfica e plasticidade ecológica (Bonvicino *et al.*, 2008; Patton *et al.*, 2015). No Brasil, o estudo da helmintofauna desses animais tem avançado, porém de forma heterogênea geograficamente. Enquanto biomas como a Mata Atlântica e o Pantanal concentram a maior parte dos esforços amostrais e dos estudos ecológicos sobre helmintos no Brasil (Maldonado Jr. *et al.*, 2006; Simões *et al.*, 2010; Simões *et al.*, 2011; Cardoso *et al.*, 2016; Benatti *et al.*, 2021), outras regiões, como a Caatinga e a Amazônia, permanecem com lacunas de conhecimento, muitas vezes restritas a registros taxonômicos pontuais e antigos (Gonçalves *et al.*, 2006; Simões *et al.*, 2017; Lima *et al.*, 2021; Costa *et al.*, 2022).

Os roedores da família Echimyidae, em especial os representantes do gênero *Thrichomys* (Trouessart, 1880), apresentam uma história sistemática peculiar, alta diversidade cariotípica e um histórico de especiação intimamente associado aos biomas brasileiros (Pessôa *et al.*, 2015). Durante grande parte do século XX, as populações desse equimídeo foram alocadas no gênero *Cercomys* (Cuvier, 1829) ou tratadas como uma única espécie amplamente distribuída. Revisões taxonômicas e filogenéticas demonstraram que as espécies deste gênero compõem um complexo com distribuições geográficas bem delimitadas. Destacam-se o *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903 associado ao Pantanal, o *Thrichomys apereoides* (Lund, 1839) ocorrendo predominantemente no Cerrado, e o *Thrichomys laurentius* (Thomas, 1904) com distribuição endêmica ao bioma Caatinga (Pessôa *et al.*, 2015; Abreu *et al.*, 2021). Do ponto de vista ecológico e parasitológico, o estudo destas populações tem revelado comunidades helmínticas que variam de acordo com as condições ambientais de cada bioma (Simões *et al.*, 2010). No Pantanal, por exemplo, sob a influência de um ambiente sazonalmente alagado que favorece a sobrevivência de estágios de vida livre, o *T. fosteri* abriga uma comunidade rica e complexa, com o registro de 12 espécies de helmintos (Simões *et al.*, 2010).

No semiárido, o representante exclusivo do gênero é o *T. laurentius* (Thomas, 1904) (Figura 1), conhecido popularmente como punaré, cujos hábitos escansoriais e terrestres estão associados a abrigos em afloramentos rochosos e lajedos (Bonvicino *et al.*, 2008). Este roedor possui grande relevância epidemiológica, sendo reconhecido como um importante reservatório silvestre do *Trypanosoma cruzi* Chagas, 1909, o agente etiológico da doença de Chagas,

participando ativamente da manutenção de ciclos de transmissão em ambientes naturais (Herrera *et al.*, 2005).

No que tange à sua helmintofauna específica, os estudos ainda são incipientes e sugerem que as condições hídricas da Caatinga atuam como um filtro ambiental. Levantamentos prévios conduzidos com o *T. laurentius* neste bioma registraram a presença do cestódeo *Raillietina* sp. Fuhrmann, 1920 e uma comunidade restrita de nematódeos. Contudo, a nomenclatura destas espécies exigiu atualizações à luz da sistemática moderna. Com base em revisões taxonômicas recentes, os tricostrongilídeos da família Heligmonellidae Skrjabin & Schikhobalova, 1952, anteriormente citados na literatura brasileira como *Heligmostrongylus tcheprakovae* e *Heligmostrongylus interrogans*, são hoje validamente reconhecidos como *Heligmostrongylus almeidai* (Durette-Desset & Tchérakoff, 1969) e *Paraheligmonella interrogans* (Lent & Freitas, 1938), respectivamente. O fluxo de parasitos entre roedores simpátricos na região também é evidenciado pela presença do nematódeo *Stilestrongylus freitasi* (Durette-Desset, 1968). Adicionalmente, a infecção pelo oxiurídeo *Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969, reforça a coevolução do parasitismo neste hospedeiro. O gênero *Helminthoxys* possui ampla distribuição neotropical associada a roedores caviomorfos, sendo a maior parte de suas espécies endêmica do Brasil e morfologicamente adaptada ao micro-habitat cecal dos hospedeiros (Rêgo, 1967; Simões *et al.*, 2017).

Figura 1 - *Thrichomys laurentius* Thomas, 1904.



Foto: Frederico Acaz Sonntag, 2026

O roedor *Necromys lasiurus* (Lund, 1840) (Figura 2), conhecido popularmente como rato-do-rabo-peludo, é um cricetídeo da subfamília Sigmodontinae com ampla distribuição na América do Sul, ocorrendo desde a costa atlântica até a bacia Amazônica, englobando também a Argentina, Peru, Paraguai e Bolívia (Patton *et al.*, 2015; Quintela *et al.*, 2020). No Brasil, é uma espécie típica de formações abertas do Cerrado, Caatinga e Pantanal, apresentando hábitos terrestres, generalistas e uma dieta ampla que inclui sementes, frutos e invertebrados (Bonvicino *et al.*, 2008). Devido à sua plasticidade ecológica, este roedor é capaz de colonizar áreas antropizadas e agrícolas. Estudos apontam que a espécie tem expandido sua distribuição, invadindo áreas desmatadas e de matriz aberta da Mata Atlântica (Pires *et al.*, 2006; Umetsu & Pardini, 2007). Do ponto de vista da saúde pública, o *N. lasiurus* possui enorme relevância epidemiológica, atuando como importante reservatório silvestre para Hantavírus, Arenavírus,

Leishmania sp. Ross, 1903, *T. cruzi* e *Schistosoma mansoni* Sambon, 1907 (Silva & Andrade, 1989; Limongi *et al.*, 2013; Oliveira *et al.*, 2014; Sabino-Santos *et al.*, 2016)

Figura 2 - *Necromys lasiurus* (Lunt, 1841)



Foto: Fábio Giordano, 2025.

No que tange à sua ecologia parasitária, o inventário ecológico atual contabiliza ao menos 13 espécies parasitando *N. lasiurus*, o que reflete seu papel como um importante dispersor de parasitos em áreas abertas (Costa *et al.*, 2019, Lucio *et al.*, 2021). Estudos conduzidos no Cerrado, na Caatinga e em matrizes de Mata Atlântica revelam uma alta riqueza parasitária dominada por nematódeos, incluindo táxons com ciclo de vida direto (monoxênicos), como *Syphacia alata* (Quentin, 1968), *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968 e *Trichuris navonae* Robles, 2011. Adicionalmente, refletindo a dieta onívora-insetívora do hospedeiro, destacam-se as espécies com ciclo indireto (heteroxênicas), a exemplo de *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Quentin, 1967), *Protospirura numidica criceticola* Quentin, Karimi & Almeida, 1968 e *Physaloptera* sp. (Grossmann, 2015; Costa *et al.*, 2019). Além disso, a comunidade helmíntica deste roedor também é composta por cestódeos, como *Rodentolepis akodontis* (Rêgo, 1967) e a forma larval *Cysticercus fasciolaris* (estágio metacestódeo de *Taenia taeniformis* Batsch, 1786) (Costa *et al.*, 2019), e pelo acantocéfalo *Moniliformis necromysi* Gomes, Costa, Gentile, Vilela & Mandonado, 2020, uma

espécie recentemente descoberta e descrita parasitando o intestino deste hospedeiro no bioma Cerrado (Gomes *et al.*, 2020).

Por fim, *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida & Bonvicino, 2005 (Figura 3), conhecido popularmente como rato-bico-de-lacre, é um cricetídeo da subfamília Sigmodontinae endêmico das matas de galeria e áreas de transição dos biomas Cerrado e Caatinga (Gonçalves *et al.*, 2005). Trata-se de uma espécie cuja distribuição geográfica e biologia vêm sendo atualizadas e ampliadas por levantamentos mastozoológicos recentes, com registros estabelecidos para diferentes estados do Nordeste e Centro-Oeste (Bezerra *et al.*, 2013; Gurgel-Filho *et al.*, 2015; Olímpio *et al.*, 2016; Abreu *et al.*, 2021). Do ponto de vista filogenético e morfológico, este roedor é considerado bastante similar à sua espécie irmã, o *Wiedomys pyrrhorhinos* (Wied-Neuwied, 1821) (Gonçalves *et al.*, 2005).

Figura 3 - *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida & Bonvicino, 2005.



Foto: Thomaz de Carvalho Callado, 2025

O conhecimento sobre a ecologia parasitária de *W. cerradensis*, contudo, consiste em uma lacuna. Enquanto o congênere *W. pyrrhorhinos* possui registros na Caatinga de infecção pelos nematódeos *Hassalstrongylus hoineffae* (Durette-Desset, 1969) Durette-Desset, 1971 e *Hassalstrongylus chabaudi* Diaw, 1976, até a realização do presente estudo não existia relato da helmintofauna de *W. cerradensis* na literatura científica mundial. A descrição da comunidade de helmintos parasitando esta espécie busca, portanto, fornecer dados iniciais para mitigar essa

carência de informações sobre a biodiversidade parasitária de pequenos mamíferos neotropicais.

Apesar das limitações globais na taxonomia de parasitos, no Brasil, a Mata Atlântica e o Pantanal historicamente concentraram a maior parte do esforço amostral, abrigando os estudos longitudinais mais representativos sobre ecologia de comunidades e caracterização morfológica (Maldonado Jr. *et al.*, 2006; Simões *et al.*, 2010; Simões *et al.*, 2011; Cardoso *et al.*, 2016; Boullosa *et al.*, 2020; Lucio *et al.*, 2021; Lucio *et al.*, 2025). Paralelamente, o Cerrado tem recebido atenção crescente nos últimos anos, com levantamentos importantes sobre a helmintofauna de roedores sigmodontíneos (Bonfim, 2013; Grossmann, 2015; São Luiz *et al.*, 2015; Costa *et al.*, 2017; Costa *et al.*, 2019; Gomes *et al.*, 2020).

Em contraste, a Caatinga permanece como uma lacuna no conhecimento parasitológico. Embora existam registros e *checklists*, de caráter meramente compilatório (Vicente *et al.*, 1997), o bioma carece de inventários sistemáticos que integrem técnicas modernas para a visualização de caracteres taxonômicos, como a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), para a caracterização ultraestrutural fina de seus parasitos (Andrade-Silva *et al.*, 2019; Lemes *et al.*, 2024). A maioria dos registros baseia-se existentes para a região baseia-se em microscopia de luz (Simões *et al.*, 2017; Gomes *et al.*, 2020).

Diante do avanço das alterações ambientais, descobrir e descrever a fauna helmintológica da Caatinga tornou-se uma corrida contra o tempo. Esse conhecimento basal é essencial não apenas para o registro e conservação da biodiversidade, mas também para embasar ações de vigilância sob a perspectiva da Uma Só Saúde. Isso se deve ao fato de que roedores silvestres, a exemplo de *N. lasiurus* e *Thrichomys* spp., atuam como importantes mantenedores de ciclos parasitários no ambiente silvestre (Simões *et al.*, 2017; Costa *et al.*, 2019), além de serem amplamente reconhecidos como reservatórios de patógenos com potencial zoonótico, como o hantavírus e o *T. cruzi* (Herrera *et al.*, 2005; Oliveira *et al.*, 2014).

A compreensão da biodiversidade parasitária vai além da caracterização taxonômica, exigindo análises robustas sobre como as infracomunidades e as comunidades componentes se estruturam nos hospedeiros (Holmes & Price, 1986; Bush *et al.*, 1997). Essa organização resulta de uma complexa interação entre fatores intrínsecos ao hospedeiro (como sexo, massa corporal e idade) e variáveis extrínsecas, condicionadas pelas características do habitat (Bush *et al.*, 1997; Poulin, 2007; Cardoso *et al.*, 2020).

Nesse contexto, o mosaico vegetacional da Caatinga oferece um cenário singular para testar hipóteses ecológicas. Enquanto biomas como o Pantanal e a Mata Atlântica já possuem estudos demonstrando como a heterogeneidade da paisagem afeta as comunidades de helmintos (Simões *et al.*, 2010; Simões *et al.*, 2011; Cardoso *et al.*, 2016), a influência da heterogeneidade interna do semiárido, como o contraste entre as formações abertas de áreas do Carrasco e os enclaves florestais da Mata Seca, permanece inexplorada.

A hipótese central que norteia esta investigação é a de que as diferenças fitofisionômicas e microclimáticas operam como fortes filtros ambientais na estruturação das comunidades de helmintos (Dallas & Presley, 2014; Cardoso *et al.*, 2020). Para preencher essas lacunas taxonômicas e biogeográficas, este trabalho propõe uma abordagem integrada estruturada em duas frentes principais. No escopo taxonômico, o estudo emprega a morfometria e a análise ultraestrutural por Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) para descrever a diversidade parasitária e registrar novas ocorrências, com enfoque na elucidação de morfologias dos oxiurídeos do gênero *Syphacia* associados aos cricetídeos *N. lasiurus* e *W. cerradensis*. Paralelamente, no escopo ecológico, o roedor caviomorfo *T. laurentius* é utilizado como modelo de estudo, dada a sua ocorrência em ambas as fitofisionomias investigadas. A partir das infracomunidades deste hospedeiro, avalia-se como os diferentes cenários podem modular a riqueza, a abundância e a composição das comunidades parasitárias.

CAPÍTULO I

HELMINTOFAUNA E PARÂMETROS DE INFECÇÃO DE HELMINTOS PARASITOS DE ROEDORES (CRICETIDAE E ECHIMYIDAE) EM FITOFISIONOMIAS DA CAATINGA

2. CAPÍTULO I - Helmintofauna e Parâmetros de Infecção de helmintos parasitos de roedores (Cricetidae e Echimyidae) em fitofisionomias da Caatinga

RESUMO

O presente estudo investigou a biodiversidade de helmintos parasitos associados a pequenos mamíferos silvestres na Caatinga, especificamente nos municípios de Croatá (Carrasco) e Meruoca (Mata Seca), no estado do Ceará. Foram examinados 39 espécimes de roedores das espécies *Thrichomys laurentius* (Echimyidae), *Necomys lasiurus* e *Wiedomys cerradensis* (Cricetidae). Através de uma abordagem de multimodal, integrando a morfometria clássica à Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), foram diagnosticados nove táxons parasitos: oito Nematoda e um Cestoda (*Raillietina* sp.). A comunidade de nematódeos foi composta por *Paraheligmomella interrogans*, *Heligmostrongylus almeidai*, *Stilestrongylus freitasi*, *Helminthoxys freitasi*, *Syphacia alata*, *Syphacia criceti*, *Pterygodermatites zygodontomis* e *Aspidodera raillieti*. O estudo fornece o primeiro registro formal da helmintofauna para *W. cerradensis*, com a identificação de *S. criceti*, e estabelece um novo registro de hospedeiro para *A. raillieti* parasitando *T. laurentius*, o que sugere a ocorrência de prováveis eventos de troca de hospedeiro (*host-switching*). A análise dos parâmetros ecológicos de infecção evidenciou um expressivo contraste entre as áreas, com a Mata Seca apresentando uma prevalência (91,67%) e intensidades substancialmente maiores para a espécie dominante *H. almeidai* em comparação ao Carrasco. Adicionalmente, o uso da MEV mostrou-se fundamental para a caracterização detalhada de estruturas cefálicas e caudais, viabilizando a diagnose segura de espécies morfologicamente próximas. Em suma, os resultados ampliam expressivamente a distribuição geográfica dos táxons reportados e preenchem importantes lacunas históricas sobre a variabilidade morfométrica de helmintos no semiárido brasileiro, fornecendo valiosos subsídios para a compreensão da ecologia e da evolução das interações parasito-hospedeiro nas fitofisionomias da Caatinga.

Palavras-chave: Semiárido; Microscopia Eletrônica de Varredura; Morfometria.

ABSTRACT

The present study investigated the biodiversity of parasitic helminths associated with wild small mammals in the Caatinga, specifically in the municipalities of Croatá (Carrasco) and Meruoca (Dry Forest), in the state of Ceará. A total of 39 rodent specimens of the species *Thrichomys laurentius* (Echimyidae), *Necomys lasiurus*, and *Wiedomys cerradensis* (Cricetidae) were examined. Through a multimodal approach, combining classical morphometry and Scanning Electron Microscopy (SEM), nine parasite taxa were diagnosed: eight Nematoda and one Cestoda (*Raillietina* sp.). The nematode community was composed of *Paraheligmomella interrogans*, *Heligmostrongylus almeidai*, *Stilestrongylus freitasi*, *Helminthoxys freitasi*, *Syphacia alata*, *Syphacia criceti*, *Pterygodermatites zygodontomis*, and *Aspidodera raillieti*. The study provides the first formal record of the helminth fauna for *W. cerradensis*, with the identification of *S. criceti*, and establishes a new host record for *A. raillieti* parasitizing *T. laurentius*, which suggests the occurrence of probable host-switching events. The analysis of the ecological infection parameters evidenced a striking contrast between the areas, with the Dry Forest presenting a substantially higher prevalence (91.67%) and intensities for the dominant species *H. almeidai* compared to the Carrasco. Additionally, the use of SEM proved to be fundamental for the detailed characterization of cephalic and caudal structures, enabling the reliable diagnosis of morphologically closely related species. In summary, the results expressively expand the geographic distribution of the reported taxa and fill important historical gaps regarding the morphometric variability of helminths in the Brazilian semiarid region, providing valuable insights into the understanding of the ecology and evolution of host-parasite interactions in the phytophysiognomies of the Caatinga.

Keywords: Semiarid; Scanning Electron Microscopy; Morphometry; *Syphacia criceti*.

2.1. Introdução

A Caatinga, único bioma exclusivamente brasileiro, cobre uma vasta área do território nacional e abriga uma biota singular, adaptada a condições de semiaridez e sazonalidade marcante. Apesar de sua relevância biológica e de ser considerada um *hotspot* de biodiversidade, a Caatinga permanece historicamente negligenciada em levantamentos parasitológicos quando comparada a biomas úmidos como a Amazônia e a Mata Atlântica (Simões *et al.*, 2017).

Embora a escassez de inventários na Caatinga represente um desafio biogeográfico, o principal entrave para a sistemática destes parasitos reside na limitação das descrições morfológicas clássicas disponíveis na literatura. Grande parte da helmintofauna de roedores neotropicais foi descrita nas décadas de 1930 a 1970, baseando-se exclusivamente em microscopia de luz (registros estes sumarizados em catálogos de caráter compilatório, como Vicente *et al.*, 1997 e Pinto *et al.*, 2011). No entanto, gêneros frequentes nestes hospedeiros, como *Syphacia* Seurat, 1916 e *Stilestrongylus* Freitas, Lent & Almeida, 1937, apresentam caracteres diagnósticos complexos, como o padrão de *synlophe* (sínlofe) e ornamentações cefálicas que são dificilmente visualizados com precisão sem o auxílio da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) (Durette-Desset, 1971; Andrade-Silva *et al.*, 2019). Consequentemente, a ausência de dados ultraestruturais e moleculares nos registros pretéritos pode ocultar uma diversidade críptica ou induzir a identificações equivocadas, o que sugere a necessidade de uma revisão taxonômica integrativa para a correta delimitação das espécies que ocorrem no semiárido (Gomes *et al.*, 2020)

Os roedores das famílias Echimyidae e Cricetidae desempenham papéis fundamentais na dinâmica ecológica da Caatinga, atuando como elos em cadeias tróficas e como hospedeiros para uma diversidade de helmintos. Entre os equimídeos, *Thrichomys laurentius* (Thomas, 1904) é um hospedeiro generalista amplamente distribuído, frequentemente associado a afloramentos rochosos. Entre os cricetídeos, *Necomys lasiurus* (Lund, 1840) é uma espécie dominante em áreas abertas e de vegetação arbustiva. Contudo, esse desafio de conhecimento é de extrema relevância em relação a roedores endêmicos como o cricetídeo *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida & Bonvicino, 2005, para o qual a literatura helmintológica é virtualmente inexistente, tornando sua investigação parasitológica uma alta prioridade sistemática (Bocchiglieri *et al.*, 2012).

Em relação à composição taxonômica conhecida para estes roedores, o filo Nematoda é o mais diverso, seguido pela classe Cestoda. Para o gênero *Thrichomys* Trouessart, 1880, levantamentos prévios realizados no Pantanal e na Caatinga de Pernambuco registraram comunidades dominadas por tricostrongilídeos da família Heligmonellidae e oxiurídeos do gênero *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937 (Simões *et al.*, 2010; 2017). Já para *N. lasiurus*, a fauna inclui espécies pertencentes aos gêneros *Syphacia* Seurat, 1916 e *Stilestrongylus* Freitas, Lent & Almeida, 1937, a exemplo de *Syphacia alata* Quentin, 1968 e *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968, ambas descritas originalmente a partir de espécimes coletados na Caatinga de Pernambuco (Durette-Desset, 1968; Quentin, 1968). A comunidade deste hospedeiro é composta, além disso, de espirurídeos e cestódeos das famílias Hymenolepididae e Davaineidae (Costa *et al.*, 2019). Em contraste, o conhecimento parasitológico sobre o gênero *Wiedomys* Hershkovitz, 1959 permanece uma icógnita.

A identificação precisa destes helmintos enfrenta desafios constantes, especialmente relacionados à plasticidade fenotípica. Em ambientes extremos como a Caatinga, pressões ecológicas e fatores intrínsecos aos hospedeiros podem induzir variações morfométricas intraespecíficas nos parasitos, sugerindo possíveis adaptações locais (Poulin, 2007; Andrade-Silva *et al.*, 2019), que podem ser erroneamente interpretadas como novas espécies se analisadas apenas pela morfometria tradicional sob microscopia de luz. Neste cenário, a Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) emerge como uma ferramenta indispensável, permitindo a visualização de microestruturas de superfície (como placas cefálicas e o padrão do sínlofe) que fornecem caracteres diagnósticos robustos para a distinção específica (Andrade-Silva *et al.*, 2019).

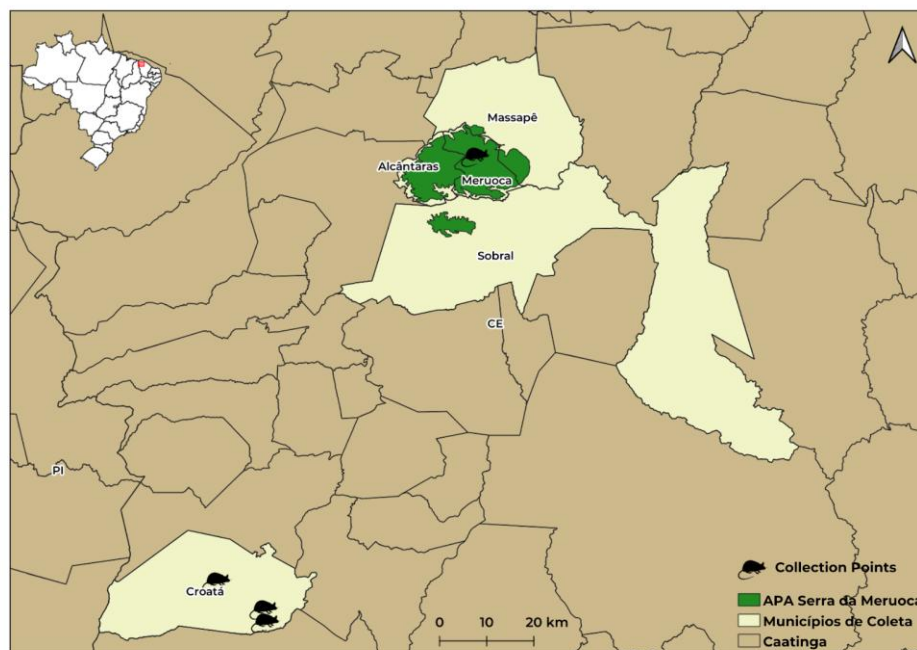
O objetivo do presente capítulo é caracterizar, através de uma abordagem combinada (morfologia clássica e MEV), a diversidade de helmintos parasitos em três espécies de roedores (*T. laurentius*, *Necromys lasiurus* e *W. cerradensis*) coletados nas fitofisionomias de Carrasco e Mata Seca. Esta investigação visa fornecer novos dados morfológicos e ultraestruturais, descrevendo pela primeira vez a helmintofauna de *W. cerradensis* e revisando sistematicamente táxons parasitos de roedores simpátricos, contribuindo, assim, para diminuir a escassez de conhecimento sobre a biodiversidade parasitária brasileira.

2.2. Material e Métodos

2.2.1. Área de Estudo e Coleta dos Hospedeiros

O estudo abrangeu duas áreas na Caatinga, no estado do Ceará, Brasil, representando as fitofisionomias contrastantes de Carrasco (Croatá, CE: 4°25'27.80"S, 40°51'36.12"W) e Mata Seca (Meruoca, CE: 3°33'41.49"S, 40°27'20.14"W) (Figura 4).

Figura 4 - Mapa da área de estudo no estado do Ceará, Nordeste do Brasil. O detalhe (*inset*) destaca a localização do estado no Brasil. O mapa principal apresenta os municípios de coleta (bege claro) e a Área de Proteção Ambiental (APA) Serra da Meruoca (verde). Silhuetas pretas de roedores indicam os locais específicos de captura de *Thrichomys laurentius* nas duas subunidades fitogeográficas contrastantes: Mata Seca (Meruoca) e Carrasco (município de Croatá).



Elaboração: Ana Julia Dias

2.2.2. Coleta e identificação dos roedores

Os trabalhos de campo para a captura dos pequenos mamíferos foram realizados em junho de 2016 na Mata Seca e outubro de 2024 no Carrasco, conduzidos pela equipe do Laboratório de Biologia e Parasitologia de Mamíferos Silvestres Reservatórios (IOC/Fiocruz). A amostragem ocorreu sistematicamente durante campanhas de cinco noites consecutivas, utilizando o mesmo protocolo de captura em ambas as fitofisionomias.

Para este fim, foram estabelecidos transectos lineares nas duas áreas de estudo, com o número de transectos ajustado para representar adequadamente a heterogeneidade da paisagem local. No total, foram realizados 300 armadilhas-noite no Carrasco (Croatá, CE) e 200 armadilhas-noite na Mata Seca (Meruoca, CE), fornecendo uma base padronizada para a comparação direta da prevalência e abundância de parasitos entre os dois ambientes.

Os roedores foram capturados utilizando armadilhas do tipo *live trap* Sherman® (Modelo XLK, 7,62 cm × 9,53 cm × 30,48 cm, Flórida, EUA) e Tomahawk® (Modelo 201, 45 x 16 x 16 cm). As armadilhas foram dispostas no solo e no sub-bosque ou amarradas a galhos de árvores, visando espécies arbóreas. A isca consistiu em uma mistura de pasta de amendoim, banana, aveia e bacon ou sardinha em óleo de soja, adequada para a captura de pequenos mamíferos com diversos hábitos alimentares (granívoros, frugívoros, carnívoros-insetívoros e onívoros). As capturas ocorreram ao longo de cinco noites consecutivas. As armadilhas eram inspecionadas todas as manhãs e a isca era repostada quando consumida ou a cada dois dias.

Os espécimes de roedores capturados foram transportados para um laboratório de campo onde os dados bionômicos foram registrados, incluindo sexo, massa corporal (peso), medidas externas e condição reprodutiva. O peso corporal foi utilizado como uma variável (*proxy*) para o tamanho corporal e o risco de exposição. Os roedores foram submetidos à taxidermia e os espécimes de testemunho (*vouchers*) foram depositados na Coleção Integrada de Mamíferos Silvestres e Reservatórios (COLMASTO), do LABPMR/IOC-Fiocruz, no Rio de Janeiro. Os espécimes foram identificados taxonomicamente com base em sua morfologia e cariótipos números diploides e fundamentais de cromossomos e, quando necessário, sequenciamento molecular.

Todos os animais capturados foram submetidos à eutanásia para coleta de amostras biológicas e recuperação de helmintos, seguindo as diretrizes da Sociedade Americana de Mastozoologia (*American Society of Mammalogists*) e as normas éticas brasileiras. Todos os procedimentos de eutanásia foram conduzidos em conformidade com as diretrizes da Resolução CFMV nº 1000, de 11 de maio de 2012. O sistema digestório (estômago, intestino delgado e intestino grosso) foi removido e armazenado separadamente em tubos Falcon de 50 mL preservados em etanol 70% para posterior análise de helmintos em laboratório. Outros tecidos foram coletados para projetos associados, como o diagnóstico de agentes zoonóticos.

Todos os procedimentos de campo seguiram os padrões de captura, manejo e cuidados aprovados pela Comissão de Ética no Uso de Animais (CEUA) da Fundação Oswaldo Cruz

(CEUA N° LW-39/14 e L-018/2022) e autorizados pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio / SISBIO) (Licença N°13373-1). Técnicas de biossegurança e equipamentos de proteção individual (EPIs) foram utilizados durante todos os procedimentos envolvendo o manejo animal e a amostragem biológica (Lemos & D'Andrea, 2014). Espécimes eutanasiados foram preservados por taxidermia e depositados como espécimes de testemunho na coleção de mamíferos do LABPMR/IOC-Fiocruz.

2.2.3. Análise morfológica

A identificação taxonômica dos helmintos recuperados seguiu uma abordagem multimodal, combinando técnicas clássicas de microscopia de luz com documentação digital de alta resolução e análise ultraestrutural via Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). O processamento dos espécimes obedeceu às características de cada grupo taxonômico, seguindo os protocolos de Amato *et al.* (1991). Os nematoides, previamente conservados em álcool 70%, foram clarificados em lactofenol de Amann ou glicerina a 50% por um período mínimo de 24 horas e examinados em lâminas temporárias. Já os cestódeos foram corados regressivamente com Carmim Clorídrico de Langeron ou Hematoxilina de Delafield, diferenciados em álcool ácido, desidratados em série alcoólica ascendente, clarificados em eugenol ou salicilato de metila e montados permanentemente em lâminas com Bálsamo do Canadá ou Entelan®.

A análise morfológica detalhada e a obtenção das medidas foram conduzidas em microscópio de luz Olympus BX53 equipado com sistema de contraste de interferência diferencial (DIC) e acoplado a uma câmera digital de alta resolução Zeiss Axio Cam HRC. Todas as medidas de estruturas diagnósticas foram obtidas digitalmente através do software de análise de imagem Axio Vision Rel. (versão 4.7 ou 4.8), com valores expressos em micrômetros, exceto quando indicado o contrário.

Para a visualização de ultraestruturas de superfície, como papilas cefálicas e anfídeos, espécimes selecionados de cada grupo foram submetidos à análise por MEV. Para a análise por microscopia eletrônica de varredura (MEV), os nematoides foram desidratados em etanol graduado (30–100%) por 2 horas em cada etapa e submetidos à secagem de ponto crítico com CO₂ (CPD 030, Balzers, Suíça). As amostras foram montadas em *stubs* de alumínio, revestidas com uma camada de ouro de 20 nm e examinadas usando um microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 6390LV (operando a 15 kV) (JEOL, Akishima, Tóquio, Japão) na Plataforma de Microscopia Eletrônica Rudolf Barth do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro.

A identificação em nível específico baseou-se na comparação com chaves taxonômicas e descrições disponíveis na literatura especializada, incluindo Yamaguti (1961), Vicente *et al.* (1997) e Pinto *et al.* (2011) para nematódeos de mamíferos brasileiros, Anderson *et al.* (2009) para chaves gerais de nematoides e Khalil *et al.* (1994) para cestódeos. Para garantir a rastreabilidade e possibilitar futuras revisões taxonômicas, espécimes representativos (vouchers) de cada espécie foram depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz (CHIOC), Rio de Janeiro.

2.2.4. Análise de Dados e Índices Parasitológicos

Para a caracterização da comunidade de helmintos, foram calculados os descritores ecológicos de prevalência (P), intensidade média (IM) e abundância média (AM) para cada espécie de parasito, seguindo as definições propostas por Bush *et al.* (1997). A prevalência foi definida como a proporção de hospedeiros infectados em relação ao número total de hospedeiros examinados. A intensidade média foi calculada como o número total de parasitos de uma determinada espécie dividido pelo número de hospedeiros infectados por ela. A abundância média foi considerada como o número total de indivíduos de uma espécie de helminto dividido pelo número total de hospedeiros examinados (infectados e não infectados).

2.3. Resultados

Um total de 39 roedores pertencentes a três espécies (27 *T. laurentius*, nove *N. lasiurus* e três *W. cerradensis*) foi examinado. A triagem parasitológica resultou na recuperação de helmintos em todas as espécies de hospedeiros avaliadas, observando-se que os parâmetros de infecção variaram de acordo com o ambiente amostrado e a espécie hospedeira, conforme detalhado a seguir.

2.3.1. Taxonomia e Morfologia

A avaliação morfológica e ultraestrutural possibilitou a identificação de nove táxons de helmintos, compreendendo oito nematoides e um cestódeo. Os dados morfométricos detalhados das estruturas diagnósticas dos espécimes recuperados, bem como a comparação com as descrições originais e redescrições de referência, encontram-se sumarizados nas Tabelas 1 a 3. Detalhes da taxonomia e registros de hospedeiros são apresentados abaixo.

Família Heligmonellidae Skrjabin & Schikhobalova, 1952 (Figura 5A)

Subfamília Nippostrongylineae Durette-Desset, 1971

Gênero *Stilestrongylus* Freitas, Lent & Almeida, 1937

***Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968**

Sumário Taxonômico

Hospedeiros: *Necromys lasiurus* (Cricetidae) e *Thrichomys laurentius* (Echimyidae).

Localidade: Carrasco (Croata), Ceará, Brasil.

Sítio de infecção: Intestino delgado.

Descrição Morfológica Geral: Parasitos de pequeno porte, com corpo enrolado em espiral (geralmente sinistrógira) ao longo da linha ventral. Apresentam uma vesícula cefálica distinta e bem desenvolvida na extremidade anterior, exibindo estriações transversais; esta vesícula mostra-se frequentemente mais dilatada na face dorsal do que na ventral. Poro excretor e

deirídeos situados na região distal do esôfago, o qual possui formato claviforme. Sínlofe: O corpo é percorrido longitudinalmente por cristas cuticulares contínuas. Na região mediana, observa-se um número elevado de cristas (característica do gênero, que possui >24 cristas), variando tipicamente entre 24 a 27 cristas nos machos e cerca de 33 cristas nas fêmeas. As cristas apresentam-se de tamanho subigual e distribuem-se ao longo do eixo corporal, apresentando eixo de orientação inclinado do quadrante ventro-direito para o dorso-esquerdo, padrão típico da subfamília Nippostrongylinae.

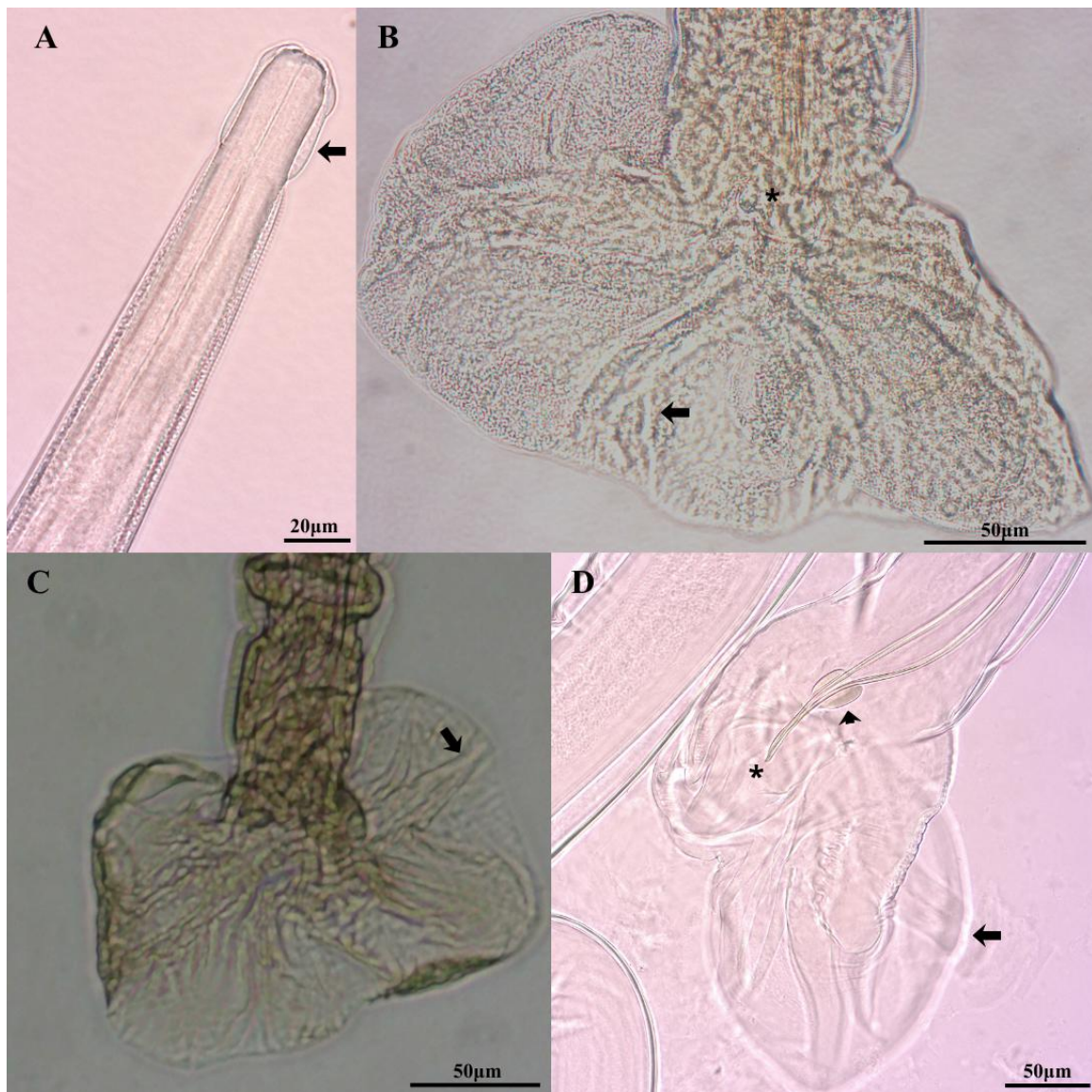
Machos (Figura 5B): A característica mais evidente é a bolsa copuladora assimétrica, com o lobo lateral esquerdo mais desenvolvido que o direito. Apresentam um cone genital hipertrofiado (estrutura complexa e esclerotizada que envolve a cloaca), medindo cerca de 30 µm de comprimento e visível entre os lobos da bolsa. A disposição dos raios da bolsa copuladora segue o padrão 2-2-1. Os raios ventrais (2 e 3) possuem um curto tronco comum, mantendo-se contíguos até a borda da bolsa; os raios laterais (4, 5 e 6) divergem, sendo que o raio lateral posterior (6) é curto e fino, divergindo do tronco comum. O raio externo-dorsal (8) apresenta inserção assimétrica no tronco dorsal, aspecto diagnóstico fundamental que auxilia na distinção deste táxon em relação ao gênero *Hassalstrongylus*. O lobo direito é menor, com raios proporcionalmente mais curtos. Os espículos são longos, finos e subiguais, representando cerca de 15% do comprimento total do corpo, São envolvidos por uma bainha (membrana) e terminam em pontas simples e afiladas. Gubernáculo presente, exibindo formato quadrangular e robusto, porém de pequenas dimensões.

Fêmeas: Corpo terminando em uma cauda cônica e curta, com extremidade ponta aguda, exibindo uma dilatação cuticular na região posterior. A vulva localiza-se na região posterior, muito próxima ao ânus (subterminal). O sistema reprodutor é monodelfo (apenas um útero funcional). O ovejetor é bem desenvolvido e musculoso, encontrando-se regionalizado em *vagina vera*, vestibulo, esfíncter e infundíbulo. Os ovos possuem casca fina e encontram-se não embrionados ou em estágio inicial de clivagem no momento da postura.

Comentários Taxonômicos: Os dados morfológicos e morfométricos obtidos no presente estudo corroboram as descrições de referência para *S. freitasi*. A espécie pode ser prontamente diagnosticada pela assimetria marcante da bolsa copuladora, pelo cone genital hipertrofiado e

pelo comprimento dos espículos em relação ao corpo. Cabe destacar que, no âmbito da sistemática do grupo, reconstruções filogenéticas moleculares mais recentes para a subfamília Nippostrongylinae (Jiménez *et al.*, 2025) reafirmam a validade e o posicionamento do gênero *Stilestrongylus* dentro da família Heligmonellidae, alocando-o em um clado filogeneticamente próximo aos gêneros *Malvinema* Digiani, Sutton & Durette-Desset, 2003 e *Hassalstrongylus sensu stricto* Durette-Desset, 1971, corroborando o status taxonômico aqui adotado.

Figura 5 - Fotomicrografias de parasitos da família Helignomelidae. A: Região anterior de Helignomelidae com dilatação cefálica (Seta). B: Macho de *Paraheligionella interrogans*, região posterior com raios laterais simétricos (Seta) e cone genital (asterisco). C: Macho de *Heligmostrongylus almeidai*, região posterior com raios laterais simétricos (Seta). D: Macho de *Stilestrongylus freitasi*, com bolsa copuladora assimétrica (Seta), gubernáculo (Cabeça de seta) e cone genital desenvolvido (asterisco).



Gênero *Heligmostrongylus* Travassos, 1917

***Heligmostrongylus almeidai* (Durette-desset & Tchérakoff, 1969)**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Thrichomys laurentius* (Echimyidae).**

***Localidade:* Mata Seca (Meruoca) e Carrasco (Croatá), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Intestino delgado.**

Descrição Morfológica Geral: Parasitos com corpo robusto e enrolado em espiral ao longo da linha ventral, apresentando dimensões corporais ligeiramente superiores às de *P. interrogans*. A extremidade anterior possui uma vesícula cefálica proeminente e bem desenvolvida, com estriações transversais. O padrão do sínlofe é constituído por cristas cuticulares longitudinais contínuas; observa-se uma assimetria no tamanho das cristas, com a crista lateral esquerda hipertrofiada, característica morfológica presente em membros da subfamília Pudicinae (Figuras 6C e 6D). O esôfago é claviforme, e o poro excretor situa-se posteriormente ao anel nervoso.

Machos: A bolsa copuladora é do tipo subsimétrica a levemente assimétrica, com o lobo esquerdo tendendo a ser maior (Figura 5C). A distribuição dos raios da bolsa copuladora segue o padrão 2-2-1 típico do gênero: o raio ventro-ventral (2) e o látero-ventral (3) emergem de um tronco comum e divergem distalmente, sendo dirigidos anteriormente. O raio externo-lateral (4) é mais curto que os demais laterais, porém bem desenvolvido e divergente do raio médio-lateral (5). Os raios médio-lateral (5) e póstero-lateral (6) são longos e alcançam a margem da bolsa, com as extremidades dos raios 6 posicionando-se próximas às extremidades dos raios 8. O raio dorsal é longo e bifurca-se na metade do seu comprimento, subdividindo-se em ramos externos (raios 9) diminutos e ramos internos (raios 10) mais longos; os raios externo-dorsais (8) nascem na base do tronco dorsal, sendo longos, sinuosos e mais curtos que o raio dorsal principal (Figura 6A). A característica morfológica distintiva desta espécie é o comprimento dos espículos, que são longos e filiformes (representando cerca de 18% do comprimento total do corpo), terminando em pontas agudas unidas. Esta característica facilita a distinção dos

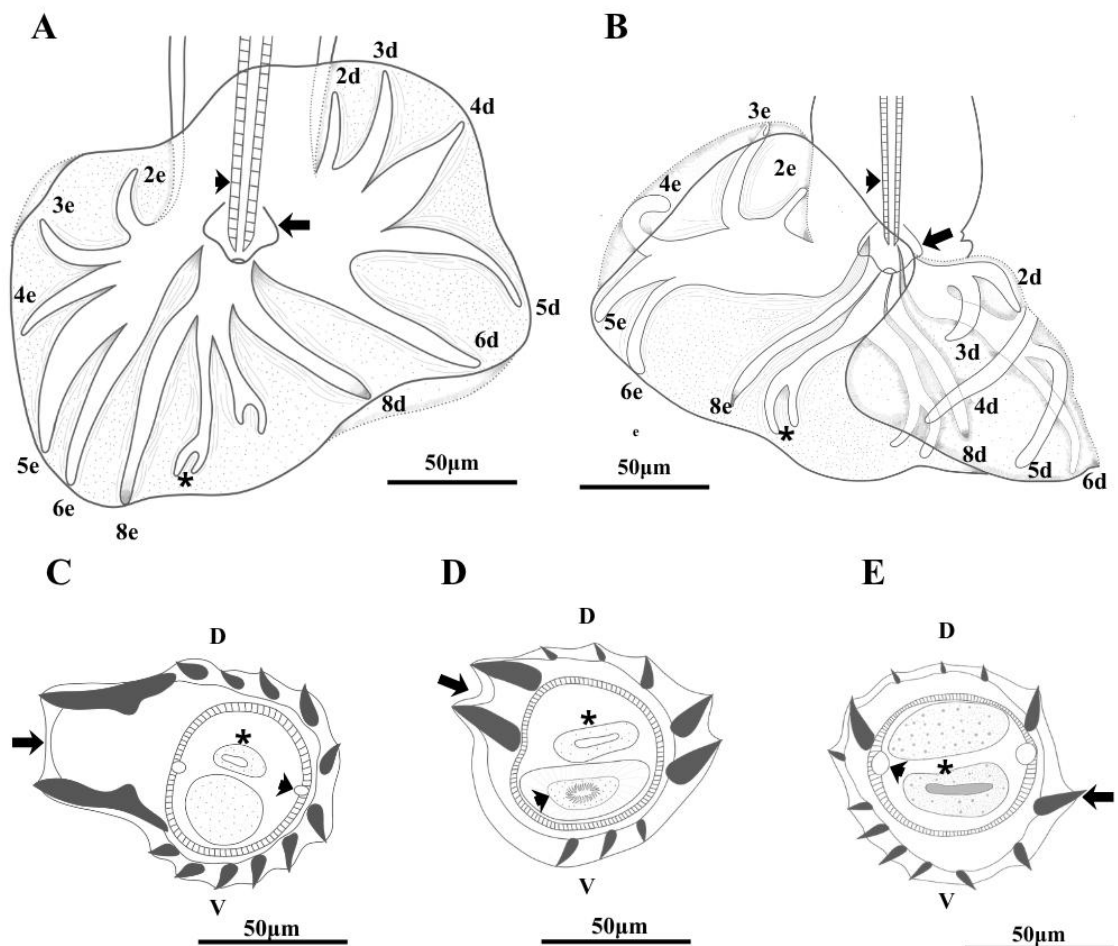
machos de *P. interrogans*, que possuem espículos mais curtos. O gubernáculo é pouco esclerotizado e de visualização difícil.

Fêmeas: Corpo robusto, terminando em uma extremidade posterior morfologicamente distinta da espécie simpátrica. A cauda é curta, apresentando um formato arredondado, muitas vezes com a cutícula invaginada. A vulva localiza-se na região subterminal, muito próxima ao ânus e à extremidade posterior. O sistema reprodutor é monodelfo (prodelfo), apresentando um ovejetor bem desenvolvido e regionalizado, subdividido em sentido distal-proximal em: uma curta *vagina vera*, vestíbulo, esfíncter anular e infundíbulo. Ovos elipsoidais de casca fina encontram-se presentes no útero, caracteristicamente no estágio de mórula ou clivagem inicial no momento da postura.

Comentários Taxonômicos: Os espécimes aqui analisados corroboram as descrições morfológicas e morfométricas de referência para *H. almeidai*. A trajetória nomenclatural deste táxon é historicamente complexa e reflete as sucessivas revisões da família Heligmonellidae. A espécie foi originalmente descrita sob o nome *Squamostrongylus almeidai* por Durette-Desset & Tchérakoff (1969) a partir de espécimes de *Thrichomys*. Posteriormente, Durette-Desset (1971) sinonimizou os gêneros *Squamostrongylus* e *Fuellebornema* ao gênero *Heligmostrongylus*, o que gerou uma homonímia secundária com a espécie *F. almeidai* Travassos, 1937, um parasito de roedores Dasypodidae. Para solucionar esse conflito nomenclatural, a autora propôs o nome de substituição *H. tchepakovae* para os espécimes parasitos de equídeos. Contudo, Cassone & Durette-Desset (1991) revalidaram o gênero *Fuellebornema*, desfazendo a homonímia. Esse ato permitiu que R'Kha & Durette-Desset (1991) revalidassem o epíteto específico original, restabelecendo formalmente a combinação *H. almeidai*. A monografia mais recente e abrangente do grupo (Durette-Desset *et al.*, 2017) corrobora a validade deste status taxonômico, justificando a adoção de *H. almeidai* no presente estudo em detrimento de *H. tchepakovae*.

Figura 6 - Ilustrações das regiões posteriores e cortes transversais de *Heligmostrongylus almeidai* e *Paraheligmonella interrogans*: A: Região posterior de macho de *H. almeidai*, evidenciando a bolsa copuladora com os raios dorsais, laterais e ventrais. Espículo mais robusto (cabeça de seta), cone genital (seta) e bifurcação do raio dorsal no terço posterior (asterisco).

B: Região posterior de macho de *P. interrogans*, evidenciando a bolsa copuladora com os raios dorsais. Laterais e ventrais. Espículo menos robusto (cabeça de seta), presença de cone genital (seta) e bifurcação do raio dorsal mais próxima do terço médio (asterisco). C: Corte transversal da região média de fêmea de *H. almeidai*, evidenciando crista lateral esquerda hipertrofiada (seta), cordão nervoso (cabeça de seta) e intestino (asterisco). D: Corte transversal da região posterior de fêmea de *H. almeidai*, evidenciando crista lateral esquerda hipertrofiada (seta), vestibulo (cabeça de seta) e intestino (asterisco). E: Corte transversal da região média de fêmea de *P. interrogans* com cristas laterais desenvolvidas, mas sem formar carena (seta), cordão nervoso (cabeça de seta) e intestino (asterisco).



Legenda: D – Dorsal; V – Ventral.

Subfamília Heligmonellinae Skrjabin & Schikhobalova, 1952

Gênero *Paraheligmonella* Durette-Desset, 1971

***Paraheligmonella interrogans* (Lent & Freitas, 1938)**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Thrichomys laurentius* (Echimyidae).**

***Localidade:* Mata Seca (Meruoca), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Intestino delgado.**

Descrição Morfológica Geral: Nematoides de pequeno porte, enrolados em espiral ao longo da linha ventral. Apresentam vesícula cefálica distinta na extremidade anterior, exibindo estriações transversais. O padrão do sínlofe caracteriza-se pela presença de cristas cuticulares longitudinais contínuas, sendo as cristas laterais (direita e esquerda) bem desenvolvidas em relação às demais, um padrão típico da subfamília Helignomelinae (Figura 6E). O esôfago é claviforme, com anel nervoso situado na sua metade anterior.

Machos: A bolsa copuladora é ampla, do tipo simétrica a subsimétrica, com lobo dorsal pouco diferenciado (Figura 5D): A distribuição dos raios da bolsa copuladora segue o padrão típico do gênero (tipo 2-3): O raio ventro-ventral (2) e o raio latero-ventral (3) nascem de um tronco comum, são bem separados entre si e dirigidos anteriormente. Os raios laterais (4, 5 e 6) compartilham um tronco comum e formam um tridente, sendo o raio externo-lateral (4) mais curto que o médio-lateral (5). Estes raios são muito divergentes distalmente e alcançam a margem da bolsa. O raio dorsal (10) é longo e bifurca-se em sua base, dando origem a um pequeno ramo lateral (9) (Figura 6B). Os espículos são subiguais, longos, finos e terminam em pontas agudas e simples representando aproximadamente 10% do comprimento total do corpo. O gubernáculo está ausente, observando-se, no entanto, um cone genital proeminente e apresentando uma estrutura complexa.

Fêmeas: A extremidade posterior é cônica e termina em uma ponta aguda (cauda afilada), característica que a diferencia da espécie congênere simpátrica *H. almeidai*. A vulva situa-se próxima ao ânus, na região posterior do corpo, ladeada por alas vulvares (ou perivulvares). O

ânus localiza-se próximo à ponta da cauda. O sistema reprodutor é monodelfo. Os ovos são elipsoidais e de casca fina, encontrando-se não embrionados ou em estágio de mórula no momento da postura.

Comentários Taxonômicos: A espécie foi originalmente descrita sob o nome *Heligmodendrium interrogans* por Lent & Freitas (1938) a partir de roedores do gênero *Thrichomys*. Posteriormente, Durette-Desset (1971) erigiu o gênero *Paraheligionella*, designando *P. interrogans* como sua espécie-tipo. Cabe destacar um avanço na sistemática do grupo: a revisão da família Heligionellidae conduzida por Durette-Desset *et al.* (2017) promoveu a divisão do gênero *Paraheligionella* original em três gêneros distintos (*Paraheligionella sensu stricto*, *Mikenema* e *Viguerastongylus*). Esta reclassificação foi baseada no refinamento das características da sínlofe, como a homologia morfológica da crista lateral esquerda e o padrão de continuidade das cristas. Com essa atualização, o táxon *Paraheligionella sensu stricto* passou a ser monoespecífico, abrigando exclusivamente *P. interrogans*. Em casos de coinfeção no hospedeiro simpátrico *T. laurentius*, esta espécie é prontamente distinguível de *Heligmostrongylus almeidai* pelo padrão bursal do tipo 2-3 (em oposição ao 2-2-1), pela ausência de gubernáculo, pelos espículos mais curtos e pela presença de alas vulvares conspícuas nas fêmeas.

Família Oxyuridae Cobbold, 1864

Gênero *Syphacia* Seurat, 1916

***Syphacia alata* Quentin, 1968**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Necromys lasiurus* (Cricetidae).**

***Localidade:* Carrasco (Croata), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Ceco.**

Descrição Morfológica e Ultraestrutural Geral: Nematoides de corpo cilíndrico e coloração esbranquiçada (Figura 7A), apresentando dimorfismo sexual com fêmeas maiores que os

machos. A cutícula possui estriações transversais finas. A identificação específica foi corroborada pela análise detalhada da extremidade anterior via MEV.

Extremidade Cefálica (Fêmea): A microscopia eletrônica evidenciou uma placa cefálica distintamente ovalada, alongada no eixo lateral (Figura 8A). Esta característica contrasta com a placa circular observada em *S. criceti*. As papilas cefálicas submedianas encontram-se agrupadas nas extremidades laterais da placa, aparentando compressão lateral em virtude do pelo alongamento da estrutura. A abertura oral é triangular, delimitada por três lábios. Uma característica exclusiva desta espécie, visível em microscopia de luz e detalhada em MEV, é a presença de asas cervicais largas e bem desenvolvidas. Estas estruturas iniciam-se imediatamente após a vesícula cefálica e estendem-se posteriormente. Diferentemente de *S. criceti*, não foram observados deirídeos (papilas cervicais) na região lateral, sendo a ausência destas estruturas combinada com a presença de asas cervicais o principal critério para a diagnose diferencial. A vulva localiza-se na região anterior do corpo, posterior ao bulbo esofágico, podendo apresentar lábios levemente elevados. Os ovos são assimétricos (plano-convexos) e operculados. A cauda é longa e afilada.

Comentários Taxonômicos: Embora espécimes machos não tenham sido recuperados no presente estudo, a identificação taxonômica ao nível específico foi assegurada com base na morfologia detalhada das estruturas cefálicas das fêmeas. Na biologia e dinâmica populacional dos oxiurídeos do gênero *Syphacia*, o encontro exclusivo de fêmeas nas infrapopulações é um fenômeno biológico documentado, uma vez que os machos possuem um tempo de vida efêmero, sendo tipicamente expelidos do trato intestinal do hospedeiro logo após a cópula. Para contornar essa característica, a taxonomia do grupo baseia-se na arquitetura cefálica e cuticular feminina, que é diagnóstica (Quentin, 1971; Robles & Navone, 2010).

A identificação correta de espécies de *Syphacia* é historicamente desafiadora devido à conservação morfológica geral e à sobreposição de caracteres morfométricos entre espécies congêneres (Robles & Navone, 2010; Fonseca *et al.*, 2023). Neste contexto, a aplicação da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foi determinante para resolver a taxonomia. As imagens de ultraestrutura revelaram que as fêmeas recuperadas de *N. lasiurus* podem ser identificadas como *S. alata* pela morfologia da placa cefálica ovalada (alongada lateralmente), pela presença de asas cervicais proeminentes e pela ausência de deirídeos, características que a

separam perfeitamente da espécie simpátrica *S. criceti*. Os espécimes aqui analisados concordam com a descrição original de Quentin (1968), atestando a especificidade deste nematódeo com o seu hospedeiro-tipo no semiárido nordestino.

Figura 7 - Oxiurídeos sob microscopia óptica. **A:** Região anterior de fêmea de *Syphacia alata*, onde observa-se a asa cervical desenvolvida (Seta). **B:** Região anterior de fêmea de *S. criceti*, com a presença de afídeos (Seta), lábios desenvolvidos (Cabeça de seta) e esôfago oxiuriforme (Asterísco). **C:** Região anterior de fêmea de *Helminthoxys freitasi*, com asa cervical pouco desenvolvida (Seta), lábios diminutos (cabeça de seta) e esôfago oxiuriforme (Asterísco). **D:** Mamelões em macho de *H. freitasi* (Seta). **E:** Útero com ovos (Seta) de fêmea de *S. criceti*. **F:** Macho de *H. freitasi*, região posterior com enfoque no espículo (Cabeça de seta), gubernáculo (Seta) e apêndice (Asterísco).

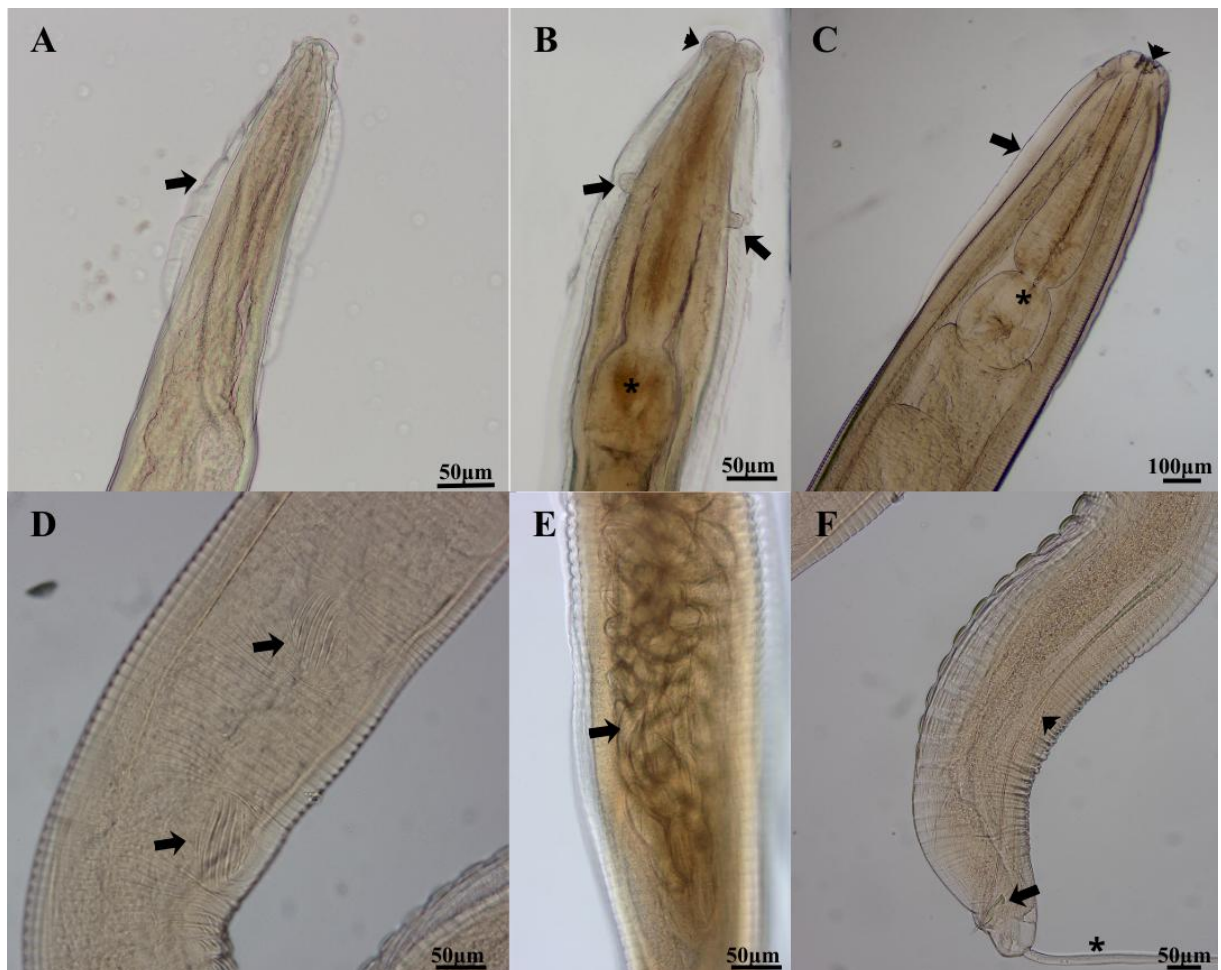
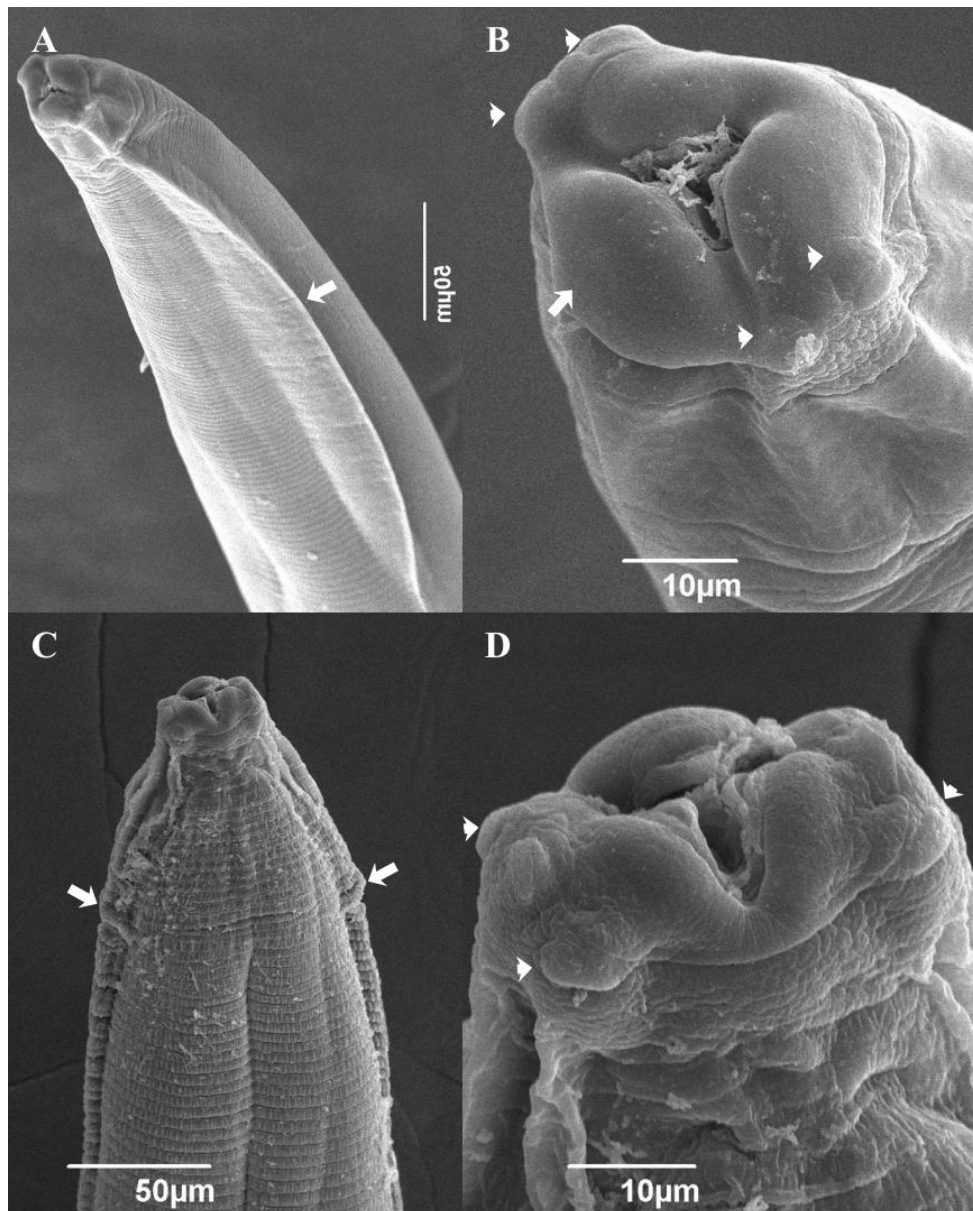


Figura 8 - Microscopia Eletrônica de Varredura de fêmeas do gênero *Syphacia*. **A**: Região anterior de *S. alata*, revelando asa cervical desenvolvida (Seta). **B**: Enfoque na cápsula bucal de *S. alata*, com a presença de suas papilas cervicais em cada lábio (Cabeça de seta) e labio ventral menor (Seta). **C**: Região anterior de *S. criceti*, com deirídeos proeminentes (Seta) e dilatação cuticular (Asterísco). **D**: Enfoque na cápsula bucal de *S. criceti*, com 2 papilas em cada lábio (Cabeça de seta).



***Syphacia criceti* (Vaz & Pereira, 1934) Quentin, 1969**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Wiedomys cerradensis* (Cricetidae) – Novo registro de hospedeiro.**

***Localidade:* Carrasco (Croatá), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Ceco / Intestino grosso.**

Descrição Morfológica e Ultraestrutural Geral (Fêmeas): Nematoides de corpo cilíndrico e afilado nas extremidades. A cutícula apresenta estriações transversais evidentes ao longo do corpo (Figura 7B). Embora machos não tenham sido recuperados, a identificação específica foi confirmada pela morfologia detalhada das fêmeas, que difere consistentemente das outras espécies do gênero encontradas na região.

Extremidade Cefálica: Este estudo fornece a primeira caracterização detalhada da ultraestrutura de superfície para esta espécie. A microscopia eletrônica revelou uma placa cefálica circular arredondada (Figura 8C), contrastando marcadamente com a placa ovalada (alongada lateralmente) observada em *S. alata*. A abertura oral é delimitada por três lábios, sendo o lábio dorsal ligeiramente menor do que os dois lábios latero-ventrais (Figura 8D). Anfídeos distintos estão localizados lateralmente na placa cefálica.

Diferentemente de *S. alata* (onde são ausentes), *S. criceti* apresenta deirídeos conspicuos e proeminentes. Ao MEV, estas estruturas foram observadas projetando-se lateralmente na região cervical, situadas aproximadamente ao nível do anel nervoso. A análise ultraestrutural confirmou a ausência de asas cervicais, uma característica fundamental para separar esta espécie de *S. alata* e *Syphacia carlitosi* Robles & Navone, 2007. Observou-se apenas uma crista cuticular lateral distinta que se estende posteriormente, mas que não constitui uma verdadeira asa lateral. A vulva localiza-se na região anterior do corpo (posição pós-esofagiana). Ovos alongados, assimétricos (plano-convexos) e operculados (Figura 7E). A cauda é longa e afilada.

Comentários Taxonômicos: Os espécimes recuperados de *Wiedomys cerradensis* concordam com a redescrição de referência fornecida por Quentin (1969) para *Syphacia criceti*. Do ponto

de vista nomenclatural, a espécie foi originalmente descrita sob o sinônimo *Heteroxynema muris* por Vaz & Pereira (1934) e, posteriormente, realocada no subgênero nominal e redescrita por Quentin (1969) a partir de roedores do Nordeste brasileiro. Destacamos que o presente achado constitui o primeiro registro de um helminto para o roedor endêmico *W. cerradensis*, consistindo em um novo registro de hospedeiro, além de fornecer a primeira caracterização ultraestrutural para *S. criceti*.

Acreditamos que o uso da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foi uma ferramenta fundamental para a nossa diagnose, pois nos permitiu visualizar com clareza a placa cefálica circular e os deirídeos proeminentes, além de confirmar a ausência de asas cervicais. Sugerimos que esse conjunto de microestruturas seja relevante para separar esta espécie de táxons neotropicais morfologicamente semelhantes, como *Syphacia. venteli* Travassos, 1937 e *S. carlitosi*, bem como da espécie simpátrica *S. alata*. Por fim, cabe ressaltar que, embora *S. criceti* já tenha sido relatada parasitando *Necromys* na literatura (Grossmann, 2015), observamos uma separação estrita no presente estudo. O fato de *S. criceti* ter ocorrido apenas em *Wiedomys*, enquanto *S. alata* restringiu-se a *Necromys* numa mesma localidade de simpatria (Carrasco), pode sugerir uma segregação ecológica local. Contudo, devido ao tamanho amostral restrito para estes hospedeiros nesta subunidade fitogeográfica, essa aparente especificidade deve ser interpretada com cautela. Não se pode descartar a hipótese de que um maior esforço amostral venha a revelar o compartilhamento dessas espécies de *Syphacia* entre os roedores simpátricos da área.

Gênero *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937

***Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro: Thrichomys laurentius* (Echimyidae).**

Localidade: Carrasco (Croatá), Ceará, Brasil.

Sítio de infecção: Ceco e Intestino grosso.

Descrição Morfológica Geral: Nematoides de corpo robusto, coloração branca e cutícula com estriações transversais evidentes. A extremidade anterior apresenta uma abertura bucal triangular delimitada por três pseudolábios proeminentes (um ventral e dois dorsolaterais), intercalados por três dentes esofagianos cônicos, cada um contendo papilas labiais (Figura 7C). Observa-se a presença de asas cervicais bem desenvolvidas que se iniciam logo após a vesícula cefálica e se estendem posteriormente como asas laterais até a região pré-cloacal. O esôfago é do tipo oxiuriforme, com um bulbo posterior esférico provido de aparelho valvular. O poro excretor situa-se posterior ao bulbo esofágiano.

Machos: A região posterior do corpo é fortemente curvada ventralmente. A característica diagnóstica mais marcante do gênero e da espécie é a presença de uma área rugosa ventral complexa, composta por dois mamelões cuticulares (cristas ornamentadas) situados na região pré-cloacal (Figura 7D). O mamelão posterior situa-se mais próximo à cloaca, enquanto o anterior localiza-se mais distante, separados por uma região de cutícula estriada. Posteriormente ao segundo mamelão, observa-se a continuidade da ornamentação ventral em forma de pequenas cristas longitudinais. A superfície destes mamelões apresenta estrias longitudinais profundas e rugosas. A cauda sustenta uma pequena asa caudal suportada por papilas desenvolvidas. Observam-se geralmente três pares de papilas sésseis ad-cloacais e um par pedunculado posterior, flanqueando a base do filamento caudal. Aparelho Reprodutor (Figura 7F): Possuem um único espículo, longo, afilado e bem esclerotizado. O gubernáculo está presente, apresentando um gancho acessório característico na base da abertura cloacal em forma de "V" ou torcido lateralmente.

Fêmeas: Corpo retilíneo e significativamente maior que o dos machos. A cauda é extremamente longa, afilada e pontiaguda (filiforme), correspondendo a uma grande proporção do comprimento total do corpo. A vulva localiza-se na metade anterior do corpo, posterior ao fim do esôfago. Os ovos são assimétricos (plano-convexos), e não operculados encontrando-se não embrionados no momento da postura.

Comentários Taxonômicos: Os espécimes de *H. freitasi* recuperados no presente estudo apresentam características morfológicas e morfométricas, sob microscopia de luz, consistentes com a descrição original de Quentin (1969), estabelecida a partir do mesmo hospedeiro-tipo (*T.*

laurentius) no bioma Caatinga. Cabe destacar que o escopo taxonômico sobre esta espécie foi expandido por Andrade-Silva *et al.* (2019), que registraram o táxon parasitando o roedor *Mesomys hispidus* (Desmarest, 1817) na Floresta Amazônica.

Nossas observações sob microscopia de luz corroboram o alto grau de conservadorismo das estruturas diagnósticas do grupo (como o arranjo dos pseudolábios e dentes esofagianos, além da conformação dos mamelões ventrais na região pré-cloacal dos machos). O fato de a morfologia destas estruturas se manter estável mesmo quando se comparam populações que ocorrem em biomas distintos reforça a hipótese de uma especificidade e de um conservadorismo evolutivo deste parasito na sua associação com roedores da família Echimyidae.

Família Aspidoderidae Skrjabin & Shikhobalova, 1947

Subfamília Aspidoderinae Skrjabin & Shikhobalova, 1947

Gênero *Aspidodera* Railliet & Henry, 1912

***Aspidodera railletii* Travassos, 1913**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Thrichomys laurentius* (Echimyidae) – Novo registro de hospedeiro.**

***Localidade:* Carrasco (Croatá), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Intestino grosso e ceco.**

Descrição Morfológica Geral: Nematoides robustos de tamanho médio, cor branca e cutícula com estriações transversais evidentes. A extremidade anterior apresenta a estrutura diagnóstica da família: uma dilatação cuticular cefálica em forma de coifa (capuz) (Figura 9A). Esta estrutura é ornamentada por cordões cefálicos longitudinais característicos que se estendem posteriormente a partir dos lábios e se anastomosam na região anterior, formando laços ou arcos sobre a face externa de cada um dos três lábios (um dorsal e dois ventrolaterais). O esôfago é do tipo aspidoderídeo, com um bulbo posterior muscular distinto e aparelho valvular.

Machos: Corpo robusto. Asas caudais ausentes. Presença de uma ventosa pré-cloacal circular e proeminente, delimitada por um anel esclerotizado espesso e robusto, situada na linha médio-ventral (Figura 9C). Possuem dois espículos iguais ou subiguais, maciços e fortemente esclerotizados. Gubernáculo presente. A região posterior apresenta numerosas papilas caudais sésseis (cerca de 42 observadas), distribuídas em pares pré-cloacais, ad-cloacais e pós-cloacais. A cauda termina em um apêndice cônico curto (mucron).

Fêmeas: Corpo significativamente maior e mais robusto que o dos machos. Sistema reprodutor didelfo (anfidelfo). A vulva localiza-se no terço anterior do corpo, não sendo proeminente. Vagina longa. Cauda curta, cônica e terminando em um mucron agudo. Ovos elipsoidais, de casca espessa e lisa.

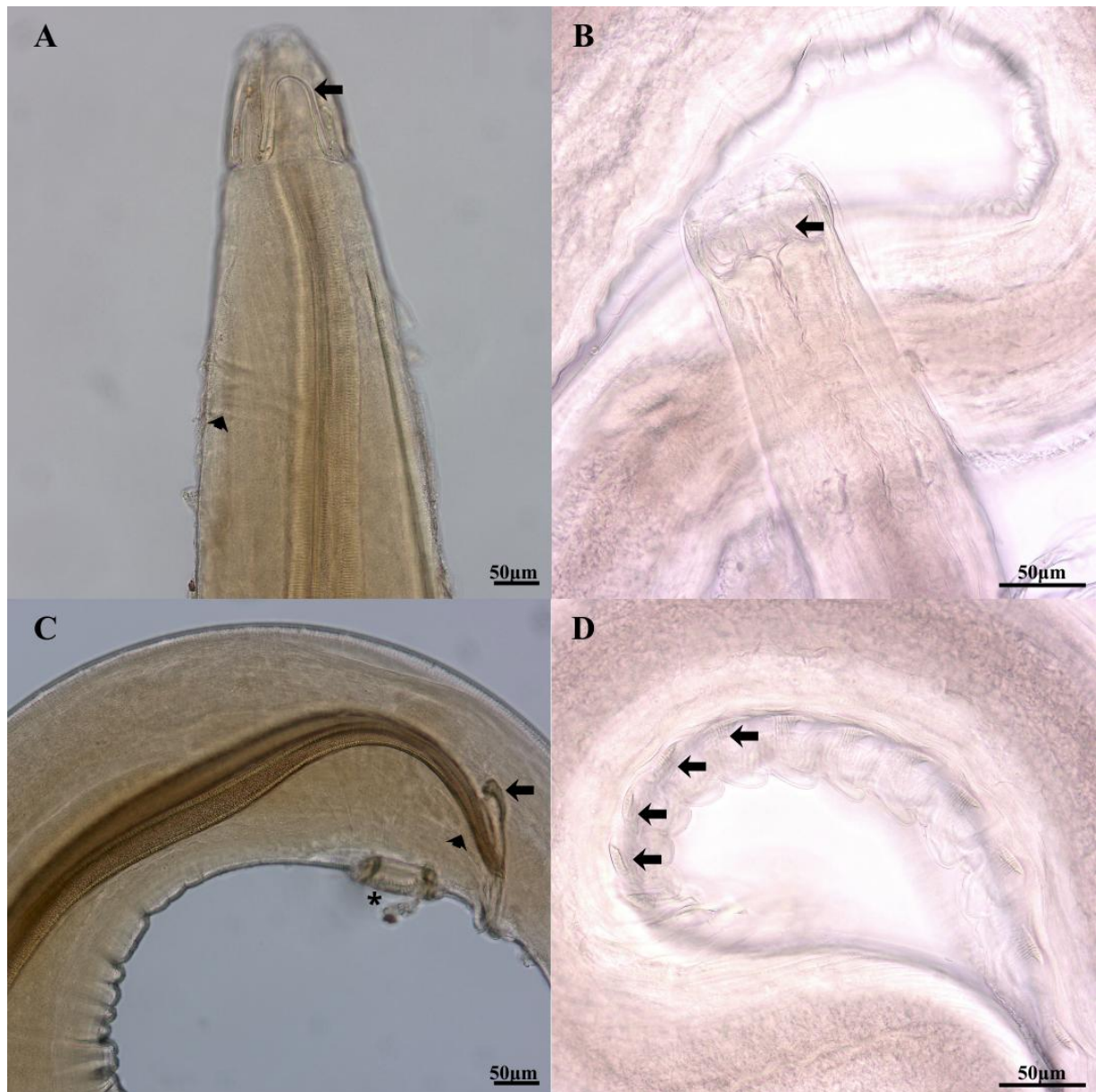
Comentários Taxonômicos: A identificação dos espécimes como *A. raillieti* sustenta-se na presença da ventosa pré-cloacal nos machos e, principalmente, no padrão dos cordões cefálicos, que se estendem além do nível do vestíbulo oral e tocam a base da extremidade cefálica (formando o capuz). Esse conjunto de caracteres separa a espécie de congêneres neotropicais morfologicamente próximas, como *Aspidodera scoleciformis* (Diesing, 1851) e *A. fasciata* (Schneider, 1866) (Santos *et al.*, 1990). Historicamente, a família Aspidoderidae (e o gênero *Aspidodera* em particular) é reconhecida por abrigar parasitos de marsupiais didelfídeos (e.g., *Didelphis* spp., *Philander* spp.) e de xenartros (Santos *et al.*, 1990; Jiménez *et al.*, 2012). Embora infecções por *A. raillieti* em roedores já tenham sido documentadas na literatura, a exemplo de registros no cricetídeo *Nectomys squamipes* (Brants, 1827) (Pinto *et al.*, 1982; Jiménez *et al.*, 2012), o presente achado constitui um novo registro de hospedeiro para o equimídeo *T. laurentius*.

Ecologicamente, a ocorrência desta espécie em um roedor caviomorfo nos leva a supor a ocorrência de um evento de troca de hospedeiro (*host-switching*). Esse fenômeno pode ser facilitado pela simpatria e pelo compartilhamento de micro-habitats (como as fendas em afloramentos rochosos e "lajedos" típicos da Caatinga) entre o *Thrichomys* e o marsupial *Didelphis albiventris*, hospedeiro típico deste parasito na região.

Do ponto de vista morfométrico, observamos que os espécimes recuperados de *Thrichomys* apresentaram dimensões maiores do que as descritas para as populações parasitas de *Didelphis* (Santos *et al.*, 1990; Chagas-Moutinho *et al.*, 2007; Almeida, 2023). A despeito

desta diferença, as características qualitativas diagnósticas mantiveram-se, o que nos permitiu confirmar a identificação morfológica específica. Acreditamos que esse aumento de tamanho corporal no roedor reflita uma plasticidade fenotípica. Como hipótese ecológica, sugerimos tratar-se de um caso de "liberação ecológica" dependente de densidade: enquanto nos marsupiais as altas cargas parasitárias geram competição intraespecífica e limitam o crescimento dos helmintos, a infecção no roedor pode oferecer um ambiente fisiologicamente permissivo e livre de competição severa, permitindo que os parasitos atinjam seu potencial máximo de desenvolvimento.

Figura 9 - Fotomicrografia de *Aspidodera raillieti* e *Pterygodermatites zygodontomis*. **A:** Região anterior de *Aspidodera raillieti* com dilatação cuticular (Seta) e poro excretor bem desenvolvido (Cabeça de seta). **B:** Região anterior de *Pterygodermatites zygodontomis* evidenciando dentes esofagianos (Seta). **C:** Região posterior de macho se *A. raillieti*, com enfoque em espículos (Seta), ventosa pré-cloacal (Asterísco) e gubernáculo (Cabeça de seta). **D:** Projeções cuticulares de *P. zygodontomis* (Seta).



Gênero *Pterygodermatites* Wedl, 1861

***Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Quentin, 1967) Quentin, 1969**

Sumário Taxonômico

Hospedeiro: Necromys lasiurus (Cricetidae).

Localidade: Carrasco (Croata), Ceará, Brasil.

Sítio de infecção: Intestino delgado.

Descrição Morfológica Geral: Nematoides robustos de grande porte e cutícula espessa. Caracterizam-se pela presença de duas fileiras subventrais de processos cuticulares (pentes e espinhos) que se estendem ao longo do corpo (Figura 9D). A abertura bucal é apical, com formato triangular a trapezoidal, ligeiramente inclinada dorsalmente. A cápsula bucal é bem esclerotizada e possui três dentes esofagianos na base (um dorsal e dois lateroventrais) (Figura 8B). A borda da boca é circundada por denticulos.

Fêmeas: Corpo medindo em média 21,56 mm (18,54–24,57 mm) de comprimento e 373 µm de largura. Observou-se um total de 80 pares de projeções cuticulares. A transição de pentes (estruturas retangulares e ornamentadas) para espinhos (estruturas pontiagudas simples) ocorre ao nível da vulva. Foram contados 42 pares de pentes pré-vulvares e aproximadamente 38 pares de espinhos pós-vulvares. A vulva localiza-se na porção anterior do corpo. Uma característica observada nestes espécimes é que a vulva se abre posteriormente à junção esôfago-intestinal. Os ovos são elipsoidais. Cauda curta e cônica, terminando em um pequeno mucron.

Comentários Taxonômicos: A alocação dos espécimes no subgênero *Paucipectines* fundamenta-se na posição apical da abertura oral e na presença de três dentes esofagianos, características que o distinguem de outros subgêneros, como *Multipectines* (Quentin, 1969). Em nível específico, a identificação como *Pterygodermatites (P.) zygodontomis* foi confirmada pelo número total de projeções cuticulares (80 pares) e pela posição da vulva posterior à junção esôfago-intestinal, o que separa este táxon de congêneres neotropicais morfologicamente

próximas, como *Pterygodermatites azarai* Sutton, 1984 e *Pterygodermatites elegans* (Travassos, 1928).

Do ponto de vista biogeográfico e morfométrico, observamos um padrão de variação fenotípica associado a esta espécie. As fêmeas recuperadas no presente estudo apresentaram um porte maior (média de 21,56 mm), aproximando-se das dimensões do holótipo (28,00 mm) originalmente descrito por Quentin (1967) em *N. lasiurus* também na Caatinga (Pernambuco). Em contraste, populações desta mesma espécie reportadas parasitando o mesmo hospedeiro no Cerrado exibem dimensões significativamente menores, variando em média entre 12,9 mm e 14,00 mm (Grossmann, 2015; Costa *et al.*, 2017).

A despeito dessa variação no tamanho corporal, os caracteres qualitativos diagnósticos (como o arranjo cefálico, a posição da vulva e o número de pentes e espinhos) mantiveram-se estáveis. Portanto, supomos que essa diferença de porte não reflete uma separação taxonômica, mas sim uma plasticidade fenotípica. Como o ciclo de vida deste rictularídeo é indireto, dependendo da ingestão de insetos (como dermápteros e dictiópteros) pelo roedor, supomos que fatores ambientais locais inerentes ao semiárido, como a dinâmica populacional e a disponibilidade nutricional desses hospedeiros intermediários na Caatinga, possam atuar de forma permissiva, favorecendo um maior desenvolvimento corporal do parasito neste bioma em relação ao Cerrado.

Classe Cestoda

Ordem Cyclophyllidea van Beneden in Braun, 1900

Família Davaineidae Braun, 1900

Subfamília Davaineinae Braun, 1900

***Raillietina* sp. Fuhrmann, 1920**

Sumário Taxonômico

***Hospedeiro:* *Thrichomys laurentius* (Echimyidae).**

***Localidade:* Carrasco (Croatá) e Mata Seca (Meruoca), Ceará, Brasil.**

***Sítio de infecção:* Intestino delgado.**

Descrição Morfológica Geral: Cestódeos de tamanho médio com estróbilo segmentado composto por proglotes craspedotas (com a margem posterior sobrepondo-se à anterior da proglote seguinte). Escólex (Figura 10A e 10B): Globoso, apresentando um rostelo retrátil armado com uma coroa dupla de ganchos (ganchos em forma de martelo característicos da família, embora a contagem total não tenha sido possível devido à condição dos espécimes). Possuem quatro ventosas circulares musculares, armadas em suas margens com numerosos acúleos diminutos e decíduos. O número de acúleos variou de aproximadamente 90 a 115 por ventosa. Proglotes Maduras (Figura 10C): Os poros genitais são unilaterais, situados no lado esquerdo dos segmentos estrobilares. O átrio genital é projetado na margem lateral. Os testículos distribuem-se na região posterior da proglote, ocupando o campo intervacular. O ovário é lobulado e situado medialmente, ligeiramente deslocado para o lado direito, adjacente à bolsa do cirro. A bolsa do cirro é piriforme, pequena e se estende até os canais osmorreguladores longitudinais. Proglotes Grávidas (Figura 10D): O útero é substituído por cápsulas ovíferas parenquimáticas (cápsulas de ovos) dispersas no parênquima. Cada cápsula contém um número reduzido de ovos (3 a 4).

Comentários Taxonômicos: A alocação dos espécimes no gênero *Raillietina* Fuhrmann, 1920 fundamenta-se na combinação de caracteres morfológicos clássicos da família Davaineidae, tais como o rostelo retrátil armado com ganchos, ventosas providas de acúleos e poros genitais unilaterais. O gênero já havia sido previamente registrado parasitando roedores deste clado (sob a sinonímia *Cercomys cunicularius*) em Pernambuco (Rêgo, 1967) e, posteriormente, em *T. fosteri* no Pantanal (Simões *et al.*, 2010). O presente achado, portanto, amplia a distribuição geográfica conhecida deste parasito para o estado do Ceará.

Do ponto de vista morfológico, a observação de que as cápsulas ovíferas parenquimáticas contêm um número reduzido de ovos (3 a 4 por cápsula) assume um caráter diagnóstico diferencial. Esse padrão distingue a população cearense das espécies mais frequentemente reportadas em roedores sul-americanos. Diferencia-se, por exemplo, de *Raillietina (R.) trinitatae* (Cameron & Reesal, 1951) Baer & Sanders, 1956, que possui de 8 a 12 ovos por cápsula, e de *Raillietina (R.) demerariensis* (Daniels, 1895) López-Neyra, 1931, que abriga de 20 a 75 ovos por cápsula. Distingue-se também de *Raillietina celebensis* (Janicki, 1902), parasito comum em ratos sinantrópicos no Brasil, cujas cápsulas contêm geralmente de 4 a 9 ovos (Simões *et al.*, 2017). A morfologia dos espécimes do presente estudo assemelha-se mais fortemente aos registros recentes de *Raillietina* sp. no roedor *Sigmodon* no México (Panti-

May *et al.*, 2023), sugerindo que possa se tratar de uma linhagem evolutiva distinta das classicamente diagnosticadas no Brasil.

Ecologicamente, a infecção por *Raillietina* sp. fornece uma evidência biológica indireta sobre a dieta de *Thrichomys laurentius* na região. Como os cestódeos davaineídeos possuem ciclos de vida heteroxenos, a infecção do hospedeiro definitivo ocorre exclusivamente através da ingestão de artrópodes (e.g., formigas e pequenos besouros) que atuam como hospedeiros intermediários. O fato deste parasito ter sido recuperado tanto na Mata Seca quanto no Carrasco sugerem que o roedor mantém um hábito alimentar onívoro-insetívoro consistente ao longo das duas áreas, e que os artrópodes intermediários estão disponíveis para a transmissão trófica em ambas as fitofisionomias, demonstrando a resiliência desse ciclo parasitário complexo frente às variações microclimáticas do semiárido.

Figura 10 - *Raillietina* sp. **A:** Escólex e pescoço. **B:** Enfoque no escólex com roseto (Seta) armado com espinhos (Asterísco) e ventosas (Cabeça de seta) com acúleos. **C:** Proglotes maduras, demonstrando a presença de Cirro desenvolvido (Seta), testículos (Cabeça de seta) e ovário (Asterísco). **D:** Proglotes grávidas com poro genital desenvolvido (Seta) e cápsulas ovíferas com ovos (Asterísco).

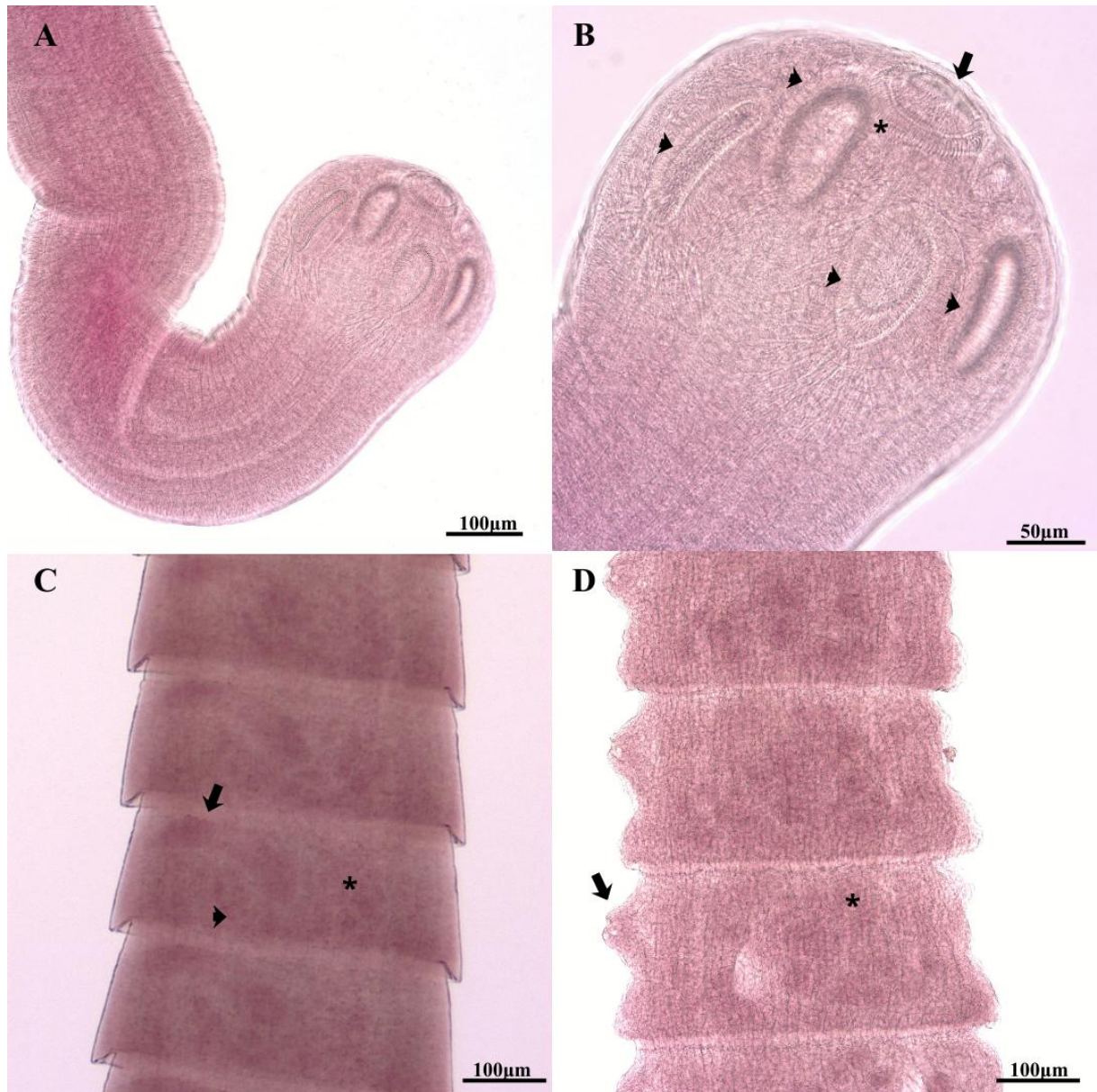


Tabela 1: Dados morfométricos comparativos (em μm , exceto onde indicado mm) dos nematoides da Família Heligmonellidae (*Heligmostrongylus* spp. e *Stilestrongylus*) recuperados de roedores na Caatinga (Ceará, Brasil), comparados com descrições originais e redescrições. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm).

Espécie	<i>P. interrogans</i>				<i>H. almeidai</i>				<i>S. freitasi</i>			
Fonte	Presente estudo		Lent & Freitas (1938)		Presente estudo		Durette-Desset (1969)		Presente estudo		Durette-Desset (1968)	
Hospedeiro	<i>T. laurentius</i>		<i>Thrichomys</i> sp.		<i>T. laurentius</i>		<i>Thrichomys</i> sp.		<i>N. lasiurus</i>		<i>N. lasiurus</i>	
Sexo	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
N	10	10	(?)	(?)	10	10	(?)	(?)	10	10	(?)	(?)
Comp. Corpo (mm)	3,73 (3,2–4,2)	4,52 (3,9–5,1)	3,55–3,94	4,47–6,49	3,96 (3,4–4,5)	5,19 (4,5–5,9)	4,5	5,9	4,22 (3,6–4,8)	4,97 (4,3–5,6)	2,8 – 4,0	5
Largura	75 (64–86)	86 (74–98)	92–105	92–118	132 (113–151)	132 (114–150)	150	150	108 (92–124)	69 (59–79)	50	100
Vesícula Cefálica	36 (31–41)	–	36–40	–	70 (60–80)	–	80	–	43 (37–49)	37 (32–42)	50	–
Esôfago	258 (220–295)	352 (300–400)	270–320	360–400	343 (295–390)	343 (295–390)	390	390	254 (218–290)	331 (285–375)	325	370
Poros Excretor*	249 (215–285)	–	–	–	272 (235–310)	–	310	–	228 (196–260)	422 (360–480)	255	–
Espículos	394 (335–450)	–	400–448	–	739 (630–845)	–	840	–	457 (390–520)	–	630	–
Gubernáculo	30 (26–34)	–	30–40	–	–	–	Aus.	–	13 (11–15)	–	40	–
Cone Genital	–	–	–	–	–	–	–	–	29 (25–33)	–	Presente	–
Vulva**	–	223 (190–255)	–	220–350	–	107 (92–122)	–	122	–	97 (83–111)	–	100
Ânus**	–	92 (79–105)	–	81–104	–	36 (31–41)	–	42	–	Aguda	–	–
Ovos (Comp. x Larg.)	–	72 x 46	–	67–81 x 35–50	–	59 x 28	–	68 x 32	–	76 x 45	–	–

Legenda: (*) Distância da extremidade anterior; (**) Distância da extremidade posterior. (–) Característica não aplicável ou não mensurada.

Tabela 2: Morfometria comparativa de nematoides da família Oxyuridae recuperados de roedores na Caatinga e dados da literatura. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm).

Espécie	<i>H. freitasi</i>				<i>S. alata</i>				<i>S. criceti</i>			
	Presente estudo		Quentin (1969)		Presente estudo		Quentin (1968)		Presente estudo		Quentin (1969)	
Hospedeiro	<i>T. laurentius</i>		<i>Thrichomys</i> sp.		<i>N. lasiurus</i>		<i>N. lasiurus</i>		<i>W. cerradensis</i>		<i>Calomys / Oryzomys</i>	
Sexo	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
N	6	4	(?)	(?)	–	10	36	32	–	10	(?)	(?)
Comp. Corpo (mm)	2,82 (2,4–3,2)	11,31 (9,7–12,9)	5,03	13	–	4,94 (4,2–5,6)	1,5–1,8	6	–	4,54 (3,9–5,2)	–	3,8–5,8
Largura	193 (165–220)	536 (460–610)	230	525	–	249 (215–285)	120	240	–	169 (145–193)	–	150–330
Esôfago Total	490 (420–560)	662 (570–750)	370	650	–	529 (450–600)	133	320	–	301 (259–343)	–	–
Bulbo (Comp. x Larg.)	175 x 121	280 x 226	150 x 120	225 x 200	–	168 x 116	82 x 70	135 x 110	–	–	–	–
Poros Excretor*	813 (700–925)	1458 (1250–1660)	930	1700	–	570 (490–650)	400	580	–	–	–	–
Espículos	700 (600–800)	–	630	–	–	–	76	–	–	–	–	–
Gubernáculo	58 (50–66)	–	60	–	–	–	28	–	–	–	–	–
Vulva	–	9,97**	–	8,00**	–	830 (715–945)*	–	880*	–	520 (447–593)*	–	490*
Cauda	327 (280–370)	–	475	–	–	781 (670–890)	210	790	–	772 (663–880)	–	780
Ovos (Comp. x Larg.)	–	88 x 38	–	–	–	96 x 37	–	95 x 37	–	84 x 22	–	83 x 27

Legenda: () Distância da extremidade anterior; (**) Distância da extremidade posterior em mm (apenas para *H. freitasi*).

Tabela 3: Morfometria comparativa de *Aspidodera raillieti* (Aspidoderidae) e *Pterygodermatites zygodontomis* (Rictulariidae) recuperados na Caatinga e dados da literatura. Medidas em micrômetros (μm), exceto comprimento do corpo (mm).

Espécie	<i>A. raillieti</i>				<i>P. zygodontomis</i>					
Fonte	Presente estudo		Vicente <i>et al.</i> (1997)		Presente estudo		Quentin (1967)		Grossmann (2015)	
Hospedeiro	<i>T. laurentius</i>		<i>Didelphis spp.</i>		<i>N. lasiurus</i>		<i>N. lasiurus</i>		<i>N. lasiurus</i>	
Sexo	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea	Macho	Fêmea
N	4	10	(?)	(?)	–	2	1	1	–	9
Comp. Corpo (mm)	8,27 (7,1–9,4)	10,57 (9,0–12,1)	6,34–6,82	5,72–6,52	–	21,56 (18,5–24,6)	4,2	28	–	12,96
Largura Máx.	528 (450–600)	775 (660–880)	310–390	340–420	–	373 (320–425)	190	310	–	250
Esôfago Total	1099 (940–1250)	1258 (1080–1430)	890–980	810–1100	–	3570 (3050–4090)	1200	3790	–	2550
Poros Excretor*	678 (580–770)	793 (680–900)	510–630	530–570	–	1085 (930–1240)	250	1360	–	1000
Espículos	1111 (950–1270)	–	800–840	–	–	–	104 (Esq)	–	–	–
Gubernáculo	183 (158–208)	–	160–180	–	–	–	42	–	–	–
Ventosa (diâmetro)	120	–	100–110	–	–	–	–	–	–	–
Vulva*	–	3,50 mm	–	2,45–3,30 mm	–	3,69 mm	–	4,52 mm	–	3,11 mm
Pentes/Espinhos (Total)	–	–	–	–	–	80 pares	41	81	–	–
Cauda	553 (475–630)	536 (460–610)	380–420	550–640	–	140 (120–160)	43	–	–	380
Ovos (Comp. x Larg.)	–	49 x 38	–	59–66 x 39–42	–	35 x 21	–	37 x 28	–	–

Legenda: (*) Distância da extremidade anterior.

2.3.2. Parâmetros Ecológicos da Comunidade de Helmintos

A análise quantitativa da infecção revelou perfis parasitológicos distintos entre os hospedeiros avaliados. Enquanto *T. laurentius* apresentou a comunidade com maior riqueza de espécies e abundância parasitária, especialmente na Mata Seca, *W. cerradensis* e *N. lasiurus* no Carrasco apresentaram menor riqueza local, sendo dominadas por táxons com aparente especificidade parasitária para estes cricetídeos, como *S. criceti* e *S. alata*, respectivamente. Contudo, cabe ponderar que a estrutura restrita observada nestes hospedeiros pode refletir tanto os filtros ambientais desta fitofisionomia quanto limitações do tamanho amostral. Os descritores ecológicos de todas as espécies de helmintos recuperadas, estratificados por hospedeiro e subunidade fitogeográfica, estão sumarizados na Tabela 4.

Tabela 4 Descritores ecológicos (Prevalência, Intensidade Média e Abundância Média) das espécies de helmintos recuperadas de roedores silvestres (*Thrichomys laurentius*, *Wiedomys cerradensis* e *Necomys lasiurus*) nas fitofisionomias de Carrasco e Mata Seca, Ceará, Brasil.

Hospedeiro / Localidade	Espécie de Helminto	Sítio de Infecção	Prevalência (%)	Intensidade Média ($\pm$ DP)	Abundância Média ($\pm$ DP)
<i>Thrichomys laurentius</i>			(N=12)		
Mata Seca	<i>Heligmostrongylus almeidai</i>	Intestino Delgado	91,67	146,91 $\pm$ 168,54	134,67 $\pm$ 166,19
	<i>Paraheligionella interrogans</i>	Intestino Delgado	91,67	120,55 $\pm$ 118,54	110,50 $\pm$ 118,26
	<i>Stilestrongylus</i> sp.	Intestino Delgado	8,33	1,00 $\pm$ 0,00	0,08 $\pm$ 0,29
	<i>Raillietina</i> sp.	Intestino Delgado	8,33	2,00 $\pm$ 0,00	0,17 $\pm$ 0,58
<i>Thrichomys laurentius</i>			(N=15)		
Carrasco	<i>Heligmostrongylus almeidai</i>	Intestino Delgado	33,33	21,20 $\pm$ 39,61	7,07 $\pm$ 23,57
	<i>Stilestrongylus freitasi</i>	Intestino Delgado	6,67	13,00 $\pm$ 0,00	0,87 $\pm$ 3,36
	<i>Helminthoxys freitasi</i>	Intestino Grosso	13,33	5,00 $\pm$ 4,24	0,67 $\pm$ 2,09
	<i>Aspidodera raillieti</i>	Intestino Grosso	6,67	24,00 $\pm$ 0,00	1,60 $\pm$ 6,20
	<i>Raillietina</i> sp.	Intestino Delgado	6,67	2,00 $\pm$ 0,00	0,13 $\pm$ 0,52
<i>Wiedomys cerradensis</i>			(N=3)		
Carrasco	<i>Syphacia criceti</i>	Ceco	66,67	12,50 $\pm$ 16,26	8,33 $\pm$ 13,65
<i>Necomys lasiurus</i>			(N=9)		
Carrasco	<i>Syphacia alata</i>	Ceco	44,44	12,33 $\pm$ 7,63	5,44 $\pm$ 8,81
	<i>Stilestrongylus freitasi</i>	Intestino Delgado	33,33	7,75 $\pm$ 2,21	2,55 $\pm$ 4,69
	<i>Pterygodermatites zygodontomis</i>	Intestino Delgado	22,22	1,50 $\pm$ 0,71	0,33 $\pm$ 0,70

Legenda: N = Número de hospedeiros analisados; DP = Desvio Padrão.

2.4. Discussão

A comunidade de helmintos recuperada de *Thrichomys laurentius* apresentou uma composição de espécies parcialmente consistente com os levantamentos parasitológicos previamente realizados para roedores histricognatos no Brasil (Simões *et al.*, 2010; Pinto *et al.*, 2011; Simões *et al.*, 2017). O diagnóstico diferencial morfológico realizado neste estudo foi importante para separar estas duas espécies da família Helignomelidae: enquanto *P. interrogans* (previamente relatada como *H. interrogans*) apresenta espículos menores (343–445 μm) e fêmeas com cauda cônica, *H. almeidai* (anteriormente referida como *H. tcheprakovae* distingue-se por espículos longos (643–835 μm) e fêmeas com uma extremidade posterior romba e vulva muito próxima ao ânus. Esta distinção corrobora com as descrições originais e o atual consenso da família (Lent & Freitas, 1938; Durette-Desset & Tchérakoff, 1969; Durette-Desset *et al.*, 2017).

O presente estudo fornece contribuições para o conhecimento da biodiversidade parasitária do semiárido brasileiro, expandindo o espectro de hospedeiros e a distribuição geográfica de nematódeos. Um achado importante é o registro de *A. raillieti* parasitando o roedor caviomorfo *T. laurentius*. Conforme fundamentado na seção taxonômica, esta espécie é historicamente descrita como um parasito core de marsupiais da família Didelphidae (como *Didelphis* spp. e *Philander* spp.) e, ocasionalmente, de xenartros (Vicente *et al.*, 1997; Jiménez *et al.*, 2012).

Ao integrarmos os dados morfológicos com a ecologia da paisagem, a ocorrência desse parasito em um equimídeo na Caatinga ilustra sugere um evento chamado troca de hospedeiro (*host-switching*). Este fenômeno evidencia que fatores comportamentais e espaciais, como o compartilhamento de micro-habitats e refúgios em afloramentos rochosos de *Thrichomys* com o marsupial *Didelphis albiventris* podem atuar como facilitadores capazes de superar o distanciamento filogenético entre os hospedeiros (Simões *et al.*, 2017). Do ponto de vista ecológico, este fenômeno demonstra a capacidade do parasito de colonizar hospedeiros filogeneticamente distantes quando há sobreposição de nicho.

Morfometricamente, os espécimes recuperados de *Thrichomys* apresentaram um tamanho maior do que os descritos para o hospedeiro-tipo, *Didelphis* (Almeida, 2023). A

despite das dimensões atípicas, a manutenção das características qualitativas diagnósticas (formato dos cordões cefálicos e ventosa pré-cloacal) permitiu a classificação destes espécimes como *A. raillieti*. Este aumento de tamanho no novo hospedeiro é um exemplo claro de plasticidade fenotípica. A hipótese mais plausível é a da "liberação ecológica" (*density-dependent release*): em *Didelphis*, altas cargas parasitárias geram competição por recursos, limitando o crescimento dos vermes; no roedor, a baixa intensidade de infecção observada eliminou a competição intraespecífica, permitindo que os parasitos expressassem seu potencial máximo de crescimento em um ambiente fisiologicamente permissivo.

Adicionalmente, reportamos pela primeira vez a infecção por *S. criceti* no roedor sigmodontíneo endêmico *W. cerradensis*. Até o momento, os registros desse parasito no Brasil estavam restritos principalmente a *Calomys callosus* e *Necromys lasiurus* (Quentin, 1969). Este novo registro amplia o conhecimento sobre a suscetibilidade de *W. cerradensis* a oxiurídeos, preenchendo uma lacuna na parasitologia deste cricetídeo, cuja fauna helmintológica era desconhecida.

Do ponto de vista biogeográfico, os dados obtidos nas localidades de Croatá (Carrasco) e Meruoca (Mata Seca), no estado do Ceará, são importantes. Historicamente, parte inventários parasitológicos de pequenos mamíferos no Brasil concentrou-se na Mata Atlântica das regiões Sudeste e Sul (Simões *et al.*, 2011; Cardoso *et al.*, 2016; Benatti *et al.*, 2021) ou em áreas pontuais da Caatinga em Pernambuco e Minas Gerais (Quentin, 1968; Pinto *et al.*, 2011). A confirmação da circulação destas espécies no norte do Ceará demonstra que a distribuição desses parasitos é mais ampla e contínua através do "corredor seco" sul-americano do que se supunha anteriormente (Carmignotto *et al.*, 2012).

A comunidade de helmintos recuperada de *Thrichomys laurentius* apresentou uma composição de espécies parcialmente consistente com trabalhos anteriores para o gênero no Brasil, que listam nematoides das famílias Heligmonellidae, Oxyuridae e Aspidoderidae como táxons frequentes (Simões *et al.*, 2010; Pinto *et al.*, 2011; Simões *et al.*, 2017). A coocorrência de *H. almeidai* e *P. interrogans* confirma padrões de coparasitismo observados em populações de *Thrichomys* spp. no Pantanal e na Caatinga da Paraíba e Pernambuco (Simões *et al.*, 2010; Simões *et al.*, 2017).

O gênero *Heligmostrongylus* Travassos, 1917 compreende atualmente dez espécies descritas (Panti-May *et al.*, 2024). Historicamente, a literatura consagra este táxon como um

grupo parasito tipicamente associado a roedores caviomorfos neotropicais (abrangendo as famílias Cuniculidae, Dasyproctidae, Erethizontidae e Echimyidae) na América do Sul (Durette-Desset *et al.*, 2017), embora descrições mais recentes atestem a sua capacidade de expansão e colonização em hospedeiros filogeneticamente distantes (como Cricetidae e Heteromyidae) na América do Norte e Central (Panti-May *et al.*, 2024). No contexto do presente estudo, a identificação de *H. almeidai* reafirma a associação evolutiva deste helminto com os equimídeos do gênero *Thrichomys* (Durette-Desset & Tchérakoff, 1969; Durette-Desset *et al.*, 2017). A manutenção destas infecções nas áreas de Carrasco e Mata Seca sugere a importância deste roedor como um hospedeiro capaz de sustentar o ciclo destes tricostrongilídeos frente às pressões ambientais e microclimáticas inerentes ao semiárido (Simões *et al.*, 2017).

Em paralelo, o táxon *Paraheligmonella* Durette-Desset, 1971, passou por reestruturações sistemáticas recentes. A partir da revisão da família Heligmonellidae conduzida por Durette-Desset *et al.* (2017), as espécies simpátricas e neárticas anteriormente alocadas neste gênero que parasitavam leporídeos e capromídeos foram transferidas para novos táxons (e.g., *Mikenema* e *Viguerastromylus*). Consequentemente, *Paraheligmonella* é atualmente reconhecido como um gênero monotípico, abrigando exclusivamente e em nível global a espécie *P. interrogans*. A estrita e singular associação desta linhagem com os equimídeos do clado *Thrichomys* no Brasil aponta para um processo de coevolução e especificidade hospedeira altamente especializados. Ecologicamente, o sucesso do coparasitismo sistêmico entre *P. interrogans* e *H. almeidai* no mesmo sítio de infecção (intestino delgado), a despeito de pertencerem a gêneros e subfamílias evolutivamente distintos, sugere a ocorrência de uma eficiente partição de micro-nicho ou a existência de uma elevada permissividade imunológica e suporte nutricional por parte do punaré, viabilizando a manutenção de ambas as populações parasitárias no desafiador ambiente do semiárido.

O gênero *Stilestrongylus* Freitas, Lent & Almeida, 1937 representa a linhagem mais rica da subfamília Nippostrongylinae na região Neotropical, compreendendo atualmente 25 espécies reconhecidas (Digiani & Durette-Desset, 2003; Costa *et al.*, 2024). Muitas destas compartilham um padrão de sínlofe (cristas cuticulares) semelhante ao do gênero *Hassalstrongylus*, o que historicamente gerou confusão taxonômica (Durette-Desset, 1971; Durette-Desset & Digiani, 2012; Boullosa *et al.*, 2019). A confirmação de *S. freitasi* no presente estudo reveste-se de importância espacial. Do ponto de vista biogeográfico, a recuperação desta espécie no Ceará em *T. laurentius* e em *N. lasiurus* conecta os registros anteriores do bioma

Cerrado (Minas Gerais e Distrito Federal) e da Caatinga (Durette-Desset, 1968; Grossmann, 2015; Costa *et al.*, 2019) o que parece sugerir um fluxo gênico contínuo do parasito através da "Diagonal Seca" (ou corredor seco) da América do Sul.

A identificação correta de espécies do gênero *Syphacia* Seurat, 1916, que compreende mais de 60 táxons descritos, é desafiadora devido à conservação morfológica geral e à sobreposição de caracteres morfométricos entre espécies congêneres (Robles & Navone, 2010; Hodda, 2022; Fonseca *et al.*, 2023). Neste estudo, a aplicação da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foi determinante para resolver a taxonomia das espécies simpátricas encontradas em *N. lasiurus* e *W. cerradensis*, superando as limitações inerentes à microscopia de luz.

Nossas imagens de ultraestrutura revelaram que *S. alata* (em *Necromys*) possui uma placa cefálica ovalada (alongada lateralmente) e asas cervicais bem desenvolvidas, mas carece de deirídeos, concordando com a descrição original de Quentin (1968). Em contraste, *S. criceti* apresentou uma placa cefálica circular e deirídeos proeminentes, sem asas cervicais verdadeiras. A presença de deirídeos é um caráter frequentemente negligenciado em descrições antigas ou confundido com inícios de asas laterais em microscopia óptica (Quentin, 1969). A ausência de asas cervicais em *S. criceti*, confirmada pela MEV, corrobora a redescritção de Quentin (1969) e valida o diagnóstico diferencial em relação a outras espécies neotropicais morfologicamente próximas, como *S. venteli* e *S. carlitosi* (Robles & Navone, 2010; Benatti, 2020).

A aplicação da MEV em estudos taxonômicos de Oxyuridae, demonstra que caracteres como a forma dos lábios, a disposição das papilas e as ornamentações cuticulares cervicais, por vezes imperceptíveis sob microscopia de luz, devem ser analisados de forma integrada à morfometria linear para um diagnóstico preciso, especialmente em casos de sobreposição de medidas (Torres *et al.*, 2007; Souza *et al.*, 2009; Robles & Navone, 2010; Andrade-Silva *et al.*, 2019). Do ponto de vista ecológico, embora a literatura ateste a suscetibilidade de *N. lasiurus* à infecção por *S. criceti* em outros biomas, como o Cerrado (Grossmann, 2015), a segregação observada no presente estudo, com *S. criceti* restrita ao *Wiedomys* e *S. alata* ao *Necromys* em uma mesma área de simpatria, revela uma dinâmica intrigante. Esse isolamento sugere a ocorrência de uma partição de hospedeiros (especificidade parasitária local), um provável mecanismo de evasão da exclusão competitiva entre estes oxiurídeos congêneres no ambiente

do semiárido. Contudo, dado o reduzido tamanho amostral obtido neste levantamento, esta hipótese ecológico-evolutiva deve ser interpretada com prudência. Investigações futuras com maior esforço amostral são necessárias para confirmar se esta segregação representa uma barreira biológica estrita ou um reflexo das limitações quantitativas inerentes à detecção deste hospedeiro na área de estudo.

Entre os oxiurídeos, a presença de *Helminthoxys freitasi* em *Thrichomys laurentius* sugere uma estreita associação evolutiva deste nematódeo com roedores equimídeos em ambientes xéricos. Diferentemente de outros táxons, o gênero *Helminthoxys* Freitas, Lent & Almeida, 1937 possui ampla distribuição na região Neotropical, sendo um grupo de parasitos de roedores caviomorfos. A diagnose de *H. freitasi* é solidamente sustentada pela morfologia dos mamelões cuticulares ventrais nos machos e pela estrutura dos ovos (Quentin, 1969). Estudos recentes utilizando Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) em espécimes oriundos da Amazônia revelaram detalhes cefálicos inéditos para a espécie (Andrade-Silva *et al.*, 2019).

O presente estudo registra a infecção de *Thrichomys laurentius* por *Aspidodera raillieti*, sendo este um novo registro de hospedeiro para a espécie. Historicamente, os nematódeos da família Aspidoderidae são reconhecidos como parasitos do ceco e intestino grosso de mamíferos das ordens Didelphimorphia, Cingulata e Pilosa na região Neotropical (Travassos, 1913; Santos *et al.*, 1990; Jiménez *et al.*, 2012). Embora a infecção por *A. raillieti* em roedores seja considerada um evento atípico, existem relatos prévios de sua ocorrência no cricetídeo semi-aquático *Nectomys squamipes* (Pinto *et al.*, 1982; Gomes *et al.*, 2003). Dessa forma, a identificação deste helminto no equimídeo *T. laurentius* amplia o espectro de hospedeiros conhecidos, sugerindo uma flexibilidade adaptativa deste táxon.

A ocorrência de *A. raillieti* em um roedor no semiárido pode estar associada a fatores ecológicos e de uso do habitat. Análises evolutivas prévias demonstram que eventos de troca de hospedeiro (*host-switching*) moldaram a diversificação da família Aspidoderidae, permitindo que estes parasitos colonizassem linhagens de mamíferos filogeneticamente distantes em virtude de convergências ecológicas e sobreposição de nichos (Jiménez *et al.*, 2012). Por apresentar um ciclo de vida monoxênico, a transmissão deste parasito ocorre a partir do contato do hospedeiro com formas infectantes presentes no ambiente. Neste contexto, a utilização de afloramentos rochosos ("lajedos") como sítios de abrigo pelo punaré e por

marsupiais locais, como *Didelphis albiventris*, sugere que a sobreposição espacial atue como um facilitador epidemiológico (Simões *et al.*, 2017). É provável que o compartilhamento desses micro-habitats propicie o contato de *T. laurentius* com um ambiente previamente contaminado por fezes de marsupiais (hospedeiros típicos), viabilizando novos eventos locais de troca de hospedeiro.

Morfometricamente, os espécimes de *A. raillieti* recuperados de *Thrichomys* apresentaram dimensões corporais superiores àquelas descritas na literatura para indivíduos coletados em marsupiais (Travassos, 1913; Santos *et al.*, 1990; Almeida, 2023). Estudos anteriores demonstram que esta espécie de nematódeo possui plasticidade fenotípica, podendo apresentar variações morfométricas significativas dependendo do hospedeiro e da localidade analisada (Varella *et al.*, 2022). O maior tamanho observado no novo hospedeiro pode ser reflexo de um fenômeno de "liberação ecológica" (*density-dependent release*). Na ausência das infecções massivas e da forte competição intraespecífica comumente observadas no ceco de *Didelphis* spp., sugere-se que o intestino do punaré ofereça condições fisiológicas e espaciais que permitem um maior desenvolvimento individual do parasito.

Quanto ao rectularídeo *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis*, além da confirmação de sua identidade taxonômica, um aspecto biogeográfico e ecológico relevante observado no presente estudo diz respeito à variação morfométrica das fêmeas. Os espécimes recuperados apresentaram dimensões corporais (média de 21,56 mm) maiores do que as populações previamente descritas para o Cerrado (12 a 14 mm) (Grossmann, 2015; Costa *et al.*, 2018) e assemelham-se em porte ao holótipo descrito originalmente por Quentin (1967) em Pernambuco, também sob o domínio do semiárido. Esta variação no tamanho corporal, associada à estabilidade dos caracteres qualitativos diagnósticos (como o número de pentes e espinhos), parece evidenciar uma plasticidade fenotípica da espécie. Neste cenário, sugere-se que fatores ambientais locais, possivelmente relacionados à disponibilidade nutricional ou à abundância de hospedeiros intermediários na Caatinga, atuem como moduladores do desenvolvimento do parasito, influenciando o seu tamanho final sem alterar sua identidade taxonômica.

A presença do cestódeo *Raillietina* sp. em *T. laurentius* neste estudo amplia a distribuição geográfica conhecida deste parasito para o estado do Ceará. Historicamente, o gênero já havia sido registrado neste hospedeiro (sob a sinonímia *Cercomys laurentius*) na

Caatinga de Pernambuco (Rêgo, 1967), bem como no congênere *Thrichomys fosteri* (sin. *T. pachyurus*) no Pantanal (Simões *et al.*, 2010).

Apesar de não ser um novo hospedeiro, a caracterização morfológica dos espécimes do Ceará revelou detalhes taxonômicos importantes que suscitam questionamentos evolutivos. As cápsulas ovígeras observadas contêm um número reduzido de ovos (três a quatro por cápsula). Este caráter parece distinguir a população deste estudo das espécies mais frequentemente reportadas em roedores no Brasil. Notam-se divergências morfológicas em relação à *Raillietina* (*R.*) *trinitatae* (oito a 12 ovos) e *Raillietina* (*R.*) *demerariensis* (aproximadamente 20 a 75 ovos) (Gonçalves *et al.*, 2006). Observa-se também um provável distanciamento em relação à *Raillietina celebensis*, parasito comum de *Rattus norvegicus* no Brasil, que apresenta cápsulas contendo geralmente de quatro a nove ovos (Simões *et al.*, 2017). A morfologia dos espécimes da Caatinga assemelha-se mais a registros recentes de *Raillietina* sp. em *Sigmodon* no México (Panti-May *et al.*, 2023), o que parece sugerir a circulação de uma linhagem distinta daquelas classicamente descritas na América do Sul.

Sob a ótica ecológica, a infecção por *Raillietina* sp. pode fornecer indícios sobre a dieta de *T. laurentius*. Como os cestódeos da família Davaineidae possuem ciclos de vida heteroxenos, supõe-se que a infecção do roedor ocorra exclusivamente através da ingestão de hospedeiros intermediários, como formigas e besouros (Simões *et al.*, 2017). O registro deste parasito em ambas as fitofisionomias estudadas (Carrasco e Mata Seca), ainda que em baixa prevalência e intensidade, sugere que *T. laurentius* possa manter um hábito alimentar onívoro com tendências insetívoras consistente nas diferentes áreas. Esse padrão trófico possivelmente atue como um facilitador ecológico para a manutenção de ciclos parasitários complexos, mesmo em ambientes semiáridos.

No que tange à *W. cerradensis*, um roedor sigmodontíneo endêmico de matas de galeria e áreas de transição dos biomas Cerrado e Caatinga, cuja biologia e distribuição vêm sendo consolidadas apenas por levantamentos mastozoológicos (Bezerra *et al.*, 2013; Gurgel-Filho *et al.*, 2015; Olímpio *et al.*, 2016), os dados parasitológicos aqui apresentados constituem uma contribuição para o conhecimento da sua comunidade helmíntica. A literatura restringia-se a registros de infecção no congênere *Wiedomys pyrrhorhinos* (Wied-Neuwied, 1821), do qual são conhecidos apenas os nematódeos *Hassalstrongylus hoineffae* (Durette-Desset, 1969) Durette-Desset, 1971 e *Hassalstrongylus chabaudi* Diaw, 1976 (Durette-Desset, 1969; Diaw, 1976).

Neste cenário, a identificação de *S. criceti* neste hospedeiro na área de Carrasco não apenas representa um novo registro de hospedeiro para o nematódeo, como também preenche uma lacuna no perfil ecológico deste cricetídeo. Historicamente, a distribuição geográfica de *S. criceti* no Brasil encontrava-se restrita a infecções em outros cricetídeos na Caatinga de Pernambuco e no Cerrado do Distrito Federal (Quentin, 1969; Grossmann, 2015). Desta forma, este achado amplia a distribuição conhecida da espécie para a porção setentrional do Nordeste brasileiro, sugerindo que *W. cerradensis* atue como um mantenedor do ciclo deste oxiurídeo nas fitofisionomias arbustivas do semiárido.

O presente estudo demonstra a utilidade da associação de diferentes ferramentas morfológicas para a identificação de helmintos no semiárido. O uso conjunto da morfometria clássica e da Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) permitiu a diagnose segura de nove táxons parasitos. Essa precisão taxonômica mostrou-se uma etapa preliminar fundamental para garantir a confiabilidade das análises ecológicas subsequentes, sustentando a correta avaliação dos parâmetros de infecção e da estrutura das comunidades parasitárias nos roedores estudados.

CAPÍTULO II

ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE HELMINTOS DE *Thrichomys laurentius* (RODENTIA: ECHIMYIDAE) EM DUAS SUBUNIDADES FITOGEOGRÁFICAS DA CAATINGA.

3. CAPÍTULO II - Comunidade de helmintos de *Thrichomys laurentius* (Rodentia: Echimyidae) em duas subunidades fitogeográficas contrastantes da Caatinga

RESUMO

A estruturação das comunidades de parasitos em pequenos mamíferos parece resultar de uma complexa interação entre fatores intrínsecos ao hospedeiro e fatores extrínsecos condicionados pelo ambiente. O presente estudo investigou a composição e a estrutura da helmintofauna do roedor caviomorfo *Thrichomys laurentius*, comparando duas populações em fitofisionomias contrastantes no bioma Caatinga: Carrasco (vegetação arbustiva aberta, N=15) e Mata Seca (Floresta Tropical Pluvial Subdecidual, N=12). Vinte e sete espécimes de *T. laurentius* foram examinados, dos quais foi recuperada uma helmintofauna composta por sete espécies. Constatou-se que *Heligmostrongylus almeidai* foi a espécie dominante no Carrasco, enquanto na Mata Seca observou-se a codominância de *H. almeidai* e *Paraheligionella interrogans*. A prevalência total na Mata Seca atingiu 100%, uma diferença notável em relação aos 53% registrados no Carrasco, o que parece evidenciar o papel do habitat como um rigoroso filtro ambiental. Modelos Lineares Generalizados (GLMs) indicaram que a subunidade fitogeográfica foi o preditor mais influente para os índices de diversidade, enquanto o peso corporal do hospedeiro influenciou positivamente a diversidade de Shannon e Simpson. A Mata Seca parece ter favorecido uma abundância e prevalência significativamente maiores dos nematódeos dominantes. Ao nível de comunidade, o ambiente influenciou significativamente a composição parasitária (PERMANOVA, $R^2 = 0,26$; $p = 0,001$). Curiosamente, a diversidade de espécies (Shannon e Simpson) foi maior no Carrasco do que na Mata Seca, possivelmente devido à alta dominância numérica nesta última. A elevada variação entre hospedeiros (Diversidade Beta Total, $\beta_{sor} = 0,84$) foi dominada pelo componente de substituição (*turnover*). Estes resultados sugerem que as variações fisionômicas locais na Caatinga impõem filtros que governam o sucesso de geo-helmintos. Além disso, o estudo ampliou o conhecimento da fauna helmintológica do hospedeiro com o primeiro registro de *Aspidodera raillieti* em *T. laurentius*.

Palavras-chave: Ecologia de parasitos, *Heligmostrongylus tcheprakovae*, Carrasco, Brejo de Altitude, Fatores bióticos, Caatinga.

ABSTRACT

The structuring of parasite communities in small mammals seems to result from a complex interaction between intrinsic host factors and extrinsic factors conditioned by the environment. The present study investigated the composition and structure of the helminth fauna of the caviomorph rodent *Thrichomys laurentius*, comparing two populations in contrasting phytogeographies within the Caatinga biome: Carrasco (open shrub vegetation, N=15) and Dry Forest (Tropical Subdeciduous Rainforest, N=12). Twenty-seven specimens of *T. laurentius* were examined, from which a helminth fauna composed of seven species was recovered. It was found that *Heligmostrongylus almeidai* was the dominant species in the Carrasco, whereas in the Dry Forest, a codominance of *H. almeidai* and *Paraheligionella interrogans* was observed. The total prevalence in the Dry Forest reached 100%, a notable difference compared to the 53% recorded in the Carrasco, which seems to evidence the role of the habitat as a rigorous environmental filter. Generalized Linear Models (GLMs) indicated that the phytogeographic subunit was the most influential predictor for diversity indices, while host body weight positively influenced Shannon and Simpson diversity. The Dry Forest seems to have favored a significantly higher abundance and prevalence of the dominant nematodes. At the community level, the environment significantly influenced parasite composition (PERMANOVA, $R^2 = 0.26$; $p = 0.001$). Interestingly, species diversity (Shannon and Simpson) was higher in the Carrasco than in the Dry Forest, possibly due to the high numerical dominance in the latter. The high inter-host variation (Total Beta Diversity, $\beta_{sor} = 0.84$) was dominated by the replacement component (*turnover*). These results suggest that local physiognomic variations in the Caatinga impose filters that govern the success of geohelminths. Furthermore, the study expanded the knowledge of the host's helminthological fauna with the first record of *Aspidodera raillieti* in *T. laurentius*.

Keywords: Parasite ecology, *Heligmostrongylus tcheprakovae*, Carrasco, Brejo de Altitude, Biotic factors, Caatinga.

3.1. Introdução

A ecologia de parasitos investiga a complexa rede de fatores que afetam diversos níveis de organização biológica (Poulin, 2007). A estrutura das comunidades de parasitos em pequenos mamíferos é determinada por uma interação complexa de fatores bióticos (intrínsecos ao hospedeiro, como peso e sexo) e fatores abióticos (extrínsecos, associados ao ambiente, como habitat e clima) (Aho, 1990; Cardoso *et al.*, 2020). Entre os atributos do hospedeiro, a massa corporal tem sido identificada como um dos principais preditores da variação na riqueza de parasitos (Kamiya *et al.*, 2014), frequentemente explicada pela relação espécie-área e pelo maior consumo de alimento, o que aumenta a exposição às formas infectantes (Costa *et al.*, 2022). O sexo do hospedeiro também é relevante; a infecção mais elevada em machos é um padrão comum (Zuk & McKean, 1996), potencialmente ligada ao comportamento exploratório e a áreas de vida (*home ranges*) maiores (Rossin & Malizia, 2002).

Em contrapartida, as características ambientais, particularmente a heterogeneidade do habitat, atuam como filtros ecológicos cruciais (Simões *et al.*, 2010). As condições do habitat regulam a sobrevivência, o desenvolvimento e a transmissão das fases de vida livre dos parasitos, especialmente dos geohelmintos (Anderson, 2000; Cardoso *et al.*, 2016).

O bioma Caatinga, caracterizado por condições semiáridas e estresse hídrico, impõe uma forte barreira ambiental que limita o estabelecimento de alguns parasitos (Simões *et al.*, 2017). No entanto, a Caatinga não é homogênea; trata-se de um mosaico de paisagens (Gomes *et al.*, 2010). Duas fitofisionomias contrastantes, a Mata Seca (uma Floresta Estacional Subdecidual que atua como refúgio méxico) e o Carrasco (uma vegetação arbustiva xerófila densa), representam filtros ambientais distintos que podem modular a composição das comunidades de helmintos de forma diferenciada.

O roedor *Thrichomys laurentius* Thomas, 1904 (Echimyidae) é um modelo ideal para avaliar esse impacto, pois habita ambas as fisionomias (Carvalhães *et al.*, 2015). Embora o gênero *Thrichomys* Trouessart, 1880 possua ampla distribuição, o conhecimento sobre sua helmintofauna varia consideravelmente entre espécies e biomas. Em *Thrichomys fosteri* Thomas, 1903 do Pantanal, um bioma sazonalmente alagado, uma comunidade rica de 12 espécies de helmintos foi documentada (Simões *et al.*, 2010). Na Caatinga, um levantamento anterior de *T. laurentius* registrou uma riqueza menor, de apenas quatro espécies de nematódeos

(*Heligmostrongylus almeidai* Durette-Desset & Tchéprakoff, 1969, *Paraheligmonella interrogans* (Lent & Freitas, 1938) Durette-Desset, 1971, *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968 e *Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969), sugerindo que as condições semiáridas podem atuar como um filtro restritivo (Simões *et al.*, 2017). No entanto, ainda não foi explorado como a heterogeneidade interna da Caatinga, especificamente o contraste entre áreas arbustivas xerófilas (Carrasco) e enclaves florestais úmidos (Mata Seca), influencia a estruturação dessas comunidades em *T. laurentius*.

Para preencher esta lacuna de conhecimento, os objetivos deste estudo foram: (1) caracterizar e comparar a estrutura da comunidade de helmintos de *T. laurentius* entre as fitofisionomias de Mata Seca e Carrasco; (2) avaliar a influência do tipo de habitat e dos atributos do hospedeiro (sexo e peso corporal) na diversidade das infracomunidades utilizando Modelos Lineares Generalizados (GLMs); e (3) avaliar a estrutura da comunidade por meio de análises de diversidade beta e similaridade.

3.2. Material e Métodos

3.2.1. Área de Estudo e Coleta dos Hospedeiros

A área de estudo foi a mesma descrita no Capítulo I.

3.2.2. Coleta e identificação dos roedores

A captura dos roedores ocorreu conforme relatado no Capítulo I.

3.2.3. Análise morfológica dos helmintos.

A coleta e identificação dos helmintos ocorreu conforme relatado no Capítulo I.

3.2.4. Análise de Dados

A caracterização da infecção seguiu a metodologia de Bush *et al.* (1997). Primeiro, a Prevalência (P) foi calculada, definida como a proporção de hospedeiros infectados em relação ao número total de hospedeiros examinados. A Abundância Média (AM) foi determinada pelo número total de indivíduos de uma espécie de helminto dividido pelo número total de hospedeiros. A Intensidade Média (IM) representa o número total de parasitos dividido apenas pelo número de hospedeiros efetivamente infectados. Finalmente, para classificar a importância das espécies na comunidade, utilizou-se o Índice de Importância (I) (Thul *et al.*, 1985), permitindo a categorização das espécies como: dominantes (espécies que mais contribuem para a comunidade) ($I \geq 1,0$); co-dominantes/secundárias (contribuem significativamente, embora em menor grau que as dominantes) ($0,01 \leq I < 1,0$); ou satélites/subordinadas (ocorrem infreqüencialmente e contribuem menos que as demais) ($0 < I < 0,01$).

A diversidade de espécies para cada infracomunidade foi quantificada utilizando os Números de Hill (Hill, 1973), que fornecem medidas complementares: riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Shannon ($q = 1$) e diversidade de Simpson ($q = 2$). Esses índices foram calculados separadamente para cada hospedeiro.

Para avaliar a influência de preditores bióticos (sexo, peso e tamanho corporal do hospedeiro) e abióticos (subunidade fitogeográfica Carrasco ou Mata Seca) sobre os índices de diversidade, ajustamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) aos dados parasitológicos.

Antes do ajuste dos GLMs, avaliamos a colinearidade entre as variáveis preditoras (peso, tamanho corporal e sexo). Quando detectada colinearidade forte, as variáveis redundantes foram excluídas. Correlações entre variáveis quantitativas foram avaliadas pelo teste de correlação de Pearson. Associações entre variáveis categóricas foram avaliadas por testes de qui-quadrado, enquanto associações entre variáveis categóricas e contínuas foram testadas por testes t. Após esse procedimento de triagem, o modelo global foi ajustado incluindo apenas as variáveis menos correlacionadas, além da subunidade fitogeográfica. A seleção dos modelos mais parcimoniosos baseou-se no Critério de Informação de Akaike corrigido (AICc), sendo considerados plausíveis todos os modelos com $\Delta \text{AICc} \leq 2$ (Lukacs *et al.*, 2007).

Para quantificar a dissimilaridade na composição de espécies entre as infracomunidades, utilizamos a Diversidade Beta total (β_{sor}), baseada na dissimilaridade de Sørensen (Baselga, 2010). A decomposição aditiva proposta por Baselga (2010) particionou a dissimilaridade total em dois componentes: Substituição (*Turnover*, β_{sim}), que reflete a substituição de espécies ao longo do gradiente, e Aninhamento (*Nestedness*, β_{nes}), que representa a perda ou ganho hierárquico de espécies.

O efeito do ambiente (subunidade fitogeográfica) na estrutura das infracomunidades foi testado por meio de uma Análise de Variância Multivariada Permutacional (PERMANOVA), com matriz de dissimilaridade de Sørensen e 999 permutações. As diferenças foram visualizadas por Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS).

Todas as análises foram realizadas no software R versão 4.5.2 (R Core Team 2025), adotando nível de significância de 5%. Os pacotes utilizados foram: vegan (análises multivariadas e colinearidade), MuMIn (seleção de modelos), iNEXT (Números de Hill) e betapart (diversidade beta).

3.3. Resultados

3.3.1. Helmintofauna, Parâmetros Descritivos e Composição da Comunidade.

Um total de 27 espécimes de *T. laurentius* foi analisado, sendo 15 capturados na área de Carrasco (cinco machos, sete fêmeas e três sem sexo identificado) e 12 na Mata Seca (seis machos e seis fêmeas). Observou-se uma elevada abundância numérica total, estimada em 3.006 espécimes de helmintos recuperados em todos os hospedeiros. Um contraste nos parâmetros de infecção foi observado entre as áreas: na Mata Seca, todos os hospedeiros (100%, 12/12) estavam infectados, enquanto no Carrasco apenas 53% (8/15) apresentaram infecção (Tabela 5).

Tabela 5: Parâmetros parasitológicos para a comunidade de helmintos de *Thrichomys laurentius* nos ambientes de Carrasco e Mata Seca.

Area	N	Hospedeiros Infectados	Prevalência (%)	Abundância Total	Riqueza de Espécies (S)
Carrasco	15	8	53%	155	5
Mata Seca	12	12	100%	2,851	4
Total	27	20	74%	3,006	7

A helmintofauna total consistiu em sete espécies: os nematódeos *Heligmostrongylus almeidai* Durette-Desset & Tchérakoff, 1969, *Parahelimonella interrogans* (Lent & Freitas, 1938) Durette-Desset, 1971, *Stilestrongylus freitasi* Durette-Desset, 1968, *Stilestrongylus* sp., *Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969, *Aspidodera raillieti* Travassos, 1913, e o cestódeo *Raillietina* sp.. A Mata Seca e o Carrasco compartilharam *H. almeidai* e *Raillietina* sp.. As espécies *H. freitasi*, *A. raillieti* e *S. freitasi* ocorreram apenas no Carrasco, enquanto *P. interrogans* e *Stilestrongylus* sp. ocorreram apenas na Mata Seca.

A comunidade foi numericamente dominada por nematódeos. A maior intensidade média total de infecção foi registrada para *H. almeidai* na Mata Seca (IM = $146,91 \pm 168,54$), onde também atingiu 100% de prevalência em hospedeiros machos. *H. almeidai* foi a única espécie classificada como Dominante no Carrasco (I = 2,3556), enquanto na Mata Seca, tanto *H. almeidai* (I = 123,4444) quanto *P. interrogans* (I = 101,2917) foram dominantes (Tabela 6).

Tabela 6 Prevalência (P), intensidade média (IM), abundância média (AM) e índice de importância da helmintofauna de *Thrichomys laurentius* nas fitofisionomias de Carrasco e Mata Seca na Caatinga, Brasil.

	Subunidade Fitogeográfica	Prevalência % (CI 95%)	Intensidade Média ± DP	Abundância Média ± DP	Índice de Importância	Categoria
NEMATODA						
<i>Heligmostrongylus almeidai</i>	Carrasco	33,33 (11,8 - 61,6)	21.20 ± 39,61	7,07 ± 23,57	2,3556	Dominante
	Mata Seca	91,67 (61,5 - 99,8)	146,91 ± 168,54	134,67 ± 166,19	123,4444	Dominante
<i>Paraheligionella interrogans</i>	Carrasco	-	-	-	-	-
	Mata Seca	91,67 (61,5 - 99,8)	120,55 ± 118,54	110,50 ± 118,26	101,2917	Dominante
<i>Stilestrongylus freitasi</i>	Carrasco	6,67 (0,2 - 32)	13,00	0,87 ± 3,36	0,0578	Satélite
	Mata Seca	-	-	-	-	-
<i>Stilestrongylus</i> sp.	Carrasco	-	-	-	-	-
	Mata Seca	8,33 (0,2 - 38,5)	1.00	0,08 ± 0,29	0.0069	Satélite
<i>Helminthoxys freitasi</i>	Carrasco	13,33 (1,7 - 40,5)	5.00 ± 4.24	0,67 ± 2,09	Satellite	Satélite
	Mata Seca	-	-	-	-	-
<i>Aspidodera raillieti</i>	Carrasco	6,67 (0,2 - 32)	24,00	1,60 ± 6,20	0.1067	Secundário
	Mata Seca	-	-	-	-	-
CESTODA						
<i>Raillietina</i> sp.	Carrasco	6,67 (0,2 - 32)	2,00	0,13 ± 0,52	0,0089	Satélite
	Mata Seca	8.33 (0,2 - 38,5)	2,00	0,17 ± 0,58	0,0139	Satélite

3.3.2. Influência das características do hospedeiro e da subunidade fitogeográfica na diversidade de parasitos

Apenas as variáveis corporais e peso corporal do hospedeiro apresentaram correlação ($r = 0,9429$; $gl = 17$; $p < 0,001$). Assim, nossos modelos globais ajustados na análise de GLM incluíram as variáveis sexo (macho/fêmea), peso corporal e subunidade fitogeográfica (Carrasco/Mata Seca) como preditores.

Em relação ao dimorfismo sexual, não foram encontradas diferenças estatisticamente significativas nas medidas biométricas entre os sexos. O tamanho corporal médio não diferiu entre fêmeas (202,7) e machos (200,0) (teste t de Welch, $p = 0,85$). Da mesma forma, o peso corporal não apresentou diferença significativa entre fêmeas (média: 242,2) e machos (média: 224,8) (teste t de Welch, $p = 0,66$).

Para todos os números de Hill, riqueza de espécies ($q = 0$), diversidade de Shannon ($q = 1$) e diversidade de Simpson ($q = 2$), a análise de GLM identificou a subunidade fitogeográfica (Mata Seca) como o preditor mais influente da diversidade de helmintos por hospedeiro, apresentando um efeito positivo significativo (Tabela 7). Além disso, modelos combinando o tipo de habitat com o peso corporal ou com o sexo do hospedeiro também receberam suporte (Tabela 7). Nesses casos, observou-se uma influência positiva de hospedeiros machos na riqueza de espécies de helmintos, e do peso corporal nas diversidades de Shannon e Simpson.

Tabela 7: Resultados da seleção de Modelos Lineares Generalizados (GLM) para os números de Hill das infracomunidades de helmintos ($q = 0, 1, 2$). As variáveis preditoras incluíram Peso do hospedeiro, Sexo e Subunidade fitogeográfica. $\Delta AICc$ = diferença entre o Critério de Informação de Akaike corrigido ($AICc$) de cada modelo e o do modelo com maior suporte; *Weight* = pesos de Akaike (representando a probabilidade de um determinado modelo ser o melhor entre o conjunto de candidatos); K = número de parâmetros no modelo. Exceto para o modelo Nulo, apenas modelos com suporte substancial ($\Delta AICc \leq 2$) são apresentados.

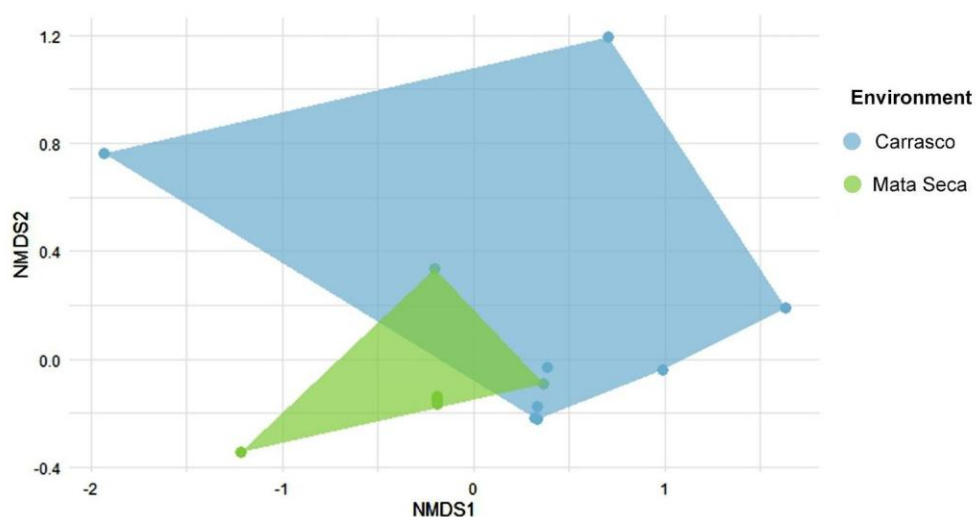
Número de Hill	Modelo	$\Delta AICc$	Weight	K
q = 0 (Riqueza)	Subunidade Fitogeográfica	0	0,521	3
	Sexo do Hospedeiro + Subunidade Fitogeográfica	1,66	0,227	4
	Null	6,76	0,018	2
q = 1 (Shannon)	Subunidade Fitogeográfica	0	0,455	3
	Peso Corporal + Subunidade Fitogeográfica	1,06	0,268	4

Null		5,33	0,032	2
q = 2 (Simpson)	Subunidade Fitogeográfica	0	0,439	3
	Peso Corporal + Subunidade Fitogeográfica	0,74	0,304	4
	Null	5,19	0,033	2

A Diversidade Beta total entre as infracomunidades (β_{sor}) foi elevada, atingindo 0,84, o que indica uma dissimilaridade na composição de parasitos entre os hospedeiros individuais. Essa variação foi impulsionada primordialmente pelo componente de Substituição (*Turnover*), que contribuiu com 0,77, valor consideravelmente superior ao componente de Aninhamento (*Nestedness*), que contribuiu com 0,07.

A análise de PERMANOVA confirmou que a subunidade fitogeográfica (Ambiente) teve um efeito significativo na estrutura da comunidade de helmintos (PERMANOVA, $R^2 = 0,26$; $F = 6,25$; $p = 0,001$). O NMDS ($stress = 0,007$) demonstrou uma separação visual clara das infracomunidades entre os dois habitats (Figura 11).

Figura 11 - Escalonamento Multidimensional Não-Métrico (NMDS) baseado na dissimilaridade de Sørensen, calculada a partir de dados de presença-ausência das infracomunidades de helmintos de *T. laurentius*. A ordenação ilustra a separação na composição entre hospedeiros dos ambientes de Carrasco e Mata Seca.



3.4. Discussão

A helmintofauna total diagnosticada neste estudo para o roedor *T. laurentius* consistiu em sete espécies, o que configura uma riqueza taxonômica relativamente restrita. Esse padrão torna-se evidente quando comparado a registros de infecção em táxons congêneres em biomas sazonalmente alagados, como *T. fosteri* (sin. *T. pachyurus*) no Pantanal, onde uma comunidade composta por 12 espécies já foi documentada (Simões *et al.*, 2010). Consequentemente, essa restrição na diversidade reforça a premissa de que o bioma Caatinga, caracterizado por alta imprevisibilidade climática e estresse hídrico (Ayoade, 1986; Dallas & Presley, 2014; Kamiya *et al.*, 2014), pode atuar como um filtro ambiental que limita o estabelecimento e a persistência de parasitos (Anderson, 2000). Essa configuração comunitária, frequentemente pautada pela baixa riqueza e pela alta dominância ou agregação de táxons específicos, alinha-se a padrões previamente reportados em outros vertebrados da Caatinga, incluindo répteis (Araujo-Filho *et al.*, 2014; Araujo-Filho *et al.*, 2020). Tal convergência ecológica corrobora a hipótese de que a aridez atua selecionando espécies generalistas ou linhagens parasitárias altamente adaptadas à dessecação (Simões *et al.*, 2017).

A influência determinante das variáveis ambientais na estruturação da comunidade de helmintos tem sido amplamente reconhecida na ecologia parasitária (Poulin, 2007). Neste contexto, a composição parasitária aqui observada parece refletir tanto uma estrita especificidade hospedeira quanto possíveis dinâmicas de compartilhamento com a mastofauna simpátrica na Caatinga. As linhagens da família Heligmonellidae, representadas por *H. almeidai* e *P. interrogans*, foram predominantes, o que corrobora os achados anteriores para *T. laurentius* no bioma (Simões *et al.*, 2017). Por outro lado, a ocorrência de *Stilestrongylus freitasi* em *T. laurentius*, embora em baixa frequência, sugere um provável compartilhamento com o roedor *Necromys lasiurus*, o qual tem sido frequentemente reportado como o hospedeiro típico deste helminto na Caatinga e no Cerrado (Simões *et al.*, 2017; Costa *et al.*, 2019). Além disso, a presença de *A. raillieti*, registrada exclusivamente no Carrasco neste estudo, sugere uma expressiva conexão ecológica por meio de possíveis eventos de troca de hospedeiro (*host-switching*). Historicamente, este nematódeo é um parasito característico de marsupiais didelfídeos, como *Didelphis* spp. e *Philander* spp. (Travassos, 1913; Santos *et al.*, 1990). É plausível inferir que a sua colonização no roedor caviomorfo *T. laurentius* indique que o compartilhamento de micro-habitats, especialmente os abrigos em afloramentos rochosos e

lajedos característicos do semiárido, possa facilitar a transmissão cruzada entre linhagens distintas de mamíferos simpátricos (Jiménez *et al.*, 2012; Simões *et al.*, 2017).

Os resultados obtidos sugerem que o contraste local entre as áreas amostradas possa desempenhar um papel fundamental na estruturação das comunidades. A Mata Seca (Floresta Tropical Pluvial Subdecidual), que funciona como um refúgio méxico com solos areno-argilosos e maior retenção de umidade (Marques, 2024), parece ter favorecido significativamente a abundância e prevalência de *H. almeidai* (91,67%) e a ocorrência exclusiva de *P. interrogans*. A dominância dessas espécies sugere um possível sucesso adaptativo da família Heligmonellidae no microclima favorável da Mata Seca. Esse padrão é consistente com a biologia dos tricostrongilídeos, cujas larvas de vida livre (L3) requerem umidade no solo para sobreviver e se desenvolver até infectar o hospedeiro (Anderson, 2000; Simões *et al.*, 2010). A importância da disponibilidade de água como fator limitante na Caatinga tem sido demonstrada de forma semelhante para outras comunidades de vertebrados, como lagartos, onde a abundância de nematódeos monoxenos tende a atingir o pico durante a estação chuvosa (Araujo-Filho *et al.*, 2016). Analogamente, é plausível inferir que a Mata Seca possa funcionar como um ambiente perenemente favorável, semelhante à estação chuvosa, para a manutenção de altas abundâncias de geohelmintos, em contraste com o Carrasco.

Em contraste, o Carrasco, caracterizado por uma formação xerofítica aberta e solos arenosos com menor retenção de água (Marques, 2024), parece impor condições restritivas à proliferação massiva de larvas de vida livre dependentes de umidade. No entanto, verificou-se um padrão ecológico peculiar em relação à diversidade: embora a Mata Seca seja um ambiente mais rico em recursos, os índices de diversidade de Shannon e Simpson apresentaram-se maiores no Carrasco. Uma provável explicação para este cenário é que a condição mais úmida da Mata Seca permitiu a superdominância de *H. almeidai* (Índice de Importância > 123), o que reduziu drasticamente a equitabilidade da comunidade. Inversamente, no Carrasco, o "rigor" ambiental parece ter limitado a dominância numérica desta espécie, permitindo uma distribuição mais equitativa e a persistência de espécies com ovos resistentes à dessecação, como *A. raillieti* (Aspidoderidae) e *H. freitasi* (Oxyuridae). Nessas espécies, a estratégia adaptativa consiste no desenvolvimento da larva infectante (L3) retida no interior do próprio ovo. Desta forma, como a larva não eclode no micro-habitat externo, ela permanece confinada e protegida por uma casca espessa até o momento da ingestão pelo hospedeiro definitivo (Robles & Navone, 2007), o que diminui a sua vulnerabilidade à aridez.

Adicionalmente, a dinâmica ecológica de parasitos de ciclo indireto fornece perspectivas alternativas sobre as restrições ambientais. A presença do cestódeo *Raillietina* sp., detectado com baixa prevalência tanto na Mata Seca quanto no Carrasco, sugere que os hospedeiros intermediários artrópodes necessários (como pequenos insetos ou besouros) são suficientemente resilientes ou abundantes em ambas as fitofisionomias para sustentar a transmissão (Khalil *et al.*, 1994). Esta observação corrobora fortemente o perfil trófico conhecido de *T. laurentius* como um generalista com tendências insetívoras (Lessa & Costa, 2009), reforçando o elo trófico entre a dieta do hospedeiro e a transmissão parasitária.

A Diversidade Beta total entre as infracomunidades indicou dissimilaridade na composição de parasitos entre os hospedeiros individuais (Baselga, 2017; Cardoso *et al.*, 2020). Essa variação foi impulsionada primordialmente pelo componente de Substituição ($Turnover = 0,77$), que foi significativamente superior ao componente de Aninhamento (0,07). A dominância da Substituição implica que a diferença na composição de espécies se deve à troca de espécies ao longo do gradiente ambiental (Mata Seca/Carrasco) (Baselga, 2017). Esse padrão reflete a alta especificidade hospedeiro-parasito e as respostas das espécies aos filtros ambientais locais (Holmes & Price, 1986; Poulin *et al.*, 2011).

Além dos fatores ambientais, elementos intrínsecos que atuam na escala do hospedeiro individual também desempenharam um papel crítico. A análise de GLM identificou o peso corporal do hospedeiro como um preditor significativo para a abundância das espécies dominantes. Esse achado é consistente com a literatura que sugere que hospedeiros mais pesados, presumivelmente mais velhos, possuem um tempo de exposição mais longo aos parasitos, levando a um acúmulo gradual de infecções (Behnke *et al.*, 1999). Essa relação positiva entre massa corporal e parasitismo parece ser um padrão ecológico consistente para vertebrados na Caatinga, tendo sido também relatada para répteis (Araujo-Filho *et al.*, 2016), reforçando o papel dos traços intrínsecos do hospedeiro na estruturação da comunidade.

O efeito positivo do peso corporal também pode ser interpretado sob a ótica da Hipótese da Biogeografia de Ilhas, na qual indivíduos maiores podem oferecer um maior número de nichos ou recursos para colonização (Kamiya *et al.*, 2014; Dallas *et al.*, 2019). Finalmente, observou-se uma tendência de hospedeiros machos exibirem maior abundância e prevalência de helmintos. Esse dimorfismo parasitário sexual é frequentemente associado ao comportamento mais exploratório dos machos e a áreas de vida maiores, aumentando o risco

de contato com estágios infectantes no ambiente (Zuk & McKean, 1996; Lambert *et al.*, 2008; Simões *et al.*, 2014).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base nos resultados obtidos neste estudo sobre a helmintofauna de roedores na Caatinga, conclui-se que:

- O presente trabalho apresenta o primeiro registro formal da helmintofauna para o roedor endêmico *Wiedomys cerradensis*, com a identificação do nematódeo *Syphacia criceti*. Adicionalmente, fornece a primeira análise ultraestrutural (via Microscopia Eletrônica de Varredura - MEV) desta espécie de parasito, elucidando caracteres morfológicos diagnósticos fundamentais para a sua diferenciação específica.
- Registra-se, pela primeira vez, a ocorrência de *Aspidodera raillieti* parasitando o roedor caviomorfo *Thrichomys laurentius*. Este achado constitui um novo registro de hospedeiro e um novo registro de localidade para esta espécie na área de estudo, o que sugere a ocorrência de possíveis eventos de troca de hospedeiro (*host-switching*) facilitados pelo compartilhamento de micro-habitats.
- A distribuição geográfica dos helmintos já registrados anteriormente para os gêneros *Thrichomys* e *Necomys* foi expressivamente ampliada, confirmando a circulação destes parasitos na região norte do bioma Caatinga.
- A comparação entre as subunidades fitogeográficas demonstrou que o Carrasco e a Mata Seca, especificamente no roedor *Thrichomys laurentius*, parecem atuar de forma diferencial na estruturação das comunidades parasitárias. Tais dados sugerem que as características microclimáticas distintas destas fitofisionomias operam como filtros ambientais, influenciando fortemente os padrões de infecção observados nos roedores.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AB'SÁBER, A. N. O domínio morfoclimático semi-árido das caatingas brasileiras. **Geomorfologia**, São Paulo, n. 43, p. 1–39, 1974.
- ABREU, E. F. *et al.* Lista de Mamíferos do Brasil. Comitê de Taxonomia da Sociedade Brasileira de Mastozoologia (CT-SBMz), 2021. Disponível em: <https://sbmz.org/mamiferos-do-brasil/>. Acesso em: 23 de fevereiro de 2026.
- AHO, J. M. Helminth communities of amphibians and reptiles: Comparative approaches to understanding patterns and processes. *In*: ESCH, G. W.; BUSH, A. O.; AHO, J. M. (ed.). **Parasite communities: patterns and processes**. Dordrecht: Springer, 1990. p. 157–195.
- ALBUQUERQUE, U. P. *et al.* Caatinga: The Scientific Negligence. **Tropical Conservation Science**, v. 5, n. 3, p. 321–329, 2012.
- ALMEIDA, K. S.; FREITAS, F. L. C.; TEBALDI, J. H.; NASCIMENTO, A. A. Helminths parasites of *Mocós* (*Kerodon rupestris* Rodentia: Caviidae) de vida livre e de cativeiro, no semiárido nordestino brasileiro. **Archives of Veterinary Science**, Curitiba, v. 13, n. 2, p. 133–139, 2008. DOI: [10.5380/avs.v13i2.11614](https://doi.org/10.5380/avs.v13i2.11614).
- AMATO, J. F. R.; BOEGER, W. A.; AMATO, S. B. **Protocolos para laboratório: coleta e processamento de parasitos de pescado**. Seropédica: Imprensa Universitária, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, 1991. 81 p.
- ANDERSON, R. C. **Nematode parasites of vertebrates: their development and transmission**. 2. ed. Wallingford: CABI Publishing, 2000.
- ANDERSON, R. C.; CHABAUD, A. G.; WILLMOTT, S. **Keys to the nematode parasites of vertebrates: archival volume**. Wallingford: CABI, 2009. 463 p. DOI: [10.1079/9781845935726.0000](https://doi.org/10.1079/9781845935726.0000).
- ANDRADE-SILVA, B. E.; MALDONADO JUNIOR, A.; CRISÓSTOMO, C.; IÑIGUEZ, A. M.; VILELA, R. V. Mitochondrial DNA and morphology data of *Helminthoxys freitasi* Quentin, 1969 reveals its phylogenetic relationships in the tribe Protozoophagini. **Neotropical Helminthology**, v. 13, n. 2, p. 143-157, 2019.

ARAÚJO, F. S. *et al.* Floristics and life-forms along a topographic gradient, central-western Ceará, Brazil. **Rodriguésia**, v. 62, n. 2, p. 341–366, 2011.

ARAÚJO-FILHO, J. A. *et al.* Influence of temporal variation and host condition on helminth abundance in the lizard *Tropidurus hispidus* from north-eastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 91, n. 3, p. 312–319, 2017. DOI: 10.1017/S0022149X1600028X.

ARAÚJO-FILHO, J. A. *et al.* Parasitic nematodes of *Polychrus acutirostris* (Polychrotidae) in the Caatinga biome, Northeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 74, n. 4, p. 939–942, 2014. DOI: 10.1590/1519-6984.09213.

ARAÚJO-FILHO, J. A. *et al.* Using lizards to evaluate the influence of average abundance on the variance of endoparasites in semiarid areas: dispersion and assemblage structure. **Journal of Helminthology**, v. 94, e121, 2020. DOI: 10.1017/S0022149X1900094X.

AYOADE, J. O. **Introdução à climatologia para os trópicos**. 4. ed. Rio de Janeiro: Bertrand Brasil, 1986.

BARTOÑ, K. **MuMIn**: Multi-Model Inference. R package version 1.48.4. 2024. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=MuMIn>. Acesso em: 19 de novembro de 2025.

BASELGA, A. *et al.* **betapart**: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components. R package version 1.6. 2023. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>. Acesso em: 19 de novembro de 2025.

BASELGA, A. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. **Global Ecology and Biogeography**, v. 19, n. 1, p. 134–143, 2010. DOI: 10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x.

BEHNKE, J. M. *et al.* Helminth infections in *Apodemus sylvaticus* in southern England: interactive effects of host age, sex and year on the prevalence and abundance of infections. **Journal of Helminthology**, v. 73, n. 1, p. 31–44, 1999. DOI: 10.1017/s0022149x99000049.

BENATTI, D.; ANDRIETTI, L. F.; CÂNDIDO JÚNIOR, J. F.; VOGLIOTTI, A.; MORAES, M. F. D.; TEBALDI, J. H.; HOPPE, E. G. L. Rodent helminths in fragments of the Atlantic Forest in the western region of the state of Paraná. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 30, n. 3, e009521, 2021. DOI: [10.1590/S1984-29612021063](https://doi.org/10.1590/S1984-29612021063).

- BENATTI, D.; MORAES, M. F. D.; PACHECO, C. A. A.; MACHADO, D. M. R.; OLIVEIRA, W. J.; PERIN, P. P.; ANDRIETTI, L. F.; CÂNDIDO JÚNIOR, J. F.; VOGLIOTTI, A.; TEBALDI, J. H.; HOPPE, E. G. L. Endoparasites of marsupials in fragments of the Atlantic rainforest, western Paraná State, Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 32, n. 3, e005823, 2023. DOI: [10.1590/S1984-29612023056](https://doi.org/10.1590/S1984-29612023056).
- BEZERRA, A. M. R. et al. *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida and Bonvicino, 2005 (Mammalia: Rodentia: Cricetidae) in Tocantins and Goiás states, central-northern Brazil. **Check List**, v. 9, n. 3, p. 680-683, 2013. DOI: 10.15560/9.3.680.
- BONFIM, D. S. S. **Interação parasita-hospedeiro em pequenos mamíferos não-voadores em Mata de Galeria no Brasil Central**. 2013. 92 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2013.
- BONVICINO, C. R. Diversidade cariotípica em roedores Akodontini do Brasil. **Boletim da Sociedade Brasileira de Mastozoologia**, v. 62, p. 7–11, 2011.
- BONVICINO, C. R.; OLIVEIRA, J. A.; D'ANDREA, P. S. **Guia dos roedores do Brasil, com chaves para gêneros baseadas em caracteres externos**. Rio de Janeiro: Centro Pan-Americano de Febre Aftosa - OPAS/OMS, 2008. 120 p.
- BOULLOSA, R. G.; CARDOSO, T. S.; COSTA-NETO, S. F.; TEIXEIRA, B. R.; FREITAS, T. P. T.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R. Helminth community structure of three sigmodontine rodents in the Atlantic Forest, southern Brazil. **Oecologia Australis**, v. 24, n. 2, p. 301–314, 2020. DOI: [10.4257/oeco.2020.2403.04](https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2403.04).
- BRASIL. Conselho Federal de Medicina Veterinária. Resolução nº 1000, de 11 de maio de 2012. Dispõe sobre procedimentos e métodos de eutanásia em animais e dá outras providências. **Diário Oficial da União**, Brasília, DF, 2012.
- BROOKS, D. R.; HOBERG, E. P. Triage for the biosphere: the need and rationale for taxonomic inventories and phylogenetic studies of parasites. **Comparative Parasitology**, v. 67, n. 1, p. 1–25, 2000.
- BUSH, A. O. et al. **Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. 566 p.

BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **The Journal of Parasitology**, v. 83, n. 4, p. 575–583, 1997. DOI: [10.2307/3284227](https://doi.org/10.2307/3284227).

CARDOSO, T. S.; COSTA-NETO, S. F.; BRAGA, C.; WEKSLER, M.; SIMÕES, R. O.; MALDONADO JÚNIOR, A.; LUQUE, J. L.; GENTILE, R. Helminth metacommunity of small mammals in a Brazilian reserve: the contribution of environmental variables, host attributes and spatial variables in parasite species abundance. **Community Ecology**, v. 21, p. 159–170, 2020. DOI: [10.1007/s42974-020-00016-5](https://doi.org/10.1007/s42974-020-00016-5).

CARDOSO, T. S.; SIMÕES, R. O.; LUQUE, J. L.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R. The influence of habitat fragmentation on helminth communities in rodent populations from a Brazilian Mountain Atlantic Forest. **Journal of Helminthology**, v. 90, n. 4, p. 460–468, 2016. DOI: [10.1017/S0022149X15000589](https://doi.org/10.1017/S0022149X15000589).

CARMIGNOTTO, A. P.; VIVO, M. de; LANGGUTH, A. Mammals of the Cerrado and Caatinga: distribution patterns of the tropical open biomes of Central South America. In: PATTON, J. L. et al. (Eds.). **Bones, clones, and biomes: the history and geography of recent neotropical mammals**. Chicago: University of Chicago Press, 2012. p. 307-350.

CARVALHAES, J. G.; SANTOS, M. M.; NOVAES, R. L. M.; FINOTTI, R.; CERQUEIRA, R. Water conservation ability of three species of the genus *Thrichomys* (Rodentia, Hystricomorpha). **Oecologia Australis**, v. 19, n. 1, p. 89–101, 2015. DOI: [10.4257/oeco.2015.1901.06](https://doi.org/10.4257/oeco.2015.1901.06).

CHAGAS-MOUTINHO, V. A.; OLIVEIRA-MENEZES, A.; SANTOS, C. P.; MONTEIRO-BURITI, C. H.; MALDONADO JÚNIOR, A. *Aspidodera lanfrediae* n. sp. (Nematoda: Aspidoderidae) from the wild rodent *Kerodon rupestris* (Rodentia: Caviidae) in the State of Piauí, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 109, n. 3, p. 329–335, 2014. DOI: [10.1590/0074-0276140329](https://doi.org/10.1590/0074-0276140329).

COSTA, N. A. **Composição e estrutura das comunidades de helmintos de *Necromys lasiurus* (Lund, 1840) (Rodentia, Sigmodontinae) no município de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil**. 2017. 90 f. Dissertação (Mestrado em Biodiversidade e Saúde) – Instituto Oswaldo Cruz, Fundação Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, 2017.

COSTA, N. A. *et al.* Metacommunity structure of helminths of *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) in different land use areas in the Brazilian Cerrado. **Journal of Parasitology**, v. 105, n. 2, p. 271–282, 2019. DOI: [10.1645/17-199](https://doi.org/10.1645/17-199).

COSTA, N. A. *et al.* Morphological and genetic characterization of *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Nematoda: Rictulariidae) from *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Uberlândia, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 92, n. 4, p. 458-466, 2018. DOI: [10.1017/S0022149X17000736](https://doi.org/10.1017/S0022149X17000736).

COSTA, N. A.; CARDOSO, T. S.; COSTA-NETO, S. F.; ALVAREZ, M. R.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R. Helminths of sigmodontine rodents in an agroforestry mosaic in the Brazilian Atlantic Forest: Patterns and processes of the metacommunity structure. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 18, p. 82–91, 2022. DOI: [10.1016/j.ijppaw.2022.04.008](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2022.04.008).

COSTA, N. A.; CARDOSO, T. S.; COSTA-NETO, S. F.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R. Metacommunity structure of helminths of *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) in different land use areas in the Brazilian Cerrado. **The Journal of Parasitology**, v. 105, n. 2, p. 271-282, 2019. DOI: [10.1645/17-199](https://doi.org/10.1645/17-199).

COSTA, N. A.; SIMÕES, R. O.; VILELA, R. V.; SOUZA, J. G. R.; CARDOSO, S. T.; LEINER, N. O.; GENTILE, R.; MALDONADO JÚNIOR, A. Morphological and genetic characterization of *Pterygodermatites (Paucipectines) zygodontomis* (Nematoda: Rictulariidae) from *Necromys lasiurus* (Rodentia: Sigmodontinae) from Uberlândia, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 92, n. 6, p. 726–733, 2017. DOI: [10.1017/S0022149X17000736](https://doi.org/10.1017/S0022149X17000736).

COSTA-NETO, S. F. *et al.* Metacommunity structure of the helminths of the black-eared opossum *Didelphis aurita* in peri-urban, sylvatic and rural environments in south-eastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 93, n. 4, p. 473-484, 2019. DOI: [10.1017/S0022149X18000780](https://doi.org/10.1017/S0022149X18000780).

DALLAS, T. A.; DECKER, R. R.; PARK, A. W. Parasite-parasite interactions in natural communities. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 286, n. 1914, 20191109, 2019. DOI: [10.1098/rspb.2019.1109](https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1109).

- DALLAS, T.; PRESLEY, S. J. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. **Oikos**, v. 123, n. 7, p. 866–874, 2014. DOI: 10.1111/oik.00707.
- DASZAK, P.; CUNNINGHAM, A. A.; HYATT, A. D. Emerging infectious diseases of wildlife: threats to biodiversity and human health. **Science**, v. 287, n. 5452, p. 443–449, 2000. DOI: 10.1126/science.287.5452.443.
- DAYRAT, B. Towards integrative taxonomy. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 85, n. 3, p. 407–415, 2005. DOI: [10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2005.00503.x).
- DIAW, O. T. Contribution à l'étude de Nématodes Trichostrongylides parasites de Xenarthre, Marsupiaux et Rongeurs néotropicaux. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, Paris, Série 3, Zoologie 282, n. 405, p. 1065-1089, 1976.
- DIGIANI, M. C.; DURETTE-DESSET, M. C. Taxonomic revision of the genus *Stilestrongylus* Freitas, Lent and Almeida, 1937 (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmonellidae). **Parasite**, v. 10, n. 4, p. 311-325, 2003. DOI: 10.1051/parasite/2003104311.
- DOBSON, A. *et al.* Homage to Linnaeus: How many parasites? How many hosts? **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 105, suppl. 1, p. 11482–11489, 2008.
- DURETTE-DESSET, M. C. Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série A, Zoologie**, v. 69, p. 1-126, 1971.
- DURETTE-DESSET, M. C. Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. I. Description de deux nouvelles espèces: *Stilestrongylus freitasi*, parasite de *Zygodontomys lasiurus* et *Vianella lenti* parasite de *Galea spixii*. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 40, n. 2, p. 403–412, 1968.
- DURETTE-DESSET, M. C. Nématodes Héligmosomes d'Amérique du Sud. III. Nouvelles données morphologiques sur cinq espèces parasites de Rongeurs ou de Primates. **Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle**, Paris, Série 2, v. 40, n. 6, p. 1215-1221, 1969.
- DURETTE-DESSET, M. C.; TCHEPRAKOFF, R. Nématodes Héligmosomes D'Amérique du Sud V. Description de trois nouvelles espèces, parasites du *Cercomys cunicularius* Cuvier, 1829. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 41, p. 584–597, 1969.

DURETTE-DESSET, M. C.; TCHÉPRAKOFF, R. Nématodes Héligmosomes du Brésil. V. Données complémentaires sur le genre *Heligmostrongylus* Travassos, 1917. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Série 2, v. 41, n. 2, p. 584–597, 1969.

DURETTE-DESSET, M.-C.; DIGIANI, M. C. The caudal bursa in the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina). Characterization and hypothesis on its evolution. **Parasite**, v. 19, n. 1, p. 3-18, 2012. DOI: 10.1051/parasite/2012191003.

DURETTE-DESSET, M.-C.; DIGIANI, M. C.; KILANI, M.; GEFFARD-KURIYAMA, D. **Critical revision of the Heligmonellidae (Nematoda: Trichostrongylina: Heligmosomoidea)**. Paris: Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle, 2017. 290 p.

FERNANDES, M. F.; DE QUEIROZ, L. P. Vegetação e flora da Caatinga. **Ciência e Cultura**, v. 70, n. 4, p. 51-56, 2018.

FONSECA, G. A. B.; HERRMANN, G.; LEITE, Y. L. R.; MITTERMEIER, R. A.; RYLANDS, A. B.; PATTON, J. L. Lista Anotada dos Mamíferos do Brasil. **Occasional Papers in Conservation Biology**, v. 4, p. 1–38, 1996.

GARDNER, S. L.; CAMPBELL, M. L. Parasites as probes for biodiversity. **The Journal of Parasitology**, v. 78, n. 4, p. 596–600, 1992. DOI: [10.2307/3283534](https://doi.org/10.2307/3283534).

GOMES, A. P. N.; COSTA, N. A.; GENTILE, R.; VILELA, R. V.; MALDONADO, A. Morphological and genetic description of *Moniliformis necromysi* sp. n. (Archiacanthocephala) from the wild rodent *Necromys lasiurus* (Cricetidae: Sigmodontinae) in Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 94, e68, 2020. DOI: [10.1017/S0022149X19000622](https://doi.org/10.1017/S0022149X19000622).

GOMES, D. C.; CRUZ, R. P.; VICENTE, J. J.; PINTO, R. M. Nematode parasites of marsupials and small rodents from the Brazilian Atlantic Forest in the State of Rio de Janeiro, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 4, p. 699–707, 2003. DOI: [10.1590/S0101-81752003000400024](https://doi.org/10.1590/S0101-81752003000400024).

GOMES, D. D. M.; MEDEIROS, C. N.; ALBUQUERQUE, E. L. S. Análise têmporo-espacial das ocorrências de focos de calor no estado do Ceará: configuração dos cenários no contexto das unidades fitogeográficas e das macrorregiões de planejamento. Fortaleza: Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará (IPECE), 2010. (Texto para Discussão, n. 90). Disponível em: <https://www.ipece.ce.gov.br>.

- GONÇALVES, A. Q.; BÓIA, M. N.; COURA, J. R.; PINTO, R. M. New records for helminths of hystricognath rodents from the middle and high Rio Negro microregion, State of Amazonas, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, n. 3, p. 716–726, 2006. DOI: [10.1590/S0101-81752006000300016](https://doi.org/10.1590/S0101-81752006000300016).
- GONÇALVES, P. R. *et al.* *Wiedomys pyrrhorhinos* (Rodentia: Sigmodontinae): New data on karyology, morphology and distribution. **Zootaxa**, n. 1023, p. 1–19, 2005.
- GROSSMANN, N. V. Relações parasito-hospedeiro de endo e ectoparasitas em pequenos mamíferos em um Cerrado do Brasil Central. 2015. Dissertação (Mestrado em Zoologia) – Universidade de Brasília, Brasília, 2015.
- GURGEL-FILHO, N.; FEIJÓ, A.; LANGGUTH, A. Pequenos mamíferos do Ceará (Marsupiais, Morcegos e Roedores Sigmodontíneos) com discussão taxonômica de algumas espécies. **Revista Nordestina de Biologia**, v. 23, p. 3–150, 2015.
- HAN, B. A. *et al.* Rodent reservoirs of future zoonotic diseases. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 112, n. 22, p. 7039–7044, 2015. DOI: [10.1073/pnas.1501598112](https://doi.org/10.1073/pnas.1501598112).
- HERRERA, H. M. *et al.* Enzootiology of *Trypanosoma evansi* in Pantanal, Brazil. **Veterinary Parasitology**, v. 125, n. 3-4, p. 263–275, 2004.
- HERRERA, L.; D'ANDREA, P. S.; XAVIER, S. C. C.; MANGLIA, R. H.; FERNANDES, O.; JANSEN, A. M. *Trypanosoma cruzi* infection in wild mammals of the National Park 'Serra da Capivara' and its surroundings (Piauí, Brazil), endemic for Chagas disease. **Transactions of the Royal Society of Tropical Medicine and Hygiene**, v. 99, n. 5, p. 379–388, 2005.
- HILL, M. O. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. **Ecology**, v. 54, n. 2, p. 427–432, 1973. DOI: [10.2307/1934352](https://doi.org/10.2307/1934352).
- HODDA, M. Phylum Nematoda. **Zootaxa**, v. 5114, n. 1, p. 1–289, 2022. DOI: [10.11646/zootaxa.5114.1.1](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5114.1.1). (Nota: O título específico do artigo no volume pode variar, mas esta é a referência baseada no arquivo *Trends Phylum Nematoda*).
- HOLMES, J. C.; PRICE, P. W. Communities of parasites. In: ANDERSON, D. J.; KIKKAWA, J. (Eds.). **Community ecology: patterns and processes**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986. p. 187–213.

HSIEH, T. C.; MA, K. H.; CHAO, A. **iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity**. R package version 3.0.1. 2024. Disponível em:

<http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software-download/>. Acesso em: 19 de novembro de 2025.

JIMÉNEZ, F. A.; GARDNER, S. L.; NAVONE, G. T.; ORTÍ, G. Four events of host switching in Aspidoderidae (Nematoda) involve convergent lineages of mammals. **The Journal of Parasitology**, v. 98, n. 4, p. 832–844, 2012. DOI: [10.1645/GE-2711.1](https://doi.org/10.1645/GE-2711.1).

KAMIYA, T. *et al.* What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. **Biological Reviews**, v. 89, n. 1, p. 123–134, 2014. DOI: [10.1111/brv.12046](https://doi.org/10.1111/brv.12046).

KERSUL, M. G.; COSTA, N. A.; BOULLOSA, R. G.; SILVA, A. A. S.; RIOS, E. O.; MUNHOZ, A. D.; ANDRADE-SILVA, B. E.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R.; ALVAREZ, M. R. Helminth communities of sigmodontine rodents in cocoa agroforestry systems in Brazil. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 11, p. 62–71, 2020. DOI: [10.1016/j.ijppaw.2019.11.008](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2019.11.008).

KHALIL, L. F.; JONES, A.; BRAY, R. A. **Keys to the cestode parasites of vertebrates**. Wallingford: CAB International, 1994. 751 p.

LAMBERT, A.; DESLANDES, V.; FORBES, M. R. Male-biased parasitism by common helminths is not explained by sex differences in body size or spleen mass of breeding cormorants *Phalacrocorax auritus*. **Journal of Avian Biology**, v. 39, n. 6, p. 608–614, 2008. DOI: [10.1111/j.0908-8857.2008.04353.x](https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2008.04353.x).

LEMES, D. S.; ANDRADE SILVA, B. E.; MALDONADO, A.; VILELA, R. V.; LUQUE, J. L.; SIMÕES, R. O. New species of the genus *Alippistrongylus* (Nematoda: Trichostrongylina) parasitic in *Delomys dorsalis* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 98, e58, 2024. DOI: [10.1017/S0022149X24000464](https://doi.org/10.1017/S0022149X24000464).

LEMO, E. R. S.; D'ANDREA, P. S. (Orgs.). **Trabalho de campo com animais: procedimentos, riscos e biossegurança**. Rio de Janeiro: Fiocruz, 2014. 180 p.

LENT, H.; FREITAS, J. F. T. Sobre dois novos nematodeos parasitos da quica: *Caluromys philander* (L.). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 30, n. 3, p. 535–542, 1935. DOI: 10.1590/s0074-02761935000900012.

LENT, H.; FREITAS, J. F. T. Três novos Trichostrongylideos parasitos de roedores brasileiros. **Livro Jubilar do Professor Lauro Travassos**, Rio de Janeiro, p. 269–274, 1938.

LESSA, L. G.; COSTA, F. N. Food habits and seed dispersal by *Thrichomys apereoides* (Rodentia: Echimyidae) in a Brazilian cerrado reserve. **Mastozoología Neotropical**, v. 16, n. 2, p. 459–463, 2009. Disponível em: http://www.sarem.org.ar/wp-content/uploads/2012/11/SAREM_MastNeotrop_16-2_14_Lessa.pdf. Acesso em: [data de acesso].

LIMA, V. F. S.; RAMOS, R. A. N.; LEPOLD, R.; BORGES, J. C. G.; FERREIRA, C. D.; RINALDI, L.; CRINGOLI, G.; ALVES, L. C. Occurrence of zoonotic gastrointestinal parasites of rodents and the risk of human infection in different biomes of Brazil. **Brazilian Journal of Veterinary Medicine**, v. 43, e002020, 2021. DOI: [10.29374/2527-2179.bjvm002020](https://doi.org/10.29374/2527-2179.bjvm002020).

LIMONGI, J. E. *et al.* Serological survey of hantavirus in rodents in Uberlândia, Minas Gerais, Brazil. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**, v. 55, n. 3, p. 155–158, 2013.

LUCIO, C. S.; CARDOSO, T. S.; GENTILE, R.; DIAS, V. B.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, B. R.; D'ANDREA, P. S. Diversity and distribution of helminth communities of the rodent *Akodon montensis* in an Atlantic Forest land-use mosaic. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 27, 101106, 2025. DOI: [10.1016/j.ijppaw.2025.101106](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2025.101106).

LUCIO, C. S.; CARDOSO, T. S.; GENTILE, R.; DIAS, V. B.; RIBEIRO, M. C.; TEIXEIRA, B. R.; D'ANDREA, P. S. Composition and structure of the helminth community of rodents in matrix habitat areas of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife**, v. 15, p. 278–289, 2021. DOI: [10.1016/j.ijppaw.2021.07.001](https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2021.07.001).

LUDWIG, J. A.; REYNOLDS, J. F. **Statistical ecology: a primer on methods and computing**. New York: John Wiley & Sons, 1988. 337 p.

- LUKACS, P. M. *et al.* Concerns regarding a call for pluralism of information theory and hypothesis testing: Concerns about pluralism. **Journal of Applied Ecology**, v. 44, n. 2, p. 456–460, 2007. DOI: [10.1111/j.1365-2664.2006.01267.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01267.x).
- MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R.; FERNANDES-MORAES, C. C.; D'ANDREA, P. S.; LANFREDI, R. M.; REY, L. Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 80, n. 4, p. 369–375, 2006. DOI: [10.1017/JHL2006366](https://doi.org/10.1017/JHL2006366).
- MARQUES, A. M. L. Composição florística e fatores associados ao solo que determinam traços funcionais da vegetação lenhosa em duas fitofisionomias da caatinga: carrasco versus mata seca. 2024. 60 f. Dissertação (Mestrado em Sistemática, Uso e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 2024.
- MORO, M. F.; LUGHADHA, E. N.; FILER, D. L.; ARAÚJO, F. S. de; MARTINS, F. R. A catalogue of the vascular plants of the Caatinga Phytogeographical Domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys. **Phytotaxa**, v. 160, p. 1-30, 2014.
- MORO, M. F.; NIC LUGHADHA, E.; DE ARAÚJO, F. S.; MARTINS, F. R. A Phytogeographical Metaanalysis of the Semiarid Caatinga Domain in Brazil. **Botanical Review**, v. 82, n. 2, p. 91-148, 2016.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. **Nature**, v. 403, n. 6772, p. 853–858, 2000. DOI: [10.1038/35002501](https://doi.org/10.1038/35002501).
- NETO, S. F.; MALDONADO JÚNIOR, A.; GENTILE, R.; LUQUE, J. L. Helminth metacommunity structure of wild rodents in a preserved area of the Atlantic Forest, Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 27, n. 4, p. 495–504, 2018. DOI: [10.1590/S1984-296120180066](https://doi.org/10.1590/S1984-296120180066).
- OKSANEN, J. *et al.* **vegan**: Community Ecology Package. R package version 2.6-10. 2025. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Acesso em: [data de acesso].
- OLÍMPIO, A. P. M. *et al.* *Wiedomys cerradensis* Gonçalves, Almeida, Bonvicino, 2005 (Rodentia, Cricetidae): first record from the state of Maranhão, Brazil. **Mammalia**, v. 80, n. 1, p. 97–101, 2016.

- OLIVEIRA, R. C. *et al.* Hantavirus reservoirs: Current status with an emphasis on data from Brazil. **Viruses**, v. 6, n. 5, p. 1929–1973, 2014.
- PANTI-MAY, J. A. *et al.* A checklist of the helminth parasites of sympatric rodents from two Mayan villages in Yucatán, Mexico. **Zootaxa**, v. 5357, n. 2, p. 205–240, 2023. DOI: [10.11646/zootaxa.5357.2.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5357.2.3).
- PANTI-MAY, J. A. *et al.* Helminths of small rodents (Heteromyidae and Cricetidae) in the Yucatan Peninsula, Mexico: an integrative taxonomic approach to their inventory. **Zootaxa**, v. 5357, n. 2, p. 201–238, 2023. DOI: [10.11646/zootaxa.5357.2.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5357.2.3).
- PANTI-MAY, J. A.; PALOMO-ARJONA, E. E.; GURUBEL-GONZÁLEZ, Y. M.; NAVONE, G. T.; MACHAIN-WILLIAMS, C.; HERNÁNDEZ-BETANCOURT, S. F.; ROBLES, M. R. A checklist of the helminth parasites of sympatric rodents from two Mayan villages in Yucatán, Mexico. **Zootaxa**, v. 5357, n. 2, p. 205–240, 2023. DOI: [10.11646/zootaxa.5357.2.3](https://doi.org/10.11646/zootaxa.5357.2.3).
- PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELÍA, G. **Mammals of South America, Volume 2: Rodents**. Chicago: University of Chicago Press, 2015. 1384 p. DOI: [10.7208/chicago/9780226169606.001.0001](https://doi.org/10.7208/chicago/9780226169606.001.0001).
- PESSÔA, L. M. *et al.* Genus *Thrichomys* E.-L. Trouessart, 1880. In: PATTON, J. L.; PARDIÑAS, U. F. J.; D'ELÍA, G. (Eds.). **Mammals of South America, Volume 2: Rodents**. Chicago: University of Chicago Press, 2015. p. 970–983.
- PINTO, R. M.; KNOFF, M.; GOMES, D. C.; NORONHA, D. Nematodes from mammals in Brazil: an updating. **Neotropical Helminthology**, v. 5, n. 2, p. 139–183, 2011.
- PIRES, A. S. *et al.* Vivendo em um mundo em pedaços: efeitos da fragmentação florestal sobre comunidades e populações animais. In: ROCHA, C. F. D. *et al.* (Eds.). **Biologia da Conservação: essências**. São Carlos: Rima, 2006. p. 231–260.
- POULIN, R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology**, v. 134, n. 6, p. 763–776, 2007. DOI: [10.1017/S0031182006002150](https://doi.org/10.1017/S0031182006002150).
- POULIN, R. **Evolutionary ecology of parasites**. 2. ed. Princeton: Princeton University Press, 2007. 332 p.

POULIN, R. Parasite biodiversity revisited: frontiers and constraints. **International Journal for Parasitology**, v. 44, n. 9, p. 581–589, 2014. DOI: 10.1016/j.ijpara.2014.02.003.

POULIN, R.; BENNETT, J.; PRESSWELL, B. Variability among taxonomists in helminth species discrimination decisions: a noise audit. **International Journal for Parasitology**, v. 55 (in press), 2025. DOI: [10.1016/j.ijpara.2025.06.003](https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2025.06.003)

POULIN, R.; KRASNOV, B. R.; MOUILLOT, D. Host specificity in phylogenetic and geographic space. **Trends in Parasitology**, v. 27, n. 8, p. 355–361, 2011. DOI: 10.1016/j.pt.2011.02.003.

POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Books, 2004. 216 p.

PRADO, D. E. As Caatingas da América do Sul. In: LEAL, I. R.; TABARELLI, M.; SILVA, J. M. C. (Eds.). **Ecologia e conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE, 2003. p. 3–73.

QUENTIN, J. C. Description de *Syphacia* (*Syphacia*) *alata* n. sp., oxyure parasite du rongeur cricetidae *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 40, n. 4, p. 807–813, 1968.

QUENTIN, J. C. Description de *Syphacia* (*Syphacia*) *alata* n. sp., oxyure parasite du rongeur Cricetidae *Zygodontomys lasiurus* (Lund, 1839). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 40, n. 4, p. 807-813, 1968.

QUENTIN, J. C. Essai de classification des nématodes rictulaires. **Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Série A, Zoologie, v. 54, n. 2, p. 55–115, 1969.

QUENTIN, J. C. Etude de nématodes Syphaciinae parasites de rongeurs du genre *Oryzomys*. **Cahiers ORSTOM, Série Entomologie Médicale et Parasitologie**, v. 7, p. 65–72, 1969.

QUENTIN, J. C. *Helminthoxys freitasi* n. sp., oxyure parasite d'un rongeur Echimyidae du Brésil. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, Paris, v. 41, p. 579–583, 1969.

QUENTIN, J. C. *Pterygodermatites* (*Paucipectines*) *zygodontomis* n. sp. nématode rictulaire parasite de *Zygodontomys lasiurus* au Brésil. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle**, v. 39, n. 4, p. 740–744, 1967.

QUINTELA, F. M.; DA ROSA, C. A.; FEIJÓ, A. Updated and annotated checklist of recent mammals from Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 92, suppl. 2, e20191004, 2020. DOI: 10.1590/0001-3765202020191004.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. Vienna: R Foundation for Statistical Computing, 2019. Disponível em: <https://www.R-project.org/>.

RÊGO, A. A. Sobre alguns cestódeos parasitos de roedores do Brasil (Cestoda, Cyclophyllidea). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 65, n. 1, p. 1–18, 1967. DOI: [10.1590/S0074-02761967000100001](https://doi.org/10.1590/S0074-02761967000100001).

RÊGO, A. A. Sobre alguns cestódeos parasitos de roedores do Brasil (Cestoda, Cyclophyllidea). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 65, n. 1, p. 1-18, 1967. DOI: [10.1590/S0074-02761967000100001](https://doi.org/10.1590/S0074-02761967000100001).

ROBLES, M. D. R.; NAVONE, G. T. A new species of *Syphacia* (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. **The Journal of Parasitology**, v. 93, n. 2, p. 383-390, 2007. DOI: [10.1645/GE-3550.1](https://doi.org/10.1645/GE-3550.1).

ROBLES, M. R. La importancia de los nematodes Syphaciini (Syphaciinae-Oxyuridae) como marcadores específicos de sus hospedadores. **Mastozoología Neotropical**, v. 17, n. 2, p. 305-315, 2010.

ROBLES, M. R.; NAVONE, G. T. A new species of *Syphacia* (*Syphacia*) (Nematoda: Oxyuridae) from *Akodon azarae* (Rodentia: Cricetidae) in Argentina. **The Journal of Parasitology**, v. 93, n. 2, p. 383–391, 2007. DOI: [10.1645/GE-968R.1](https://doi.org/10.1645/GE-968R.1).

ROBLES, M. R.; NAVONE, G. T. Redescription of *Syphacia* (*Syphacia*) *venteli* Travassos 1937 (Nematoda: Oxyuridae) from *Nectomys squamipes* and *Melanomys caliginosus* (Rodentia: Sigmodontinae) in South America. **The Journal of Parasitology**, v. 96, n. 3, p. 559–567, 2010. DOI: [10.1645/GE-2326.1](https://doi.org/10.1645/GE-2326.1).

ROSSIN, A.; MALIZIA, A. I. Relationship between helminth parasites and demographic attributes of a population of the subterranean rodent *Ctenomys talarum* (Rodentia: Octodontidae). **The Journal of Parasitology**, v. 88, n. 6, p. 1268–1270, 2002. DOI: [10.1645/0022-3395\(2002\)088\[1268:RBHPAD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1645/0022-3395(2002)088[1268:RBHPAD]2.0.CO;2).

RUDOLPHI, C. A. **Entozoorum synopsis cui accedunt mantissa duplex et indices locupletissimi**. Berlin: Sumtibus A. Rücker, 1819. Disponível em:

<https://www.biodiversitylibrary.org/item/40960>. Acesso em: [data de acesso].

SABINO-SANTOS, G.; MAIA, F. G. M.; JOHNSON, C. B.; GOODIN, D. G.; SALAZAR-BRAVO, J.; FIGUEIREDO, L. T. M. Serologic evidence of Mammarena viruses among wild rodents in Brazil. **Journal of Wildlife Diseases**, v. 52, n. 3, p. 766-769, 2016. DOI: 10.7589/2015-11-291.

SANTOS, C. P.; LENT, H.; GAJARDO, G. The genus *Aspidodera* Railliet & Henry, 1912 (Nematoda: Heterakoidea): revision, new synonyms and key to species. **Systematic Parasitology**, v. 17, n. 1, p. 15–32, 1990. DOI: [10.1007/BF00009772](https://doi.org/10.1007/BF00009772).

SANTOS, F. M.; SANO, N. Y. Parasite association in non-volant small mammals in Brazil. **Community Ecology**, v. 23, p. 129–136, 2022. DOI: [10.1007/s42974-022-00080-z](https://doi.org/10.1007/s42974-022-00080-z).

SÃO LUIZ, J.; SIMÕES, R. O.; TORRES, E. J. L.; BARBOSA, H. S.; SANTOS, J. N.; GIESE, E. G.; ROCHA, F. L.; MALDONADO JÚNIOR, A. A new species of *Physaloptera* (Nematoda: Physalopteridae) from *Cerradomys subflavus* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Cerrado biome, Brazil. **Neotropical Helminthology**, v. 9, n. 1, p. 11–17, 2015.

SIKES, R. S.; GANNON, W. L. Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research. **Journal of Mammalogy**, v. 92, n. 1, p. 235–253, 2011. DOI: [10.1644/10-MAMM-F-355.1](https://doi.org/10.1644/10-MAMM-F-355.1).

SIKES, R. S.; THE ANIMAL CARE AND USE COMMITTEE OF THE AMERICAN SOCIETY OF MAMMALOGISTS. 2016 Guidelines of the American Society of Mammalogists for the use of wild mammals in research and education. **Journal of Mammalogy**, v. 97, n. 3, p. 663–688, 2016. DOI: [10.1093/jmammal/gyw078](https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw078).

SILVA, J. M. C. *et al.* The Caatinga: Understanding the Challenges. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Eds.). **Caatinga: The Largest Tropical Dry Forest Region in South America**. Cham: Springer, 2017. p. 3–19.

SILVA, T. M.; ANDRADE, Z. A. Infecção natural de roedores silvestres pelo *Schistosoma mansoni*. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, v. 84, n. 2, p. 227-235, 1989. DOI: [10.1590/S0074-02761989000200011](https://doi.org/10.1590/S0074-02761989000200011).

- SIMÕES, R. O. *et al.* A longitudinal study of *Angiostrongylus cantonensis* in an urban population of *Rattus norvegicus* in Brazil: the influences of seasonality and host features on the pattern of infection. **Parasites & Vectors**, v. 7, p. 100, 2014. DOI: 10.1186/1756-3305-7-100.
- SIMÕES, R. O. *et al.* Helminth communities of *Nectomys squamipes* naturally infected by the exotic trematode *Schistosoma mansoni* in southeastern Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 85, n. 1, p. 1–10, 2011.
- SIMÕES, R. O. *et al.* Survey of helminths in small mammals along the aqueduct of the São Francisco river in the Caatinga biome. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 1, p. 88-92, 2017. DOI: 10.4257/oeco.2017.2101.10.
- SIMÕES, R. O.; GENTILE, R.; RADEMAKER, V.; D'ANDREA, P. S.; HERRERA, H. M.; FREITAS, T. P. T.; LANFREDI, R. M.; MALDONADO JÚNIOR, A. Variation in the helminth community structure of *Thrichomys pachyurus* (Rodentia: Echimyidae) in two sub-regions of the Brazilian Pantanal: the effects of land use and seasonality. **Journal of Helminthology**, v. 84, n. 3, p. 266–275, 2010. DOI: [10.1017/S0022149X09990629](https://doi.org/10.1017/S0022149X09990629).
- SIMÕES, R. O.; MALDONADO JÚNIOR, A.; LUQUE, J. L. Helminth communities in three sympatric rodents from the Brazilian Atlantic Forest: contrasting biomass and numerical abundance. **Brazilian Journal of Biology**, v. 72, n. 4, p. 909–914, 2012. DOI: [10.1590/S1519-69842012000500019](https://doi.org/10.1590/S1519-69842012000500019).
- SIMÕES, R. O.; SIMÕES, S. B. E.; LUQUE, J. L.; IÑIGUEZ, A. M.; MALDONADO JÚNIOR, A. First record of *Raillietina celebensis* (Cestoda: Cyclophyllidae) in South America: redescription and phylogeny. **Journal of Parasitology**, v. 103, n. 4, p. 359–365, 2017. DOI: [10.1645/16-139](https://doi.org/10.1645/16-139).
- SIMÕES, R. O.; SOUZA, J. G. R.; MALDONADO JÚNIOR, A.; LUQUE, J. L. Variation in the helminth community structure of three sympatric sigmodontine rodents from the coastal Atlantic Forest of Rio de Janeiro, Brazil. **Journal of Helminthology**, v. 85, n. 2, p. 171–178, 2011. DOI: [10.1017/S0022149X10000427](https://doi.org/10.1017/S0022149X10000427).
- SOUZA, J. G. R. *et al.* A new Heligmonellid species (Nematoda) from *Oligoryzomys nigripes* (Rodentia: Sigmodontinae) in the Atlantic Forest, Brazil. **The Journal of Parasitology**, v. 95, n. 3, p. 734-738, 2009. DOI: 10.1645/GE-1801.1.

- SOUZA, J. G. R.; DIGIANI, M. C.; SIMÕES, R. O.; LUQUE, J. L.; RODRIGUES-SILVA, R.; MALDONADO JÚNIOR, A. A new metastrongilid species (Nematoda: Metastrongylidae): a lungworm from *Akodon montensis* (Rodentia: Sigmodontinae) in Brazil. **The Journal of Parasitology**, v. 95, n. 6, p. 1507–1511, 2009. DOI: [10.1645/GE-2013.1](https://doi.org/10.1645/GE-2013.1).
- SOUZA, M. V.; SIANTO, L.; CHAME, M.; FERREIRA, L. F.; ARAÚJO, A. New observations from the intestinal fauna of *Kerodon rupestris* (Wied, 1820) (Rodentia, Cavidae), Brazil: a checklist covering 30,000 years of parasitism. **Brazilian Journal of Biology**, v. 84, p. e232838, 2021. DOI: [10.1590/1519-6984.232838](https://doi.org/10.1590/1519-6984.232838).
- THOMAS, F.; RENAUD, F.; GUEGAN, J. F. (ed.). **Parasitism and ecosystems**. Oxford: Oxford University Press, 2005.
- THUL, J. E.; FORRESTER, D. J.; ABERCROMBIE, C. L. Ecology of parasitic helminths of wood ducks, *Aix sponsa*, in the Atlantic flyway. **Proceedings of the Helminthological Society of Washington**, v. 52, p. 297–310, 1985.
- TORRES, E. L.; MALDONADO, A.; LANFREDI, R. M. *Pterygodermatites (Paucipectines) jägerskiöldi* (Nematoda: Rictulariidae) from *Gracilinanus agilis* and *G. microtarsus* (Marsupialia: Didelphidae) in Brazilian Pantanal and Atlantic Forest by light and scanning electron microscopy. **The Journal of Parasitology**, v. 93, n. 2, p. 274–279, 2007. DOI: [10.1645/GE-969R1.1](https://doi.org/10.1645/GE-969R1.1).
- TRAVASSOS, L. Contribuição para o conhecimento da fauna helmintológica brasileira: III. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 6, n. 2, p. 137–142, 1914. DOI: [10.1590/s0074-02761914000200008](https://doi.org/10.1590/s0074-02761914000200008).
- TRAVASSOS, L. Revisão da família Trichostrongylidae Leiper, 1912. **Monografias do Instituto Oswaldo Cruz**, Rio de Janeiro, n. 1, p. 1–512, 1937.
- TRAVASSOS, L. Sobre as espécies brasileiras da subfamília Heterakinae Railliet & Henry. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 5, n. 3, p. 271–318, 1913.
- UMETSU, F.; PARDINI, R. Small mammals in a mosaic of forest remnants and anthropogenic habitats - evaluating matrix quality in an Atlantic forest landscape. **Landscape Ecology**, v. 22, n. 4, p. 517–530, 2007. DOI: [10.1007/s10980-006-9041-y](https://doi.org/10.1007/s10980-006-9041-y).
- VARELLA, C. K. et al. Population genetic structure and phenotypic diversity of *Aspidodera raillieti* (Nematoda: Heterakoidea), a parasite of Didelphini marsupials in Brazil's South and

Southeast Atlantic Forest. **Parasites & Vectors**, v. 15, n. 1, p. 1-15, 2022. DOI: 10.1186/s13071-022-05244-6.

VAZ, Z.; PEREIRA, C. On a new Oxyurid worm parasite of *Mus rattus*. **Folia Clinica et Biologica**, v. 6, n. 11, p. 16-18, 1934.

VICENTE, J. J.; RODRIGUES, H. O.; GOMES, D. C.; PINTO, R. M. Nematóides do Brasil. Parte V: Nematóides de mamíferos. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 14, n. Supl. 1, p. 1–452, 1997. DOI: [10.1590/S0101-81751997000500001](https://doi.org/10.1590/S0101-81751997000500001).

VIEIRA, E. M. *et al.* Microhabitat selection and daily movements of two rodents (*Necomys lasiurus* and *Oryzomys scotti*) in Brazilian Cerrado, as revealed by a spool-and-line device. **Mammalian Biology**, v. 70, n. 6, p. 359–365, 2005.

YAMAGUTI, S. **Systema Helminthum. Vol. III. The Nematodes of Vertebrates**. New York: Interscience Publishers, 1961. 1261 p.

ZUK, M.; MCKEAN, K. A. Sex differences in parasite infections: patterns and processes. **International Journal for Parasitology**, v. 26, n. 10, p. 1009–1023, 1996. DOI: 10.1016/s0020-7519(96)00086-0.