



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

---

EDERSON PASTOR BUGATTI

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE HEMOSPORÍDEOS DE  
AVES NO BRASIL:  
RIQUEZA, INFLUÊNCIA DA PAISAGEM ECOLÓGICA, CLIMA  
E SUFICIÊNCIA DE AMOSTRAGEM**

EDERSON PASTOR BUGATTI

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE HEMOSPORÍDEOS DE  
AVES NO BRASIL:  
RIQUEZA, INFLUÊNCIA DA PAISAGEM ECOLÓGICA, CLIMA  
E SUFICIÊNCIA DE AMOSTRAGEM**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Marcos Robalinho Lima.  
Coorientador: Dr. José Ricardo Pires Adelino.

Londrina  
2025

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UEL

B946p Bugatti, Ederson Pastor .

Padrões de diversidade de hemossporídeos de aves no Brasil: riqueza, influência da paisagem ecológica, clima e suficiência de amostragem / Ederson Pastor Bugatti. - Londrina, 2025. 57 f.

Orientador: Marcos Robalinho Lima.

Coorientador: José Ricardo Pires Adelino.

Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) - Universidade Estadual de Londrina, Centro de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, 2025.

Inclui bibliografia..

1. Homossporídeos - Tese. 2. Escala Ambiental - Tese. 3. Numeros de Hill - Tese. 4. Rarefação - Tese. I. Lima, Marcos Robalinho . II. Adelino, José Ricardo Pires. III. Universidade Estadual de Londrina. Centro de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas. IV. Título..

CDU 574

EDERSON PASTOR BUGATTI

**PADRÕES DE DIVERSIDADE DE HEMOSPORÍDEOS DE  
AVES NO BRASIL:  
RIQUEZA, INFLUÊNCIA DA PAISAGEM ECOLÓGICA, CLIMA  
E SUFICIÊNCIA DE AMOSTRAGEM**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial para a obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas.

**BANCA EXAMINADORA**

---

Orientador: Prof. Dr. Marcos Robalinho Lima  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Prof. Dr. André de Camargo Guaraldo  
Universidade Federal do Paraná - UFPR

---

Prof. Dr. Fernando Maia Silva Dias  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Lenice Sousa-Shibatta  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

---

Prof. Dr. Leandro Martins  
Universidade Estadual de Londrina - UEL

Londrina, 14 de abril de 2025.

**CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS PROGRAMA  
DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

**DEFESA DE TESE DE DOUTORADO**

Discente: Ederson Pastor Bugatti

Título: **Padrões de Diversidade, Riqueza de Hemosporídeos em Aves no Brasil: Riqueza, Influência da Paisagem Ecológica, Clima e Suficiência de Amostragem**

Data da Defesa: 14 de abril de 2025 – 08:00hs, Remoto

**Banca Examinadora**

**PRESIDENTE:**

Prof. Dr. Marcos Robalinho Lima UEL

**TITULARES:**

Prof. Dr. André de Camargo Guaraldo UFPR

Prof. Dr. Fernando Maia Silva Dias UEL

Dra. Lenice Sousa-Shibatta UEL

Dr. Prof. Dr. Leandro Martins UEL

PARECER	
APROVADO	REPROVADO
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input type="checkbox"/>	<input checked="" type="checkbox"/>
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>
<input checked="" type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

**Parecer Final**

**APROVADO**

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** MARCOS ROBALINHO LIMA  
Data: 13/08/2025 20:39:45-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Marcos Robalinho Lima

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** ANDRE DE CAMARGO GUARALDO  
Data: 14/08/2025 11:44:36-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. André de Camargo Guaraldo

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** FERNANDO MAIA SILVA DIAS  
Data: 13/08/2025 21:03:22-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Prof. Dr. Fernando Maia Silva Dias

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** LENICE SOUZA SHIBATTA  
Data: 14/08/2025 15:54:45-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Dra. Lenice Sousa-Shibatta

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** LEANDRO LUIS MARTINS  
Data: 14/08/2025 15:00:55-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Dr. Dr. Prof. Dr. Leandro Martins

## **AGRADECIMENTOS**

Ao meu Prof. orientador Marcos Robalinho Lima, pela dedicação, sabedoria e apoio, que foram essenciais em minha trajetória acadêmica, sua orientação foi fundamental para meu crescimento intelectual e profissional, sou grato por toda paciência e incentivo ao longo desse desafio.

Ao meu coorientador Ricardo Adelino, pela valiosa contribuição, orientação e apoio durante este trabalho, dos quais foram fundamentais para o desenvolvimento da pesquisa, e sou imensamente grato por todo o conhecimento compartilhado e pela parceria nessa jornada.

A todos professores que contribuíram, para minha jornada no Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Londrina

O presente trabalho foi realizado com 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.

*A ansiedade era a sombra que me acompanhou a cada página escrita, a cada dúvida e ao pensamento de desistência. Mas descobri que passo a passo era possível transformá-la em força, porque o doutorado não se faz apenas pela mente, mas com coragem!*

BUGATTI, Ederson Pastor. **Padrões de diversidade de hemosporídeos em aves no Brasil**: riqueza, influência da paisagem ecológica, clima e suficiência de amostragem: 2025. 63 f. Tese (Doutorado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

## RESUMO

Este estudo, inicialmente, analisou a influência da fragmentação de habitats e de fatores abióticos sobre a riqueza de hemosporídeos dos gêneros *Plasmodium* e *Parahaemoproteus* em aves silvestres brasileiras, considerando diferentes escalas espaciais e variáveis ambientais. Utilizando uma base de dados composta por mais de 11 mil amostras de aves, abrangendo 755 espécies distribuídas em 84 comunidades de diversos biomas, foram aplicados modelos lineares generalizados mistos para avaliar os efeitos da vegetação nativa, da densidade de borda, da riqueza de hospedeiros e de variáveis climáticas como temperatura máxima e precipitação no quartil mais quente. Os resultados indicaram que a riqueza de aves foi positivamente associada à riqueza de linhagens de ambos os parasitos, enquanto a precipitação no quartil mais quente apresentou relação negativa com a riqueza de *Plasmodium*. A cobertura vegetal e a densidade de borda não demonstraram efeito significativo. A escala espacial mais adequada para explicar a variação na riqueza diferiu entre os gêneros: 500 m para *Plasmodium* e 5.000 m para *Parahaemoproteus*, evidenciando respostas distintas às variáveis ambientais. Na segunda etapa do estudo, foi realizada uma avaliação da riqueza e da cobertura amostral de linhagens de hemosporídeos em biomas brasileiros. Observou-se que biomas como a Amazônia e a Mata Atlântica, caracterizados por alta heterogeneidade ambiental e maior esforço amostral, apresentaram maior diversidade parasitária estimada, enquanto biomas com menor diversidade de hospedeiros ou maior sazonalidade climática apresentaram menor riqueza observada e maior discrepância entre diversidade real e amostrada. Em conjunto, os resultados demonstram que a diversidade de hemosporídeos em aves brasileiras é influenciada por múltiplos fatores, incluindo a composição da comunidade hospedeira, condições climáticas e a escala de análise da paisagem, sendo necessária uma abordagem em várias escalas e integrativa para compreender os padrões espaciais e ecológicos desses parasitos.

**Palavras-chave:** *Plasmodium*; *Parahaemoproteus*; Riqueza de linhagens; Números de Hill; INEXT.

BUGATTI, Ederson Pastor. **Patterns of haemosporidian diversity in brazilian birds: species richness, influence of ecological landscape, climate, and sampling sufficiency.** 2025 63 pp. Thesis (Doctorate, degree in Biological Sciences) – Universidade Estadual de Londrina, Londrina, 2025.

## ABSTRACT

This study examined the effects of habitat fragmentation and abiotic factors on the lineage richness of avian haemosporidian parasites, specifically *Plasmodium* and *Parahaemoproteus*, in wild bird communities across Brazil. Using a comprehensive dataset of over 11,000 bird samples representing 755 species from 84 localities spanning multiple biomes, generalized linear mixed models were applied to test the influence of native vegetation cover, edge density, host richness, and climatic variables such as maximum temperature and precipitation during the warmest period. Results showed that host species richness was positively associated with parasite lineage richness for both genera, while higher precipitation in the warmest quartile negatively affected *Plasmodium* richness. Vegetation cover and edge density had no significant effects. Optimal spatial scales for explaining richness differed between genera: 500 meters for *Plasmodium* and 5,000 meters for *Parahaemoproteus*. A complementary analysis evaluated parasite richness and sampling coverage across Brazilian biomes, revealing higher diversity in the Amazon and Atlantic Forest—biomes characterized by greater environmental heterogeneity and sampling intensity—and lower richness in more seasonal or less diverse regions. These findings suggest that haemosporidian diversity in birds is shaped by host community structure, climatic conditions, and spatial scale, highlighting the importance of a multiscale ecological framework to better understand host–parasite dynamic

**Key-words:** *Plasmodium*; *Parahaemoproteus*; Lineage richness; Hill's numbers; INEXT.

## LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.1** - Mapa do Brasil destacando os estados amostrados. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta de amostras para a detecção de hemosporídeos em aves neotropicais..... 22
- Figura 1.2** - Autocorrelação espacial encontrada para *Plasmodium* (A) e *Parahaemoproteus* (B). A escala selecionada para avaliação dos modelos foi de 500 m para *Plasmodium* e 5.000 m para *Parahaemoproteus* ..... 27
- Figura 2.1** - Mapa do Brasil ilustrando os biomas brasileiros e a localização geográfica das coletas de linhagens de hemosporídeos (pontos vermelhos). Os biomas estão representados pelas seguintes cores: Amarelo (Amazônia), Roxo (Caatinga), Verde- (Cerrado), Azul (Mata Atlântica), Rosa (Pampa) e Cinza (Pantanal)..... 45
- Figura 2.2** - Curva de cobertura amostral para diferentes ordens de Hill. Cada cor indica um bioma brasileiro. Linhas sólidas indicam interpolação e linhas pontilhadas indicam extrapolação. Círculos indicam cobertura observada.  $qD = 0$ : riqueza de espécies,  $qD = 1$ : Índice de Shannon e  $qD = 2$ : Índice de Simpson..... 50
- Figura 2.3** - Curvas de rarefação para cada um dos biomas brasileiros ..... 51
- Figura 2.4** - Curvas de cobertura de amostragem para cada um dos biomas brasileiros.....51

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1.1** - Determinação da escala espacial que explica a maior quantidade de variação da riqueza de *Plasmodium* sp. e *Parahaemoproteus* sp., modelo: Riqueza de linhagens ~ Proporção de cobertura de vegetação nativa + Densidade de borda + Bio 5 + Bio 18 + Riqueza de aves + Matern (1|Longitude + Latitude) implementado no pacote spaMM com distribuição de erros Poisson para linhagem de *Plasmodium*, e binomial negativa no caso de *Parahaemoproteus*..... 26
- Tabela 1.2** - Intervalo de confiança para os modelos ajustados para riqueza de *Plasmodium* e riqueza de *Parahaemoproteus*. As variáveis foram centralizadas e escalonadas antes do ajuste do modelo. Os modelos foram implementados com o pacote spaMM com uma função de matern para corrigir a autocorrelação espacial. Foram utilizados erros Poisson para *Plasmodium* e erros de binomial negativa para *Parahaemoproteus*. ..... 28
- Tabela 2.1** - Síntese da estrutura da base de dados utilizada para estimar a qualidade da amostragem de hemossporídeos de aves no Brasil. A base de dados obtida em Fecchio et al. (2019, 2021) foi reorganizada para ser compatível com a estrutura de dados necessária para curvas de acumulação. Para o acesso à planilha original veja e para os scripts. Bioma: Indica o Bioma em que as comunidades foram amostradas. Localidade: indica o número total de localidades amostradas dentro de cada Bioma. Comunidade: Indica o número de comunidades locais em que os registros foram amostrados. Riqueza e ID dos gêneros: Indica o número de gêneros identificados por Bioma em que PA = *Parahaemoproteus*, PL = *Plasmodium*, HA = *Haemoproteus* e LE = *Leucocytozoon*. Riqueza de Linhagem: Indica o número de linhagens detectadas nas comunidades amostradas dentro do Bioma. Riqueza de hospedeiros: Riqueza de aves hospedeiras nas comunidades amostradas dentro do Bioma. .... 47
- Tabela 2.2** - resumos das informações de incidência e cobertura de

amostragem para aves infectadas com ao menos uma linhagem de hemsporídeos. Bioma: Bioma estudado. Riqueza de hospedeiros: Número total de hospedeiros independentemente da presença ou ausência de infecção. Incidência: Soma de todos os registros de incidência detectados. Riqueza de hospedeiros infectados: Numero de hospedeiros com presença de infecção por hemsporídeos. Cobertura amostral: Efetividade da amostra ..... 49

**Tabela 2.3** - Resultados dos estimadores de diversidade para os biomas. Bioma: Bioma avaliado. Indicador: Ordem do estimado de Hill utilizada. QD=0: Riqueza de espécies, qD=1: Índice de Shannon e qD=2: Índice de Simpson. Observado: Valor observado. Estimado: Valor estimado para diversidade da comunidade. Erro estimado: Erro padrão do valor estimado. 95% abaixo: Intervalo de confiança para o valor estimado. 95% acima: Intervalo de confiança para o valor estimado ..... 52

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>13</b>
<b>1.1</b>	<b>Referências</b> .....	<b>16</b>
<b>2</b>	<b>TÍTULO: INFLUÊNCIA DA FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS E FATORES ABIÓTICOS NA RIQUEZA DE HEMOSPORÍDEOS EM AVES BRASILEIRAS</b> .....	<b>19</b>
<b>2.1</b>	<b>Resumo</b> .....	<b>19</b>
<b>2.2</b>	<b>Introdução</b> .....	<b>20</b>
<b>2.3</b>	<b>Metodologia</b> .....	<b>21</b>
<b>2.4</b>	<b>Resultados</b> .....	<b>25</b>
<b>2.5</b>	<b>Discussão</b> .....	<b>28</b>
<b>2.6</b>	<b>Referências</b> .....	<b>31</b>
<b>3</b>	<b>TÍTULO: AVALIAÇÃO NA SUFICIÊNCIA AMOSTRAL DE HEMOSPORÍDEOS EM AVES EM DIFERENTES BIOMAS BRASILEIROS</b> .....	<b>40</b>
<b>3.1</b>	<b>Resumo</b> .....	<b>40</b>
<b>3.2</b>	<b>Introdução</b> .....	<b>42</b>
<b>3.3</b>	<b>Metodologia</b> .....	<b>44</b>
<b>3.4</b>	<b>Resultados</b> .....	<b>47</b>
<b>3.5</b>	<b>Discussão</b> .....	<b>53</b>
<b>3.6</b>	<b>Referências</b> .....	<b>57</b>

## 1. Introdução Geral

Os hemoparasitos da ordem Haemosporida representam um grupo de protozoários amplamente distribuídos que infectam aves em todos os continentes, com especial relevância dos gêneros *Plasmodium*, *Haemoproteus*, *Parahaemoproteus* e *Leucocytozoon* (Valkiūnas 2005; Clark et al. 2014). Estes parasitos apresentam ciclos de vida complexos que envolvem obrigatoriamente um hospedeiro vertebrado (ave) e um vetor artrópode hematófago para completar seu desenvolvimento (Santiago-Alarcon et al. 2012). Sua relevância ecológica e médica tem sido amplamente reconhecida, servindo como modelos importantes para estudos de interação parasito-hospedeiro, ecologia de doenças e avaliação de impactos ambientais (Fecchio et al. 2019).

O gênero *Plasmodium*, transmitido principalmente por mosquitos da família Culicidae, apresenta desenvolvimento assexuado nos eritrócitos e tecidos das aves, seguido por fase sexuada no vetor (Santiago-Alarcon et al. 2012). Em contraste, os gêneros *Haemoproteus* e *Parahaemoproteus* utilizam como vetores principalmente moscas Hippoboscidae e dípteros do gênero Culicoides (Ceratopogonidae), respectivamente, com desenvolvimento exoeritrocítico restrito aos tecidos endoteliais. Em contraste, os gêneros *Haemoproteus* e *Parahaemoproteus* utilizam como vetores principais moscas Hippoboscidae (para *Haemoproteus*) e dípteros ceratopogonídeos do gênero *Culicoides* (para *Parahaemoproteus*), com desenvolvimento exoeritrocítico restrito aos tecidos endoteliais (Valkiūnas, 2005). Particularmente, espécies de *Parahaemoproteus* (anteriormente agrupadas com *Haemoproteus*) são conhecidas por formar megalomerontes característicos nos tecidos dos hospedeiros, podendo demonstrar maior virulência em aves não adaptadas (Valkiūnas, 2005; Atkinson, 2008). Já as espécies de *Leucocytozoon*, transmitidas por “borrachudos” (Simuliidae), infectam preferencialmente leucócitos e células endoteliais, e não realizam merogonia no sangue periférico (Valkiūnas, 2005; Santiago-Alarcon et al., 2012)

Fatores ambientais exercem influência determinante na dinâmica de transmissão desses hemoparasitos. A temperatura e o regime pluviométrico afetam diretamente a abundância de vetores e as taxas de desenvolvimento parasitário (Ferraguti et al. 2021), enquanto a fragmentação de habitats modifica as probabilidades de encontro entre hospedeiros e vetores (Sehgal, 2015; Fecchio et al., 2019). Regiões tropicais, como a Amazônia, abrigam excepcional diversidade de hemosporídeos devido à estabilidade das

populações de vetores e alta biodiversidade de aves (Fecchio et al. 2019). Contudo, distúrbios antropogênicos estão alterando esses padrões, o desmatamento reduz a diversidade de hospedeiros enquanto potencialmente aumenta a prevalência de infecção nas espécies remanescentes através do "efeito de diluição reduzido" (Sehgal 2015; Ortega-Guzmán et al. 2022).

O desenvolvimento de ferramentas moleculares trouxe avanços significativos no estudo desses parasitos. O gene mitocondrial citocromo b permite a identificação precisa de linhagens (Bensch et al. 2009), enquanto o repositório MalAvi facilita estudos biogeográficos em larga escala (Valkiūnas & Atkinson 2020). O desenvolvimento de protocolos de sequenciamento genômico ultra-sensíveis (Musa et al., 2023) supera uma limitação crucial dos métodos tradicionais, permitindo a detecção definitiva de infecções crônicas por hemoparasitos com parasitemias muito baixas, que anteriormente escapavam à identificação por microscopia. Ensaios de PCR ultra-sensíveis especificamente para hemoparasitos aviários (ex: Bell et al., 2022; Silva et al., 2021) permitem agora a detecção de infecções crônicas que anteriormente passavam despercebidas pela microscopia e PCR convencional. Entretanto, vieses amostrais permanecem como desafio importante; a representação desigual de hospedeiros e a sazonalidade na atividade dos vetores podem distorcer as estimativas de prevalência (Morrill et al. 2022). Protocolos padronizados que combinam dados moleculares e a confirmação por microscopia óptica são essenciais para inferências ecológicas robustas, pois permitem a validação da presença do parasita, a identificação de coinfeções e a correta caracterização morfológica das linhagens genéticas (Valkiūnas et al., 2008; Bernotienė et al., 2019).

Estes parasitos exercem impactos significativos na aptidão das aves, causando anemia, imunossupressão e alterações no comportamento migratório (Schoenle et al. 2017). Algumas linhagens de *Plasmodium* demonstram capacidade de troca de hospedeiros dependente de condições climáticas (Fecchio et al. 2019), enquanto infecções por *Haemoproteus* podem interferir na regulação hormonal das aves (Bosholn et al. 2020). Tais efeitos destacam o papel dos hemosporídeos como bioindicadores da saúde dos ecossistemas (Gupta et al. 2020). Pesquisas futuras deverão integrar abordagens multi-ômicas com experimentos de campo para elucidar os mecanismos coevolutivos e prever os impactos das mudanças climáticas (Donaldson et al. 2024).

A diversidade de hemosporídeos varia significativamente entre biomas, com

florestas tropicais apresentando maior riqueza de linhagens em comparação com regiões temperadas (Clark et al. 2014). Esta variação está intimamente ligada à disponibilidade de vetores competentes e à diversidade de espécies de aves hospedeiras (Santiago-Alarcon & Marzal 2020). Estudos recentes demonstram que alterações no uso do solo podem levar a mudanças na composição das comunidades de hemossporídeos, com potenciais consequências para a saúde das populações de aves (Ortega-Guzmán et al. 2022). A urbanização, em particular, tem sido associada à redução na diversidade parasitária, acompanhada pelo aumento na prevalência de poucas linhagens generalistas (Ferraguti et al. 2021).

O desenvolvimento de resistência aos hemossporídeos nas populações de aves envolve complexas interações genéticas e imunológicas (Ye et al. 2023). Algumas espécies desenvolveram mecanismos eficientes de controle parasitário, enquanto outras permanecem altamente suscetíveis (Donaldson et al. 2024). Esta variabilidade na resposta do hospedeiro tem implicações importantes para a conservação, particularmente no contexto de mudanças ambientais rápidas (Gupta et al. 2020). A compreensão dos fatores que influenciam a especificidade parasita-hospedeiro é crucial para prever os impactos ecológicos das infecções por hemossporídeos (Clark & Clegg 2017).

A integração de dados ecológicos, moleculares e epidemiológicos tem permitido avanços significativos no entendimento da biogeografia desses parasitos (Fecchio et al. 2019). No entanto, lacunas de conhecimento persistem, particularmente em relação aos ciclos de vida de muitas linhagens e às consequências ecológicas das infecções crônicas (Valkiūnas & Atkinson 2020). O desenvolvimento de novos marcadores moleculares e técnicas de diagnóstico promete melhorar nossa capacidade de monitorar essas infecções em populações naturais (Musa 2023). Simultaneamente, abordagens experimentais são necessárias para elucidar os mecanismos pelos quais os hemossporídeos afetam a ecologia e fisiologia de suas aves hospedeiras (Schoenle et al. 2017)

## 1.1 REFERENCIAS

Bensch, S., Hellgren, O., & Pérez-Tris, J. (2009). MalAvi: A public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Molecular Ecology Resources*, 9(5), 1353–1358. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02692.x>

Bernotiene, R., Žiegyte, R., Vaitkute, G., & Valkiunas, G. (2019). Identification of a new vector species of avian haemoproteids, with a description of methodology for the determination of natural vectors of haemosporidian parasites. *Parasites and Vectors*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3559-8>

Bosholn, M., Anciães, M., Gil, D., Weckstein, J. D., Dispoto, J. H., & Fecchio, A. (2020). Individual variation in feather corticosterone levels and its influence on haemosporidian infection in a Neotropical bird. *Ibis*, 162(1), 215–226. <https://doi.org/10.1111/ibi.12709>

Chagas, C. R. F., Monticelli, C., Lima, C. F. da M., & Ramos, P. L. (2024). Parasites Diversity, Abundance, Prevalence, and Richness Infecting *Didelphis aurita* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Atlantic Rainforest, Brazil. *Pathogens*, 13(9), 806. <https://doi.org/10.3390/pathogens13090806>

Clark, N. J., & Clegg, S. M. (2017). Integrating phylogenetic and ecological distances reveals new insights into parasite host specificity. *Molecular Ecology*, 26(11), 3074–3086. <https://doi.org/10.1111/mec.14101>

Clark, N. J., Clegg, S. M., & Lima, M. R. (2014). A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* and *Haemoproteus*: Haemosporida): New insights from molecular data. *International Journal for Parasitology*, 44(5), 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.004>

Donaldson, J. E., Ezenwa, V. O., Morrison, T. A., & Holdo, R. M. (2024). Effects of migratory animals on resident parasite dynamics. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 39, Issue 7, pp. 625–633). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.01.005>

Fecchio, A., Wells, K., Bell, J. A., Tkach, V. V., Lutz, H. L., Weckstein, J. D., Clegg, S. M., & Clark, N. J. (2019). Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites. In *Ecology Letters* (Vol. 22, Issue 3, pp. 547–557). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.13215>

Ferraguti, M., De la Puente, J. M., & Figuerola, J. (2021). Ecological effects on the dynamics of west nile virus and avian plasmodium: The importance of mosquito communities and landscape. In *Viruses* (Vol. 13, Issue 7). MDPI. <https://doi.org/10.3390/v13071208>

Gupta, P., Robin, V. V., & Dharmarajan, G. (2020). Towards a more healthy conservation paradigm: integrating disease and molecular ecology to aid biological conservation†. In *Journal of Genetics* (Vol. 99, Issue 1). Springer. <https://doi.org/10.1007/s12041-020-01225-7>

Ilgūnas, M., Romeiro Fernandes Chagas, C., Bukauskaitė, D., Bernotienė, R., Iezhova, T., & Valkiūnas, G. (2019). The life-cycle of the avian haemosporidian parasite *Haemoproteus majoris*, with emphasis on the exoerythrocytic and sporogonic development. *Parasites and Vectors*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3773-4>

Khan, R. A., & Fallis, A. M. (1971). A note on the sporogony of *Parahaemoproteus velans* (= *Haemoproteus velans* Coatney and Roudabush) (Haemosporidia : Haemoproteidae) in species of Culicoides. *Canadian Journal of Zoology*, 49(3), 420–421. <https://doi.org/10.1139/z71-062>

Morrill, A., Nielsen, Ó. K., Skírnisson, K., & Forbes, M. R. (2022). Identifying sources of variation in parasite aggregation. *PeerJ*, 10. <https://doi.org/10.7717/peerj.13763>

Musa, S. (2023). Mitochondrial genome amplification of avian haemosporidian parasites from single-infected wildlife samples using a novel nested PCR approach. *Parasitology Research*, 122(12), 2967–2975. <https://doi.org/https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37787788/>

Ortega-Guzmán, L., Rojas-Soto, O., Santiago-Alarcon, D., Huber-Sannwald, E., Chapa-Vargas, L., 2022. Climate predictors and climate change projections for avian haemosporidian prevalence in Mexico. *Parasitology* 149, 1129–1144. <https://doi.org/10.1017/S0031182022000683>

Rosyadi, I., Salasia, S. I. O., Argamjav, B., & Sato, H. (2021). Impact of subclinical *Haemoproteus columbae* infection on farmed domestic pigeons from Central Java (Yogyakarta), Indonesia, with special reference to changes in the hemogram. *Pathogens*, 10(4). <https://doi.org/10.3390/pathogens10040440>

Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., & Schaefer, H. M. (2012). Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: Untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biological Reviews*, 87(4), 928–964. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00234.x>

Sehgal, R.N.M., 2015. Manifold habitat effects on the prevalence and diversity of avian blood parasites. *International Journal for Parasitology: Parasites and Wildlife* 4(3), 421–430. <https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2015.09.001>

Schoenle, L. A., Kernbach, M., Haussmann, M. F., Bonier, F., & Moore, I. T. (2017). An experimental test of the physiological consequences of avian malaria infection. *Journal of Animal Ecology*, 86(6), 1483–1496. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12753>

Valkiūnas, G., 2005. Avian Malaria Parasites and Other Haemosporidia. CRC Press, Boca Raton. *Malaria Parasites and Other Haemosporidia*. CRC Press, Boca Raton.

Valkiūnas, G., Bensch, S., Iezhova, T.A., Križanauskienė, A., Hellgren, O., Bolshakov, C.V., 2008. Comparative analysis of microscopy and PCR-based detection methods for blood parasites. *The Journal of Parasitology* 94(6), 1395–1401. <https://doi.org/10.1645/GE-1570.1>

Valkiūnas, G., & Atkinson, C. T. (2020). Introduction to Life Cycles, Taxonomy, Distribution, and Basic Research Techniques. In *Avian Malaria and Related Parasites in the Tropics* (pp. 45–80). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_2)

Ye, C., Zhang, L., Tang, L., Duan, Y., Liu, J., & Zhou, H. (2023). Host genetic backgrounds: the key to determining parasite-host adaptation. In *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* (Vol. 13). Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2023.1228206>

Zhan, A., He, S., Brown, E. A., Chain, F. J. J., Therriault, T. W., Abbott, C. L., Heath, D. D., Cristescu, M. E., & Maclsaac, H. J. (2014). Reproducibility of pyrosequencing data for biodiversity assessment in complex communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(9), 881–890. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12230>

## 2. Título: INFLUÊNCIA DA FRAGMENTAÇÃO DE HABITATS E FATORES ABIÓTICOS NA RIQUEZA DE HEMOSPORÍDEOS EM AVES BRASILEIRAS

Revista **almejada:** International Journal for Parasitology (<https://www.sciencedirect.com/journal/international-journal-for-parasitology>)

Ederson Pastor Bugatti, José Ricardo Pires Adelino, Allan Fecchio, Marcos Robalinho Lima

### RESUMO

A fragmentação de habitats, resultante do uso intensivo dos recursos naturais, é um fator determinante na redução da biodiversidade, afetando as interações ecológicas, como as relações parasito-hospedeiro. O presente estudo investigou o efeito da escala espacial na riqueza de hemosporídeos (*Plasmodium* e *Parahaemoproteus*) em aves brasileiras, utilizando dados de ocorrência de parasitos, informações climáticas e dados de cobertura florestal e densidade de borda. Os resultados revelaram uma dificuldade em definir a escala espacial que melhor explica a riqueza de linhagens de hemosporídeos, com diferentes escalas sendo mais relevantes para *Plasmodium* (500m, 1.000m e 10.000m) e *Parahaemoproteus* (5.000m e 10.000m). A riqueza de aves mostrou-se um fator importante na explicação da riqueza de linhagens de ambos os gêneros de parasitos. A precipitação no quartil mais quente apresentou uma relação negativa com a riqueza de linhagens de *Plasmodium*, sugerindo que o excesso de chuva pode prejudicar a reprodução de vetores. A cobertura florestal, por si só, não se mostrou um fator determinante na riqueza de linhagens de hemosporídeos, indicando que outros aspectos da estrutura da paisagem podem ser mais relevantes, como microclimas, heterogeneidade da paisagem e dinâmica populacional de hospedeiros e vetores. Este estudo destaca a dificuldade de se determinar em qual escala espacial a variação de riqueza de hemosporídeos varia mais, evidenciando a complexidade das interações entre fatores ambientais e a dinâmica de parasitos em aves silvestres.

**Palavras-chave:** *Plasmodium*, *Parahaemoproteus*, aves silvestres, escala espacial, precipitação, riqueza de linhagens.

## 2.1 INTRODUÇÃO

A acelerada transformação de paisagens naturais vem alterando profundamente as interações ecológicas em todo o mundo. Pesquisas mostram que a fragmentação florestal não apenas reduz habitats, mas também modifica as relações entre parasitos e hospedeiros de maneiras complexas (Ceballos et al., 2015; Semper-Pascual et al., 2021). Especialmente para aves silvestres, essas mudanças podem ter consequências significativas para sua saúde e dinâmica populacional (Dadam et al., 2019). Ao estudarmos os hemosporídeos aviários, parasitos como *Plasmodium* e *Parahaemoproteus* - descobrimos um sistema ideal para entender esses processos, pois sua transmissão envolve tanto as aves quanto mosquitos vetores (Valkiūnas & Atkinson, 2020). Dados recentes revelam padrões intrigantes: enquanto *Plasmodium* parece mais sensível à disponibilidade de vetores (Ferraguti et al., 2022), *Parahaemoproteus* depende mais da comunidade de aves hospedeiras (Fecchio et al., 2021). Essas diferenças provavelmente refletem variações em seus ciclos de vida, mas ainda precisamos entender melhor esses mecanismos, particularmente nos trópicos (Clark et al., 2017).

Um dos maiores desafios atuais é compreender como diferentes escalas espaciais influenciam essas interações. Estudos anteriores mostram uma grande variação metodológica, alguns pesquisadores focam em escalas muito locais (90 m; Chasar et al., 2009), enquanto outros analisam paisagens mais amplas (2,5 km; Fecchio et al., 2021). Essa falta de padronização dificulta comparações entre sistemas. Pesquisas em paisagens tropicais fragmentadas, como a Amazônia, começam a elucidar como a estrutura do habitat atua em múltiplas escalas para influenciar a comunidade de hemosporídeos (Svensson-Coelho et al., 2013). Além disso, fatores climáticos, especialmente padrões de chuva e temperatura - parecem influenciar diferentemente cada gênero de parasito (Loiseau et al., 2013). Essas observações nos levam a questionar como esses diversos fatores interagem

em paisagens fragmentadas.

Com base nesses conhecimentos, desenvolvemos três hipóteses centrais para investigação: (1) comunidades de aves mais diversas abrigam maior riqueza de linhagens parasitárias, provavelmente devido à maior disponibilidade de nichos ecológicos; (2) que comunidades com maior cobertura florestal apresente maior riqueza de linhagens de *Plasmodium* e *Parahaemoproteus*, devido a maior quantidade de micro-habitat para vetores, e (3) que as variáveis climáticas como temperatura e precipitação afetem a riqueza de linhagens de hemosporídeos. Para testar essas hipóteses, implementamos uma abordagem multiescalar, analisando dados desde escalas menores (500m) até escalas maiores (10.000m), o que nos permite capturar padrões que estudos convencionais poderiam perder.

A relevância deste estudo vai além do âmbito acadêmico. Nossos resultados têm implicações diretas para estratégias de conservação em paisagens alteradas. Ao entender como fatores ambientais atuam em diferentes escalas, podemos desenvolver abordagens mais eficazes para manejo de habitats (Fahrig, 2003). Isso é especialmente urgente diante das mudanças climáticas globais, que estão alterando a distribuição de vetores e patógenos (Theodosopoulos et al., 2025). Nossa pesquisa integra conceitos de ecologia de paisagens, parasitologia e biogeografia, oferecendo uma visão abrangente dessas complexas interações ecológicas.

## 2.2 MÉTODOS

### *Estrutura da base de dados*

A base de dados utilizada foi obtida a partir da síntese das informações disponíveis em Fecchio et al. (2019, 2021). A base de dados foi filtrada para corresponder apenas a informações taxonômica (i.e., ordem, família e espécie de hospedeiros), filogenética (i.e.,

filogenética de hospedeiros), climática (i.e., fatores abióticos), espacial (i.e., localidades geográficas e suas comunidades) e de estrutura da paisagem (i.e., cobertura florestal e densidade de borda) para aves hospedeiras e suas linhagens de parasitos no território brasileiro. Para este estudo 84 comunidades, dos biomas Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga, Cerrado, Pantanal e Pampa foram analisadas (Figura 2.1).



**Figura 1.1.** Mapa do Brasil destacando os estados amostrados. Os pontos vermelhos indicam os locais de coleta de amostras para a detecção de hemosporídeos em aves neotropicais.

### *Infecção dos parasitos*

Neste estudo, foram utilizados dois gêneros de hemosporídeos associados a aves hospedeiras: *Plasmodium* e *Parahaemoproteus*. A escolha desses gêneros se baseou na

sua alta prevalência de infecção dentro da comunidade de aves, o que os torna relevantes para a compreensão da dinâmica de parasitismo nos ecossistemas. *Variáveis climáticas*

Foram utilizadas seis variáveis bioclimáticas associadas à persistência das linhagens de hemosporídeos: Bio 5: Temperatura máxima no mês mais quente, Bio 6: Temperatura mínima no mês mais frio, Bio 7: Variação anual da temperatura (Bio 5 - Bio 6): Bio 15: Precipitação sazonal, Bio 17: Precipitação no quartil mais seco e Bio18: Precipitação no quartil mais quente. Essas variáveis foram escolhidas devido ao efeito que estas apresentaram em estudos anteriores (Fecchio et al., 2021, Loiseau et al., 2013). As informações climáticas foram obtidas na base de dados WorldClim (Fick & Hijmans, 2017), em resolução espacial de 2,5 minutos.

#### *Variáveis da paisagem e escala espacial*

Para cada comunidade avaliada, foram amostradas informações sobre a cobertura do habitat e a densidade de borda considerando cinco classes de distância das localidades registradas. As paisagens ecológicas foram consideradas com os seguintes raios de distância: 500, 1.000, 2.000, 5.000 e

10.000 metros, em que a localidade do registro da infecção corresponde ao centro da área estimada. Dentro de cada classe, foram computados a proporção de células que correspondem a classe de formação da vegetação. A proporção de cobertura de habitat da região amostrada foi estimada computando o número total de células classificadas em diferentes tipos de vegetação (florestal, cerrado, pampa, vegetação nativa primária e vegetação nativa secundária) dividido pelo número total células de existentes dentro da área delimitada por cada classe. A densidade de borda foi estimada a partir da extensão em metros das células classificadas como de formação florestal que estão adjacentes à área delimitada dividida pela extensão em hectares da área da paisagem. As variáveis foram

estimadas utilizando a coleção 8 do acervo do MapBiomas Brasil (acessível em: <https://brasil.mapbiomas.org/downloads/>) com resolução espacial de 30 metros.

Em sua totalidade, a base de dados utilizada contém registros de 11.120 amostras de aves, abrangendo 755 espécies de aves hospedeiras, coletadas em

84 comunidades distribuídas pelos biomas da Amazônia, Floresta Atlântica, Pampa, Caatinga, Cerrado e Pantanal. Foram extraídos dados sobre a riqueza de dois gêneros de hemosporídeos (*Parahaemoproteus* e *Plasmodium*), além de informações sobre a localização geográfica das amostras.

### *Análise estatística*

Foi realizado um Modelo Linear Generalizado Misto (GLMM) onde as coordenadas das comunidades foram inseridas no modelo como variável aleatória para retirar a dependência espacial (autocorrelação), e as variáveis climáticas e da paisagem foram inseridas no modelo como variáveis fixas. O GLMM foi feito usando o pacote spaMM (Rousset and Fredey, 2014), e antes de modelar foi avaliado a correlação ( $r > 0,75$  e  $VIF > 3$ ) entre as variáveis fixas do modelo. Após esse processo foram mantidas as variáveis riqueza de aves, proporção de cobertura da vegetação nativa, densidade de borda e duas variáveis climáticas foram selecionadas, a temperatura máxima do mês mais quente (Bio5) e a precipitação no quartil mais quente (Bio18). Foram feitos GLMM para as diferentes escalas da paisagem ecológica (500 m, 1.000 m, 2.000 m, 5.000 m e 10.000 m). Foi utilizado o Critério de Informação de Akaike (AICc) de segunda ordem para selecionar a escala que explicava mais a variação dos dados. AICc é derivado da teoria da informação e mede a força relativa de evidência para cada modelo dentro de um conjunto de modelos sendo considerados (Burnham e Anderson, 2002). No pacote spaMM foi calculado o valor de AICc usando bootstrap de AICc, e os modelos foram ranqueados com “delta bootstrap AICc” para selecionar a escala onde a maior variação dos dados era explicada.

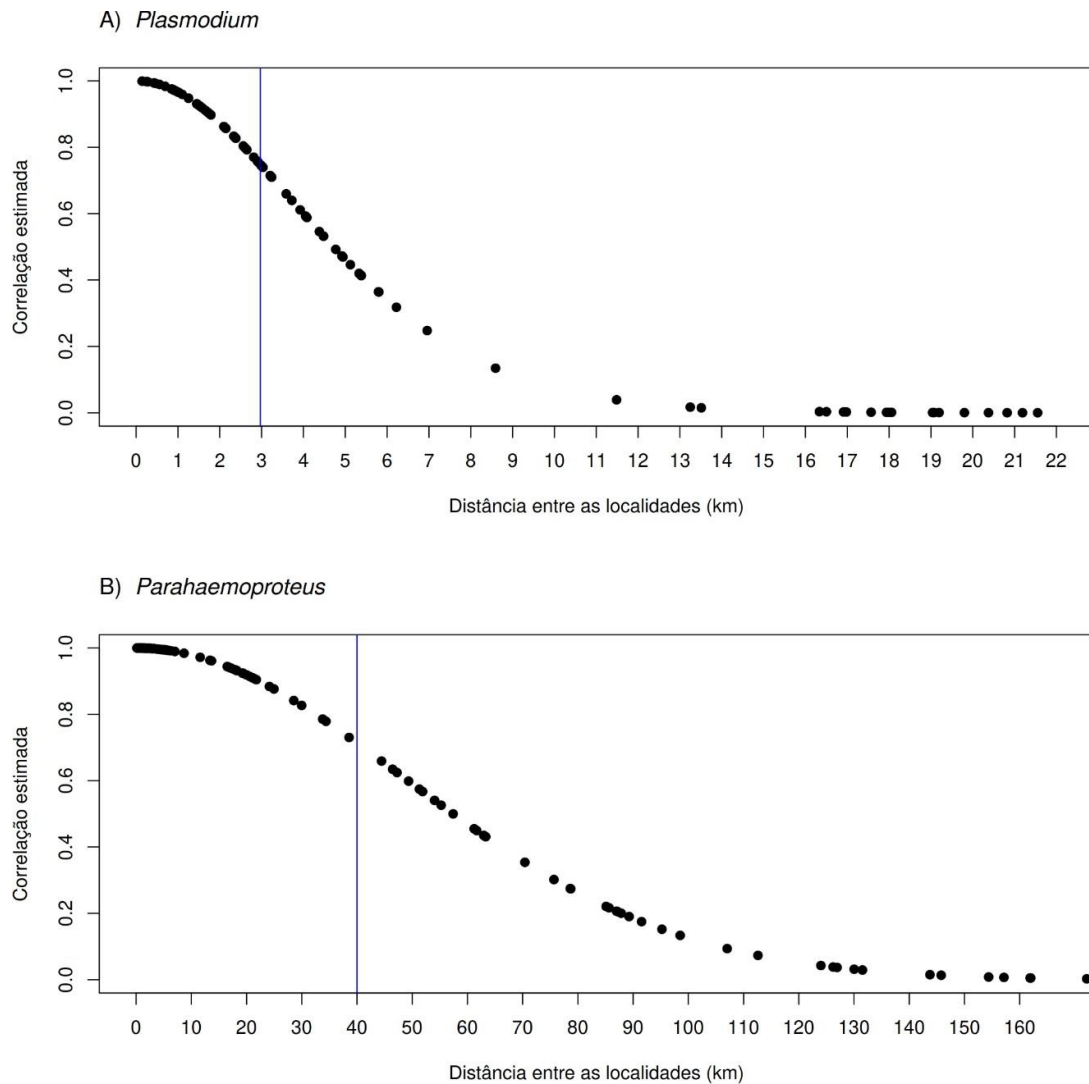
### 2.3 RESULTADOS

A escala que obteve maior explicação de variação na riqueza de linhagens de *Plasmodium* foi o raio de 500 m (Tabela 2.1), com uma correlação espacial forte ocorrendo a uma distância de até 3km (Figura 2. 1A). Entretanto, a determinação da melhor escala para explicar a variação dos dados foi difícil de ser estabelecida, uma vez que três escalas (500 m, 1.000 m e 10.000 m) tiveram um valor de delta bootstrap AICc entre 0 e 2 (Tabela 2.1).

Apesar desta pequena diferença, foi escolhida a escala de 500m para avaliação do efeito das variáveis na riqueza de *Plasmodium*. Não foi encontrada uma influência da proporção de cobertura de vegetação nativa (LRT:  $\text{Chi}^2 = 0,134$ , g.l. = 1,  $p = 0,9077$ ) na riqueza de *Plasmodium*. As outras variáveis foram mantidas no modelo, pois sem elas os resíduos não se ajustavam. A riqueza de aves estava correlacionada positivamente com a riqueza de linhagens de *Plasmodium*. Entretanto, a riqueza de linhagens de *Plasmodium* diminuiu com a precipitação no quartil mais quente, enquanto a densidade de borda e a temperatura máxima no quartil mais quente não afetaram a riqueza de linhagem de *Plasmodium* (Tabela 2.2).

**Tabela 1.1:** Determinação da escala espacial que explica a maior quantidade de variação da riqueza de *Plasmodium* sp. e *Parahaemoproteus* sp., modelo: Riqueza de linhagens ~ Proporção de cobertura de vegetação nativa + Densidade de borda + Bio 5 + Bio 18 + Riqueza de aves + Matern (1|Longitude + Latitude) implementado no pacote spaMM com distribuição de erros Poisson para linhagem de *Plasmodium*, e binomial negativa no caso de *Parahaemoproteus*.

<i>Plasmodium</i> sp.		
<b>Raio</b>	<b>Bootstrap AICc</b>	<b>Δ bootstrap AICc</b>
500 m	498,696	0,00
1.000 m	500,082	1,39
10.000 m	500,294	1,60
5.000 m	500,913	2,22
2.000 m	502,237	3,54
<i>Parahaemoproteus</i> sp.		
<b>Raio</b>	<b>Bootstrap AICc</b>	<b>Δ bootstrap AICc</b>
5.000 m	365,472	0,000
10.000 m	366,171	0,699
500 m	368,802	3,330
2.000 m	368,920	3,448
1.000 m	369,012	3,540



**Figura 1.2:** Autocorrelação espacial encontrada para *Plasmodium* (A) e *Parahaemoproteus* (B).

A escala selecionada para avaliação dos modelos foi de 500 m para *Plasmodium* e 5.000 m para *Parahaemoproteus*. *Parahaemoproteus* também apresentou mais de uma escala competindo pela posição de melhor modelo (Tabela 2.1), sendo que para este gênero a melhor escala foi de 5.000 m. A autocorrelação espacial foi mais forte para este gênero, com forte efeito presente até 40 km (Figura 2.1 B). A proporção de cobertura de vegetação nativa também não afetou a riqueza de *Parahaemoproteus* (LRT:  $\text{Chi}^2 = 0,766$ , g.l. = 1,  $p = 0,381$ ). Foi encontrado uma relação positiva entre riqueza de aves e riqueza de linhagens de *Parahaemoproteus*. Não houve influência da temperatura máxima no quartil mais quente (Bio5), precipitação no quartil mais quente (Bio18) e

da densidade de borda (Tabela 2.2) na riqueza de linhagens de *Parahaemoproteus*, entretanto, estas variáveis foram mantidas para que os resíduos dos modelos ficassem ajustados

**Tabela 1.2** Intervalo de confiança para os modelos ajustados para riqueza de *Plasmodium* e riqueza de *Parahaemoproteus*. As variáveis foram centralizadas e escalonadas antes do ajuste do modelo. Os modelos foram implementados com o pacote spaMM com uma função de matern para corrigir a autocorrelação espacial. Foram utilizados erros Poisson para *Plasmodium* e erros de binomial negativa para *Parahaemoproteus*.

<i>Plasmodium</i> sp.			
Variáveis	Estimativa	95% baixo	95% acima
Densidade de borda	-0,1703	-0,3832	0,0390
Temperatura máxima no quartil mais quente (Bio5)	-0,0404	-0,2334	0,1591
Precipitação no quartil mais quente (Bio18)	-0,2215	-0,4442	-0,0074
Riqueza de hospedeiros amostrados	0,7016	0,4736	0,9442
<i>Parahaemoproteus</i> sp.			
Variáveis	Estimativa	95% baixo	95% acima
Densidade de borda	-0,1095	-0,4406	0,2083
Temperatura máxima no quartil mais quente (Bio5)	0,1625	-0,2419	0,8126
Precipitação no quartil mais quente (Bio18)	-0,1325	-0,5313	0,3126
Riqueza de hospedeiros amostrados	0,7764	0,3555	1,1519

## 2.4 DISCUSSÃO

Nossa investigação sobre os padrões de distribuição de hemoparasitos em aves brasileiras revelou relações ecológicas complexas, como observado por outros estudos (Clark et al., 2017; Fecchio et al., 2021). A riqueza de espécies de aves mostrou-se

positivamente correlacionada com a diversidade de linhagens parasitárias, reforçando a hipótese de que comunidades hospedeiras mais diversas sustentam uma maior variedade de parasitos. Esse padrão, no entanto, apresenta nuances importantes, enquanto algumas espécies de aves atuam como hospedeiros competentes para múltiplas linhagens de parasitos, outras parecem ser mais restritas em suas associações (Valkiūnas & Iezhova, 2022).

Um dos achados mais desafiadores de nosso estudo foi a ausência de relação significativa entre cobertura vegetal nativa e riqueza parasitária. Esse resultado contrasta com trabalhos como o de Bonneaud et al. (2009) em florestas africanas e Fecchio et al. (2021) na Mata Atlântica, que encontraram maior prevalência de hemosporídeos em áreas preservadas. Essa discrepância pode ser explicada por particularidades de nosso sistema de estudo, onde mesmo matrizes antropizadas mantêm condições microclimáticas adequadas para os vetores, conforme observado por Ferraguti et al. (2023) em contextos urbanos. Alternativamente, como sugerem Chapa-Vargas et al. (2020), a estrutura da comunidade de hospedeiros pode ser um preditor mais forte da diversidade parasitária do que características do habitat em si.

A análise em múltiplas escalas espaciais trouxe contribuições importantes para o entendimento da ecologia desses parasitos. Para *Plasmodium*, os padrões mais localizados (autocorrelação espacial até 3 km) refletem claramente a biologia de seus vetores culicídeos, que possuem áreas de vida restritas e dependem de criadouros específicos (Avramov et al., 2017). Já para *Parahaemoproteus*, a autocorrelação em escalas muito maiores (até 40 km) está provavelmente relacionada à maior capacidade de dispersão de seus vetores Ceratopogonidae, conforme documentado por Azzouzi et al. (2024). Essa diferença fundamental entre os gêneros de parasitos ressalta a importância

de considerar as características específicas dos vetores em estudos ecológicos, como defendido por Ferreira et al. (2020).

Em relação aos fatores climáticos, nossos dados revelaram uma relação não-linear entre precipitação e riqueza de *Plasmodium*. Enquanto níveis moderados de chuva favorecem a proliferação de mosquitos, precipitação excessiva no trimestre mais quente mostrou-se negativamente associada à diversidade parasitária. Esse padrão ecoa observações recentes de Avramov et al. (2024) sobre os efeitos deletérios de chuvas intensas em populações de vetores. Já a ausência de efeito significativo da temperatura

máxima pode indicar que os vetores em nossa região de estudo estão operando dentro de sua zona térmica ótima, diferindo do observado em regiões temperadas por Theodosopoulos et al. (2025), onde aumentos de temperatura mostraram efeitos mais pronunciados.

Do ponto de vista metodológico, nosso estudo destaca vários desafios que merecem atenção em pesquisas futuras. A dificuldade em amostrar adequadamente espécies raras de aves, como apontado por Mulvaney e Cherry (2020), pode limitar nossa compreensão completa dos padrões de diversidade parasitária. Além disso, a carência de dados detalhados sobre distribuição e abundância de vetores em diferentes habitats, conforme discutido por Lowe e Codeço (2025), representa uma lacuna importante que precisa ser abordada em estudos futuros.

Nossas análises também revelaram a importância de considerar cuidadosamente a escala espacial em estudos ecológicos. Como demonstrado

por Tardy et al. (2022), processos operando em diferentes escalas podem influenciar padrões de distribuição de parasitos de maneiras distintas. Essa complexidade exige abordagens analíticas sofisticadas e o desenvolvimento de modelos que possam incorporar adequadamente essas relações multiescalares, como os implementados em nosso estudo usando o pacote spaMM.

Em conclusão, nossos resultados contribuem para o crescente corpo de evidências sobre os fatores que moldam comunidades parasitárias em aves neotropicais. A riqueza de hospedeiros emerge como um determinante fundamental da diversidade de hemosporídeos, enquanto os efeitos de fatores ambientais variam de acordo com as características ecológicas específicas de cada sistema parasito-vetor-hospedeiro. Esses achados reforçam a necessidade de abordagens integradas que considerem tanto aspectos bióticos quanto abióticos em múltiplas escalas espaciais, particularmente em regiões tropicais que enfrentam pressões antropogênicas crescentes. Futuras pesquisas deveriam focar em preencher lacunas importantes no nosso entendimento, incluindo estudos mais detalhados sobre a ecologia de vetores e investigações sobre os mecanismos que governam as especificidades parasito-hospedeiro em diferentes contextos ecológicos.

## 2.5 REFERÊNCIAS

- Arrogante-Funes, F., Aguado, I., Chuvieco, E., 2024. Global impacts of fire regimes on wildland bird diversity. *Fire Ecology* 20. <https://doi.org/10.1186/s42408-024-00259-x>
- osov, M., Thaivalappil, A., Ludwig, A., Miner, L., Cullingham, C.I., Waddell, L., Lapen, D.R., 2024. Relationships between water quality & mosquito presence & abundance: a systematic review & meta-analysis. *J Med Entomol*. <https://doi.org/10.1093/jme/tjad139>
- Azzouzi, C., Rabah-Sidhoum, N., Boucheikhchoukh, M., Mechouk, N., Sedraoui, S., Benakhla, A., 2024. Checklist of Medico-Veterinary Important Biting Flies (Ceratopogonidae, Hippoboscidae, Phlebotominae, Simuliidae, Stomoxyni, & Tabanidae) & Their Associated Pathogens & Hosts in Maghreb. *Parasitologia* 5. <https://doi.org/10.3390/parasitologia5010001>
- Basile, M., Storch, I., Mikusiński, G., 2021. Abundance, species richness & diversity of forest bird assemblages – The relative importance of habitat structures & landscape context. *Ecol Indic* 133. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.108402>
- Bensch, S., Hellgren, O., Pérez-Tris, J., 2009. MalAvi: A public database of malaria parasites & related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Mol Ecol Resour* 9, 1353–1358. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02692.x>
- Blache, N., Chalvet-Monfray, K., Déprés, C., Morand, S., 2024. A scoping review of the impacts of forest dynamics on acari-borne diseases: beyond forest fragmentation. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4185885/v1>
- Blake, J.G., Loiselle, B.A., 2024. Sharp declines in observation & capture rates of Amazon birds in absence of human disturbance. *Glob Ecol Conserv* 51. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2024.e02902>
- Bonneaud, C., Sepil, I., Mila, B., Buermann, W., Pollinger, J., Sehgal, R.N.M., Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., Saatchi, S., Smith, T.B., 2009. The prevalence of avian Plasmodium is higher in undisturbed tropical forests of Cameroon. *J Trop Ecol* 25, 439–447. <https://doi.org/10.1017/S0266467409006178>
- Brian, J.I., Aldridge, D.C., 2023. Factors at multiple scales drive parasite community structure. *Journal of Animal Ecology* 92, 377–390. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13853>
- Caizergues, A.E., Robira, B., Perrier, C., Jeanneau, M., Berthomieu, A., Perret, S., Gandon, S., 2024. Cities as parasitic amplifiers? Malaria prevalence & diversity in great tits along an urbanization gradient. <https://doi.org/10.24072/pci>
- Ceballos, G., Ehrlich, P.R., Barnosky, A.D., García, A., Pringle, R.M., Palmer, T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction. *Sci Adv* 1. <https://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Chagas, C.R.F., Binkienė, R., Valkiūnas, G., 2021. Description & molecular characterization of two species of avian blood parasites, with remarks on circadian rhythms of avian haematozoa infections. *Animals* 11. <https://doi.org/10.3390/ani11123490>

- Chagas, C.R.F., Duc, M., Gutiérrez-Liberato, G.A., Valkiūnas, G., 2023. Host Cells of *Leucocytozoon* (Haemosporida, Leucocytozoidae) Gametocytes, with Remarks on the Phylogenetic Importance of This Character. *Pathogens* 12. <https://doi.org/10.3390/pathogens12050712>
- Chagas, C.R.F., Monticelli, C., Lima, C.F. da M., Ramos, P.L., 2024. Parasites Diversity, Abundance, Prevalence, & Richness Infecting *Didelphis aurita* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Atlantic Rainforest, Brazil. *Pathogens* 13, 806. <https://doi.org/10.3390/pathogens13090806>
- Chahad-Ehlers, S., Fushita, A.T., Lacorte, G.A., Assis, P.C.P. De, Del Lama, S.N., 2018. Effects of habitat suitability for vectors, environmental factors & host characteristics on the spatial distribution of the diversity & prevalence of haemosporidians in waterbirds from three Brazilian wetlands. *Parasit Vectors* 11. <https://doi.org/10.1186/s13071-018-2847-z>
- Chao, A., Gotelli, N.J., Hsieh, T.C., Sander, E.L., Ma, K.H., 2014. Rarefaction & extrapolation with Hill numbers: A framework for Rarefaction & extrapolation with Hill numbers: A framework for sampling & estimation in species diversity studies sampling & estimation in species diversity studies.
- Chao, A., Jost, L., 2012. Coverage-based rarefaction & extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93, 2533–2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Chao, A., Kubota, Y., Zelený, D., Chiu, C.H., Li, C.F., Kusumoto, B., Yasuhara, M., Thorn, S., Wei, C.L., Costello, M.J., Colwell, R.K., 2020. Quantifying sample completeness & comparing diversities among assemblages. *Ecol Res* 35, 292–314. <https://doi.org/10.1111/1440-1703.12102>
- Chapa-Vargas, L., Matta, N.E., Merino, S., 2020. Effects of Ecological Gradients on Tropical Avian Hemoparasites, in: *Avian Malaria & Related Parasites in the Tropics*. Springer International Publishing, Cham, pp. 349–377. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_10](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_10)
- Chasar, A., Loiseau, C., Valkiunas, G., Iezhova, T., Smith, T.B., Sehgal, R.N.M., 2009. Prevalence & diversity patterns of avian blood parasites in degraded African rainforest habitats. *Mol Ecol* 18, 4121–4133. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04346.x>
- Chikezie, F.M., Opara, K.N., Ubulom, P.M.E., 2024. Impacts of Changing Climate on Arthropod Vectors & Diseases Transmission. *Nigerian Journal of Entomology* 40, 179–192. <https://doi.org/10.36108/nje/4202/04.0161>
- Clark, N.J., Clegg, S.M., Lima, M.R., 2014. A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* & *Haemoproteus*: Haemosporida): New insights from molecular data. *Int J Parasitol* 44, 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.004>
- Clark, N.J., Clegg, S.M., Sam, K., Goulding, W., Koane, B., Wells, K., 2017. Climate, host phylogeny & the connectivity of host communities govern regional parasite assembly 1–11. <https://doi.org/10.1111/ddi.12661>
- Dadam, D., Robinson, R.A., Clements, A., Peach, W.J., Bennett, M., Rowcliffe, J.M., Cunningham, A.A., 2019. Avian malaria-mediated population decline of a widespread iconic bird species. *R Soc Open Sci* 6. <https://doi.org/10.1098/rsos.182197>

- De Angeli Dutra, D., 2024. Assessing global drivers of parasite diversity: host diversity & body mass boost avian haemosporidian diversity. *Parasitology* 151, 478–484. <https://doi.org/10.1017/S0031182024000313>
- de Souza, W.M., Weaver, S.C., 2024a. Effects of climate change & human activities on vector-borne diseases. *Nat Rev Microbiol*. <https://doi.org/10.1038/s41579-024-01026-0>
- de Delnevo, N., Piotti, A., Carbognani, M., van Etten, E.J., Stock, W.D., Field, D.L., Byrne, M., 2021. Genetic & ecological consequences of recent habitat fragmentation in a narrow endemic plant species within an urban context. *Biodivers Conserv* 30, 3457–3478. <https://doi.org/10.1007/s10531-021-02256-x>
- Designed Research; S, C.C.W.M.M., 2021. Contrasting drivers of diversity in hosts & parasites across the tropical Andes 118. <https://doi.org/10.1073/pnas.2010714118/-/DCSupplemental>
- Diuk-Wasser, M.A., Vanacker, M.C., Fernandez, M.P., 2021. Impact of Land Use Changes & Habitat Fragmentation on the Eco-epidemiology of Tick-Borne Diseases. *J Med Entomol* 58, 1546–1564. <https://doi.org/10.1093/jme/tjaa209>
- Fahrig, L., 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst*. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Falk, B.G., Luke Mahler, D., Perkins, S.L., 2011. Tree-based delimitation of morphologically ambiguous taxa: A study of the lizard malaria parasites on the Caribbean island of Hispaniola. *Int J Parasitol* 41, 967–980. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2011.05.004>
- Fecchio, A., Clark, N.J., Bell, J.A., Skeen, H.R., Lutz, H.L., De La Torre, G.M., Vaughan, J.A., Tkach, V. V., Schunck, F., Ferreira, F.C., Braga, É.M., Lugarini, C., Wamiti, W., Dispoto, J.H., Galen, S.C., Kirchgatter, K., Sagario, M.C., Cueto, V.R., González-Acuña, D., Inumaru, M., Sato, Y., Schumm, Y.R., Quillfeldt, P., Pellegrino, I., Dharmarajan, G., Gupta, P., Robin, V. V., Ciloglu, A., Yildirim, A., Huang, X., Chapa-Vargas, L., Álvarez-Mendizábal, P., Santiago-Alarcon, D., Drovetski, S. V., Hellgren, O., Voelker, G., Ricklefs, R.E., Hackett, S.J., Collins, M.D., Weckstein, J.D., Wells, K., 2021. Global drivers of avian haemosporidian infections vary across zoogeographical regions. *Global Ecology & Biogeography* 30, 2393–2406. <https://doi.org/10.1111/geb.13390>
- Fecchio, A., Dias, R.I., Ferreira, T. V., Reyes, A.O., Dispoto, J.H., Weckstein, J.D., Bell, J.A., Tkach, V. V., Pinho, J.B., 2022. Host foraging behavior & nest type influence prevalence of avian haemosporidian parasites in the Pantanal. *Parasitol Res* 121, 1407–1417. <https://doi.org/10.1007/s00436-022-07453-3>
- Fecchio, A., Lima, M.R., Bell, J.A., Schunck, F., Corrêa, A.H., Beco, R., Jahn, A.E., Fontana, C.S., da Silva, T.W., Repenning, M., Braga, É.M., Garcia, J.E., Lugarini, C., Silva, J.C.R., Andrade, L.H.M., Dispoto, J.H., dos Anjos, C.C., Weckstein, J.D., Kirchgatter, K., Ellis, V.A., Ricklefs, R.E., De La Torre, G.M., 2021. Loss of forest cover & host functional diversity increases prevalence of avian malaria parasites in the Atlantic Forest. *Int J Parasitol* 51, 719–728. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2021.01.001>
- Fecchio, A., Lima, M.R., Bell, J.A., Schunck, F., Corrêa, A.H., Jahn, A.E., Fontana,

- C.S., da Silva, T.W., Repenning, M., Garcia, J.E., Lugarini, C., R Silva, J.C., M Andrade, L.H., dos Anjos, C.C., Weckstein, J.D., Kirchgatter, K., Ricklefs, R.E., De La Torre, G.M., 2021. Loss of forest cover & host functional diversity increases prevalence of avian malaria parasites in the Atlantic Forest.
- Fecchio, A., Wells, K., Bell, J.A., Tkach, V. V., Lutz, H.L., Weckstein, J.D., Clegg, S.M., Clark, N.J., 2019. Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites. *Ecol Lett* 22, 547–557. <https://doi.org/10.1111/ele.13215>
- Fecchio, A., Wells, K., Bell, J.A., Tkach, V. V., Lutz, H.L., Weckstein, J.D., Clegg, S.M., Clark, N.J., 2019. Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites. *Ecol Lett*. <https://doi.org/10.1111/ele.13215>
- Ferraguti, M., de la Puente, J.M., Figuerola, J., 2021a. Ecological effects on the dynamics of west nile virus & avian plasmodium: The importance of mosquito communities & landscape. *Viruses*. <https://doi.org/10.3390/v13071208>
- Ferraguti, M., Magallanes, S., Ibáñez-Justicia, A., 2022. Implication of human landscape transformation on mosquito populations. *Ecology & Control of Vector- Borne Diseases* 7, 143–160. [https://doi.org/10.3920/978-90-8686-931-2\\_8](https://doi.org/10.3920/978-90-8686-931-2_8)
- Ferraguti, M., Magallanes, S., Jiménez-Peñuela, J., Martínez-de la Puente, J., Garcia-Longoria, L., Figuerola, J., Muriel, J., Albayrak, T., Bensch, S., Bonneaud, C., Clarke, R.H., Cziráj, G., Dimitrov, D., Espinoza, K., Ewen, J.G., Ishtiaq, F., Flores-Saavedra, W., Garamszegi, L.Z., Hellgren, O., Horakova, D., Huyvaert, K.P., Jensen, H., Križanauskienė, A., Lima, M.R., Lujan-Vega, C., Magnussen, E., Martin, L.B., Matson, K.D., Møller, A.P., Munclinger, P., Palinauskas, V., Pap, P.L., Pérez-Tris, J., Renner, S.C., Ricklefs, R., Scebba, S., Sehgal, R.N.M., Soler, M., Szöllősi, E., Valkiūnas, G., Westerdahl, H., Zehindjiev, P., Marzal, A., 2023. Environmental, geographical & time-related impacts on avian malaria infections in native & introduced populations of house sparrows (*Passer domesticus*), a globally invasive species. *Global Ecology & Biogeography* 32, 809–823. <https://doi.org/10.1111/geb.13651>
- Ferraguti, M., Martínez-De la Puente, J., Jiménez–Clavero, M.Á., Llorente, F., Roiz, D., Ruiz, S., Soriguer, R., Figuerola, J., 2021b. A field test of the dilution effect hypothesis in four avian multi-host pathogens. *PLoS Pathog* 17. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1009637>
- Ferreira, F.C., Santiago-Alarcon, D., Braga, É.M., 2020. Diptera vectors of avian haemosporidians: With emphasis on tropical regions. *Avian Malaria & Related Parasites in the Tropics: Ecology, Evolution & Systematics* 185–250. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_6)
- Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37, 4302– 4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Gandy, S., Kilbride, E., Biek, R., Millins, C., Gilbert, L., 2021. Experimental evidence for opposing effects of high deer density on tick-borne pathogen prevalence & hazard. *Parasit Vectors* 14. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-05000-0>
- García-Longoria, L., Palinauskas, V., Aželytė, J., Marzal, A., Ovelheiro, D., Hellgren, O., 2025. Generalist malaria parasites & host imprinting: Unveiling transcriptional memory. <https://doi.org/10.1101/2025.03.24.644894>

- Garrido, M., Halle, S., Flatau, R., Cohen, C., Navarro-Castilla, Á., Barja, I., Hawlena, H., 2021. The dilution effect behind the scenes: Testing the underlying assumptions of its mechanisms through quantifying the long-term dynamics & effects of a pathogen in multiple host species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.0773>
- Gizaw, Z., Salubi, E., Pietroniro, A., Schuster-Wallace, C.J., 2024. Impacts of climate change on water-related mosquito-borne diseases in temperate regions: A systematic review of literature & meta-analysis. *Acta Trop.* <https://doi.org/10.1016/j.actatropica.2024.107324>
- Gutiérrez, J.S., Piersma, T., Thieltges, D.W., 2019. Micro- & macroparasite species richness in birds: The role of host life history & ecology. *Journal of Animal Ecology* 88, 1226–1239. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12998>
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L., Jones, P.G., Jarvis, A., 2005. Very high-resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25, 1965–1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hill, M.O., 1973. Diversity & Evenness: A Unifying Notation & Its Consequences. *Ecology* 54, 427–432. <https://doi.org/10.2307/1934352>
- Hsieh, T.C., Ma, K.H., Chao, A., 2016. iNEXT: an R package for rarefaction & extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods Ecol Evol* 7, 1451–1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>
- Janecka, M.J., Rovenolt, F., Stephenson, J.F., 2021. How does host social behavior drive parasite non-selective evolution from the within-host to the landscape-scale? *Behav Ecol Sociobiol.* <https://doi.org/10.1007/s00265-021-03089-y>
- Kiene, F., Andriatsitohaina, B., Ramsay, M.S., Rakotondravony, R., Strube, C., Radespiel, U., 2021. Habitat fragmentation & vegetation structure impact gastrointestinal parasites of small mammalian hosts in Madagascar. *Ecol Evol* 11, 6766–6788. <https://doi.org/10.1002/ece3.7526>
- Kumar, S., Gupta, S., Mohmad, A., Fular, A., Parthasarathi, B.C., Chaubey, A.K., 2021. Molecular tools-advances, opportunities & prospects for the control of parasites of veterinary importance. *Int J Trop Insect Sci* 41, 33–42. <https://doi.org/10.1007/s42690-020-00213-9>
- Lebeau, E., Dunn, J.C., 2025. The prevalence & immune response to coinfection by avian haemosporidians in wild Eurasian blackbirds *Turdus merula*. *Parasitology.* <https://doi.org/10.1017/S0031182024000829>
- Lafferty, K. D., & Kuris, A. M. (2012). Ecological consequences of manipulative parasites. *Host manipulation by parasites*, 158, 168.
- Loiseau, C., Harrigan, R.J., Bichet, C., Julliard, R., Garnier, S., Lendvai, Á.Z., Chastel, O., Sorci, G., 2013. Predictions of avian *Plasmodium* expansion under climate change. *Sci Rep* 3. <https://doi.org/10.1038/srep01126>
- Lowe, R., Codeço, C.T., 2025. Harmonizing Multisource Data to Inform Vector-Borne Disease Risk Management Strategies. *Annual Review of Entomology* Downloaded from

- Martins, P.M., Poulin, R., Gonçalves-Souza, T., 2021. Integrating climate & host richness as drivers of global parasite diversity. *Global Ecology & Biogeography* 30, 196–204. <https://doi.org/10.1111/geb.13213>
- Marzal, A., Magallanes, S., Garcia-Longoria, L., 2022. Stimuli Followed by Avian Malaria Vectors in Host-Seeking Behaviour. *Biology (Basel)*. <https://doi.org/10.3390/biology11050726>
- Mazarire, T.T., Lobb, L., Newete, S.W., Munhenga, G., 2024. The Impact of Climatic Factors on Temporal Mosquito Distribution & Population Dynamics in an Area Targeted for Sterile Insect Technique Pilot Trials. *Int J Environ Res Public Health*
21. <https://doi.org/10.3390/ijerph21050558>
- Mulvaney, J.M., Cherry, M.I., 2020. The effectiveness of point counts & mist-netting in surveying Afrotemperate forest bird community structure in South Africa. *Emu* 120, 103–113. <https://doi.org/10.1080/01584197.2020.1726186>
- Neumann, A.E., Suarez-Rubio, M., Renner, S.C., 2024. Haemosporidian intensity & nestlings' life-history along an urban-to-rural gradient. *Sci Rep* 14. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-67824-x>
- Orfanides, G.L., Pagano, S.S., 2024. Haemosporidian parasites of Canada Warblers (*Cardellina canadensis*) & Black-throated Blue Warblers (*Setophaga caerulescens*): prevalence, diversity, & associations with physiological condition during migration. *Avian Conservation & Ecology* 19. <https://doi.org/10.5751/ACE-02723-190212>
- Pacheco, M.A., Ceriaco, L.M.P., Matta, N.E., Vargas-Ramírez, M., Bauer, A.M., Escalante, A.A., 2020. A phylogenetic study of Haemocystidium parasites & other Haemosporida using complete mitochondrial genome sequences. *Infection, Genetics & Evolution* 85, 104576. <https://doi.org/10.1016/j.meegid.2020.104576>
- Palmer, P.I., Wainwright, C.M., Dong, B., Maidment, R.I., Wheeler, K.G., Gedney, N., Hickman, J.E., Madani, N., Folwell, S.S., Abdo, G., Allan, R.P., Black, E.C.L., Feng, L., Gudoshava, M., Haines, K., Huntingford, C., Kilavi, M., Lunt, M.F., Shaaban, A., Turner, A.G., 2023. Drivers & impacts of Eastern African rainfall variability. *Nat Rev Earth Environ*. <https://doi.org/10.1038/s43017-023-00397-x>
- Penha, V.A. de S., Manica, L.T., Barrand, Z.A., Hepp, C.M., McGraw, K.J., 2024. Correlates of Co-Infection with Coccidiosis & Avian Malaria in House Finches (*Haemorrhous mexicanus*). *J Wildl Dis* 60, 634–646. <https://doi.org/10.7589/JWD-D-23-00175>
- Perkins, S.L., Galen, S.C., 2024. Chapter 10: Haemosporida (Order): The “Malaria Parasites” [Concepts in Animal Parasitology]. *Concepts in Animal Parasitology*. <https://doi.org/10.32873/unl.dc.ciap010>
- Prakash, S., Verma, A.K., 2022. ANTHROPOGENIC ACTIVITIES & BIODIVERSITY THREATS. *International Journal of Biological Innovations* 04, 94–103. <https://doi.org/10.46505/ijbi.2022.4110>

- Prieto-Torres, D.A., Rojas-Soto, O., Lira-Noriega, A., 2020. Ecological niche modeling & other tools for the study of avian malaria distribution in the neotropics: A short literature review, in: *Avian Malaria & Related Parasites in the Tropics: Ecology, Evolution & Systematics*. Springer International Publishing, pp. 251–
280. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_7](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_7)
- Ribeiro Prist, P., Reverberi Tambosi, L., Filipe Mucci, L., Pinter, A., Pereira de Souza, R., de Lara Muylaert, R., Roger Rhodes, J., Henrique Comin, C., da Fontoura Costa, L., Lang D'Agostini, T., Telles de Deus, J., Pavão, M., Port-Carvalho, M., Del Castillo Saad, L., Mureb Sallum, M.A., Fernandes Spinola, R.M., Metzger, J.P., 2022. Roads & forest edges facilitate yellow fever virus dispersion. *Journal of Applied Ecology* 59, 4–17. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14031>
- Robalinho Lima, M., Bensch, S., 2014. Why some parasites are widespread & abundant while others are local & rare? *Mol Ecol* 23, 3130–3132. <https://doi.org/10.1111/mec.12809>
- Rodrigues, R.A., Felix, G.M.F., Pichorim, M., Moreira, P.A., Braga, E.M., 2021. Host migration & environmental temperature influence avian haemosporidians prevalence: A molecular survey in a Brazilian Atlantic rainforest. *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.11555>
- Roswell, M., Dushoff, J., Winfree, R., 2021. A conceptual guide to measuring species diversity. *Oikos* 130, 321–338. <https://doi.org/10.1111/oik.07202>
- Rousset, F., Ferdy, J.B., 2014. Testing environmental and genetic effects in the presence of spatial autocorrelation. *Ecography* 37, 781–790. <https://doi.org/10.1111/ecog.00566>
- Rovenolt, F.H., Tate, A.T., 2022. The Impact of Coinfection Dynamics on Host Competition & Coexistence. *American Naturalist* 199, 91–107. <https://doi.org/10.1086/717180>
- Sadoine, M.L., Zinszer, K., Liu, Y., Gachon, P., Fournier, M., Dueymes, G., Dorsey, G., Llerena, A., Namuganga, J.F., Nasri, B., Smargiassi, A., 2024. Predicting malaria risk considering vector control interventions under climate change scenarios. *Sci Rep* 14. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-52724-x>
- Sanchez, G.M., Lawrimore, M.A., Petrasova, A., Vogler, J.B., Collins, E.L., Petras, V., Harper, T., Butzler, E.J., Meentemeyer, R.K., 2024. The safe development paradox of the United States regulatory floodplain. *PLoS One* 19. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0311718>
- Schumm, Y.R., Bakaloudis, D., Barboutis, C., Cecere, J.G., Eraud, C., Fischer, D., Hering, J., Hillerich, K., Lormée, H., Mader, V., Masello, J.F., Metzger, B., Rocha, G., Spina, F., Quillfeldt, P., 2021a. Prevalence & genetic diversity of avian haemosporidian parasites in wild bird species of the order Columbiformes. *Parasitol Res* 120, 1405–1420. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07053-7>
- Schumm, Y.R., Bakaloudis, D., Barboutis, C., Cecere, J.G., Eraud, C., Fischer, D., Hering, J., Hillerich, K., Lormée, H., Mader, V., Masello, J.F., Metzger, B., Rocha, G., Spina, F., Quillfeldt, P., 2021b. Prevalence & genetic diversity of avian haemosporidian parasites in wild bird species of the order Columbiformes. *Parasitol Res* 120, 1405–1420. <https://doi.org/10.1007/s00436-021-07053-7>
- Semper-Pascual, A., Burton, C., Baumann, M., Decarre, J., Gavier-Pizarro, G., Gómez-Valencia, B., Macchi, L., Mastrangelo, M.E., Pötzschner, F., Zelaya, P. V., Kuemmerle, T.,

2021. How do habitat amount & habitat fragmentation drive time-delayed responses of biodiversity to land-use change? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.2466>
- Strehmann, F., Becker, M., Lindner, K., Masello, J.F., Quillfeldt, P., Schumm, Y.R., Farwig, N., Schabo, D.G., Rösner, S., 2023. Half of a forest bird community infected with haemosporidian parasites. *Front Ecol Evol* 11. <https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1107736>
- Svensson-Coelho, M., Blake, J. G., Loiselle, B. A., Penrose, A. S., Parker, P. G., & Ricklefs, R. E. (2013). Diversity, Prevalence, and Host Specificity of Avian Malaria and Related Blood Parasites in Amazonian Rainforest Fragments. *Ornithological Monographs*, 76(1), 1-47. <https://doi.org/10.1525/om.2013.76.1.1>
- Tamayo-Quintero, J., Martínez-de la Puente, J., San-José, M., González-Quevedo, C., Rivera-Gutiérrez, H.F., 2023. Bird community effects on avian malaria infections. *Sci Rep* 13. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-38660-2>
- Tardy, O., Vincenot, C.E., Bouchard, C., Ogden, N.H., Leighton, P.A., 2022. Context-dependent host dispersal & habitat fragmentation determine heterogeneity in infected tick burdens: an agent-based modelling study. *R Soc Open Sci* 9. <https://doi.org/10.1098/rsos.220245>
- Tattoni, D.J., LaBarbera, K., 2022. Capture height biases for birds in mist-nets vary by taxon, season, & foraging guild in northern California. *J Field Ornithol* 93. <https://doi.org/10.5751/jfo-00021-930101>
- Theodosopoulos, A.N., Andreasson, F., Jönsson, J., Nilsson, J., Nord, A., Råberg, L., Stjernman, M., Lara, A.S.T., Nilsson, J.-Å., Hellgren, O., 2025. Climate-driven increase in transmission of wildlife malaria parasite over the last quarter century. <https://doi.org/10.1101/2025.03.25.644544>
- Trebski, A., Gourlay, L., Gibb, R., Imirzian, N., Redding, D.W., 2024. Sensitivity to climate change is widespread across zoonotic diseases. <https://doi.org/10.1101/2024.11.18.24317483>
- Trense, D., Schmidt, T.L., Yang, Q., Chung, J., Hoffmann, A.A., Fischer, K., 2021. Anthropogenic & natural barriers affect genetic connectivity in an Alpine butterfly. *Mol Ecol* 30, 114–130. <https://doi.org/10.1111/mec.15707>
- Valkiūnas, G., Atkinson, C.T., 2020. Introduction to Life Cycles, Taxonomy, Distribution, & Basic Research Techniques, in: *Avian Malaria & Related Parasites in the Tropics*. Springer International Publishing, Cham, pp. 45–80. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_2)
- Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., 2023. Insights into the Biology of *Leucocytozoon* Species (Haemosporida, Leucocytozoidae): Why Is There Slow Research Progress on Agents of Leucocytozoonosis? *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11051251>
- Valkiūnas, G., Iezhova, T.A., 2022. Keys to the avian Haemoproteus parasites (Haemosporida, Haemoproteidae). *Malar J*. <https://doi.org/10.1186/s12936-022-04235-1>
- Van Hoesel, W., Santiago-Alarcon, D., Marzal, A., Renner, S.C., 2020a. Effects of forest structure on the interaction between avian hosts, dipteran vectors & haemosporidian parasites. *BMC Ecol* 20. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00315-5>

- Van Hoesel, W., Santiago-Alarcon, D., Marzal, A., Renner, S.C., 2020b. Effects of forest structure on the interaction between avian hosts, dipteran vectors & haemosporidian parasites. *BMC Ecol* 20. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00315-5>
- Van Hoesel, W., Santiago-Alarcon, D., Marzal, A., Renner, S.C., 2020c. Effects of forest structure on the interaction between avian hosts, dipteran vectors & haemosporidian parasites. *BMC Ecol* 20. <https://doi.org/10.1186/s12898-020-00315-5>
- Villena, O.C., Arab, A., Lippi, C.A., Ryan, S.J., Johnson, L.R., 2024. Influence of environmental, geographic, socio-demographic, & epidemiological factors on presence of malaria at the community level in two continents. *Sci Rep* 14. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-67452-5>
- Yadav, N., Upadhyay, R.K., 2023. Global Effect of Climate Change on Seasonal Cycles, Vector Population & Rising Challenges of Communicable Diseases: A Review. *Journal of Atmospheric Science Research* 6, 21–59. <https://doi.org/10.30564/jasr.v6i1.5165>
- Ye, C., Zhang, L., Tang, L., Duan, Y., Liu, J., Zhou, H., 2023. Host genetic backgrounds: the key to determining parasite-host adaptation. *Front Cell Infect Microbiol.* <https://doi.org/10.3389/fcimb.2023.1228206>
- Zhang, L., Lv, C., Guo, W., Li, Z., 2024. Temperature & humidity as drivers for the transmission of zoonotic diseases. *Animal Research & One Health.* <https://doi.org/10.1002/aro2.75>

### 3 Título AVALIAÇÃO NA SUFICIÊNCIA AMOSTRAL DE HEMOSPORÍDEOS EM AVES EM DIFERENTES BIOMAS BRASILEIROS

Revista almejada: International Journal for Parasitology

(<https://www.sciencedirect.com/journal/international-journal-for-parasitology>)

Ederson Pastor Bugatti, Ricardo Adelino, Allan Fecchio, Marcos Robalinho Lima

#### 3.1 RESUMO:

O estudo investigou a diversidade de hemosporídeos (parasitas sanguíneos) em aves de diferentes biomas do Brasil, a suficiência da amostragem realizada nesses biomas e a adequação de métricas de diversidade para análises de comunidades. Curvas de rarefação foram empregadas para estimar a representatividade das linhagens de malária na base de dados, utilizando registros de aves com pelo menos uma linhagem de hemoparasitos detectada para agrupar as ocorrências por bioma. A diversidade foi avaliada por meio do conceito de número efetivo de espécies (números de Hill), com curvas de rarefação elaboradas para diferentes ordens de diversidade (0D, 1D e 2D) a fim de estimar a raridade e a dominância das linhagens de parasitos. Adicionalmente, foram calculadas a completude e a cobertura da amostragem para avaliar a intensidade das lacunas de amostragem. Os resultados revelaram uma variação significativa no esforço amostral entre os biomas. A Amazônia apresentou a maior intensidade de amostragem, seguida pela Mata Atlântica, enquanto o Pantanal, Pampa e Sistema Costeiro exibiram os níveis mais baixos. Os biomas com maior esforço amostral (Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado) também concentraram a maior riqueza de espécies de aves e, conseqüentemente, a maior diversidade de linhagens de hemosporídeos. As análises de completude e cobertura amostral indicaram que Pampa, Pantanal e Sistema Costeiro foram os biomas com menor amostragem proporcional.

**Palavras-chave:** comunidade de aves, parasitismo, estimadores de diversidade,

### 3.2 INTRODUÇÃO

Os parasitas exercem influência significativa na organização e funcionamento dos ecossistemas, atuando em diferentes níveis biológicos. Evidências demonstram que infecções por hemoparasitos podem modular a expressão gênica associada à resposta imune, alterar parâmetros metabólicos e comprometer o sucesso reprodutivo em aves, com consequências diretas para sua aptidão evolutiva (Barber & Dingemanse, 2010; Schoenle et al., 2017). Em escala populacional, esses organismos atuam como agentes seletivos, influenciando a diversidade genética de hospedeiros e potencialmente regulando interações competitivas entre espécies (Hatcher et al., 2012; Marcogliese, 2005). Em regiões tropicais, onde a biodiversidade de parasitas e hospedeiros é particularmente elevada, essas relações assumem complexidade considerável, demandando abordagens integradas que combinem ecologia, biologia molecular e filogenia (Clark & Clegg, 2017; McNew et al., 2021).

Os hemosporídeos aviários constituem um sistema modelo relevante para estudos ecoepidemiológicos devido à sua ampla distribuição geográfica e diversidade de hospedeiros (Valkiūnas & Atkinson, 2020). O desenvolvimento de técnicas moleculares permitiu avanços significativos na identificação de linhagens parasitárias por meio do gene mitocondrial citocromo b, bem como na reconstrução de suas relações filogenéticas em escala global (Bensch et al., 2009; Valkiūnas & Iezhova, 2022). Estudos conduzidos em diferentes biomas brasileiros revelaram padrões distintos de infecção, com maior prevalência de *Haemoproteus* na Mata Atlântica e predominância de linhagens de *Plasmodium* no Cerrado (Rodrigues et al., 2021; Sebaio et al., 2012). Essas variações refletem diferenças na composição da avifauna e nas comunidades de vetores,

sendo que fatores abióticos como temperatura e umidade influenciam diretamente a abundância de dípteros hematófagos como *Culicoides* spp. (Bernotiene et al., 2019; Žiegyte et al., 2017).

A compreensão da ecologia desses parasitas avançou substancialmente com o estabelecimento de bancos de dados globais como o MalAvi, que reúne informações sobre milhares de linhagens de hemosporídeos (Bensch et al., 2009). Essas plataformas revelaram padrões biogeográficos distintos, incluindo gradientes latitudinais de diversidade parasitária que diferem daqueles observados em seus hospedeiros aviários (Clark et al., 2020). Estudos longitudinais documentam alterações na distribuição espacial desses parasitas associadas a mudanças climáticas, com aumento de prevalência em regiões de maior altitude (Theodosopoulos et al., 2025). Contudo, limitações metodológicas persistem, particularmente no que concerne a vieses de amostragem. Como demonstrado por Vecchi e Alves (2015), redes de neblina convencionais tendem a sub-representar espécies de dossel, enquanto Grabow et al. (2024) evidenciaram como infecções subclínicas podem afetar padrões de forrageio e, conseqüentemente, a probabilidade de captura.

Aves de sub-bosque representam modelos adequados para estudos parasitológicos integrativos, funcionando como indicadores sensíveis de condições ambientais (Messina et al., 2022). Essa abordagem permite correlacionar parâmetros de infecção com variáveis ecológicas em múltiplas escalas, desde características individuais como concentrações de corticosterone em penas (Bosholn et al., 2020) até atributos do habitat como grau de fragmentação florestal. Avanços recentes na elucidação do ciclo completo de *Haemoproteus* (Ilgūnas et al., 2019) e na identificação de novas espécies de vetores (Bernotiene et al., 2019) contribuíram para melhor compreensão das complexas interações parasita-hospedeiro-vetor. Tais progressos ressaltam a importância de abordagens multidisciplinares que combinem métodos tradicionais de campo com técnicas moleculares avançadas (Musa, 2023).

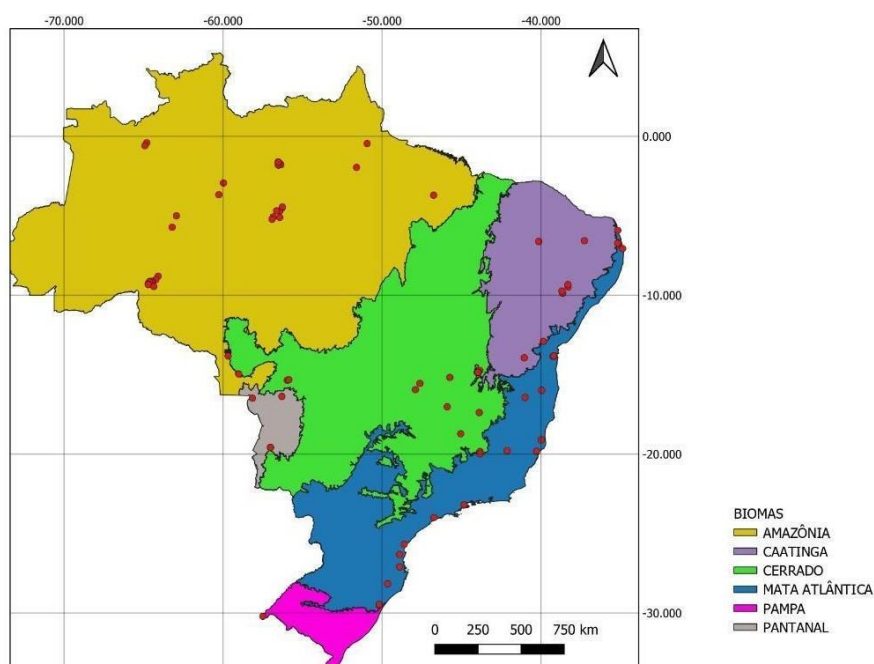
Este trabalho tem como objetivos: (1) avaliar a suficiência amostral em cada bioma utilizando curvas de rarefação e extrapolação baseadas nos números de Hill ( $qD = 0, 1$  e  $2$ ),

que consideram tanto a riqueza de espécies quanto a equabilidade na distribuição de linhagens (Chao et al., 2014; Hsieh et al., 2016); e (2) comparar a eficácia de diferentes métricas de diversidade (riqueza, Shannon e Simpson) em estudos de comunidades parasitárias, testando sua sensibilidade a variações no esforço amostral.

### 3.3 MÉTODOS

#### *Base de dados e escala espacial*

A partir da base de dados utilizada no primeiro capítulo, derivamos uma nova base de dados que relaciona diretamente a incidência das linhagens de hemosporídeos em aves hospedeiras, que foram agrupadas por bioma. Para isso utilizamos os registros georreferenciados das comunidades ecológicas amostradas com o bioma correspondente. Dessa forma, a unidade espacial utilizada corresponde a todas as comunidades de aves amostradas em uma determinada região biogeográfica. Em seguida, foram contabilizados os números de linhagens de malária detectadas para cada ave hospedeira. Esses dados foram utilizados para estimar as curvas de amostragem de cada bioma (**Figura 2.1**).



**Figura 2.1.** Mapa do Brasil ilustrando os biomas brasileiros e a localização geográfica das

coletas de linhagens de hemosporídeos (pontos vermelhos).

### *Estimadores de diversidade*

Para estimar o quão bem as linhagens de malária estão representadas na base de dados, utilizamos curvas de rarefação para comunidades amostradas dentro dos limites geográficos originais de cada bioma brasileiro (Figura 2.1). Para isso, utilizamos os registros das localidades das aves amostradas com no mínimo uma linhagem de hemoparasito detectada para agrupar os registros de ocorrência dentro de cada bioma brasileiro (Tabela 3.1).

Para estimar a raridade e a dominância das linhagens de parasitos utilizamos o conceito de número efetivo de espécies (i.e., *números de Hill*) para

elaborar curvas de rarefação para os três números de diversidade de Hill (0D, 1D e 2D). O número efetivo de espécies é expresso por fatores de ordem  $qD$  (i.e., número efetivo de espécies expresso em termos de diversidade) e suas propriedades matemáticas permitem uma comparação mais honesta entre comunidades, pois soluciona as principais inconsistências existentes na abordagem tradicional dos índices de diversidade (Chao et al., 2014). Matematicamente, as ordens ( $qD$ ) do número efetivo de espécie são relacionadas com estimadores de diversidade baseado em Índice de Shannon ( $qD = 1$ ) e Índice de Simpson ( $qD = 2$ ). O primeiro ( $qD = 1$ ) avalia simultaneamente o quão abundantes e raras são as linhagens representadas nos conjuntos de dados, enquanto ( $qD = 2$ ) atribui mais peso a espécies com maiores incidências e dominância (Hill, 1973; Hsieh et al., 2016). Por outro lado, a riqueza de espécies ( $qD = 0$ ) considera que todas as espécies têm igual importância. Sendo assim, estimadores de diversidade baseados nos números de Hill se acumulam de forma diferente e, como linhagens abundantes são mais fáceis de detectar,  $qD = 2$  deve se estabilizar muito mais rápido do que  $qD = 0$ .

### *Completeness and coverage of sampling*

Para avaliar a intensidade das lacunas de amostragens utilizamos a completude da amostragem de diferentes ordens ( $qD = 0$ ,  $qD = 1$  e  $qD = 2$ ). A completude da amostragem é a razão entre a diversidade detectada e estimada e indica a proporção de espécies detectadas (Chao et al., 2020; Hsieh et al., 2016). Também determinamos a cobertura amostral das comunidades estudadas, que representa a chance de detectar uma nova espécie com uma detecção adicional (Chao & Jost, 2012). Por exemplo, sob uma cobertura amostral de 0,99, teríamos 1% de chance de detectar uma nova espécie ( $1-0,99$ )

para cada nova detecção. Comparar conjuntos de dados de cobertura semelhante tem muitas vantagens e foi recentemente aconselhado como um método universal para comparações de biodiversidade (Chao et al., 2020; Roswell et al., 2021). Comparamos a cobertura entre biomas para avaliar se o número de indivíduos era adequado para representar com precisão a comunidade dada. Os modelos de estimadores de diversidade foram construindo utilizando a ferramenta iNEXT (Hsieh et al., 2016) implementada para o software R (R core Team).

### 3.4 RESULTADOS

A base de dados mostrou intensidade de esforço amostral (estimada em números de hospedeiros amostrados) diferente para cada bioma avaliado (Tabela 3.2). A maior intensidade de esforço amostral foi obtida no bioma Amazônia e corresponde a 38% do número de localidades amostradas, seguido pelo bioma da Mata Atlântica que representa 21% das amostragens. Os biomas da Caatinga e Cerrado apresentaram intensidade de esforço amostral intermediária com 14,2% e 15,9% respectivamente. Pantanal, Pampa e Sistema Costeiro compõem os biomas com menos intensidade de amostragem com 0,07%, 0,02% e 0,005%, respectivamente. Os biomas Amazônia, Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado compõem 75% da riqueza de espécies de aves amostradas e, portanto, representam 75,8%

das linhagens detectadas, enquanto 24,1% são distribuídas em Pampa, Pantanal e Sistema costeiro.

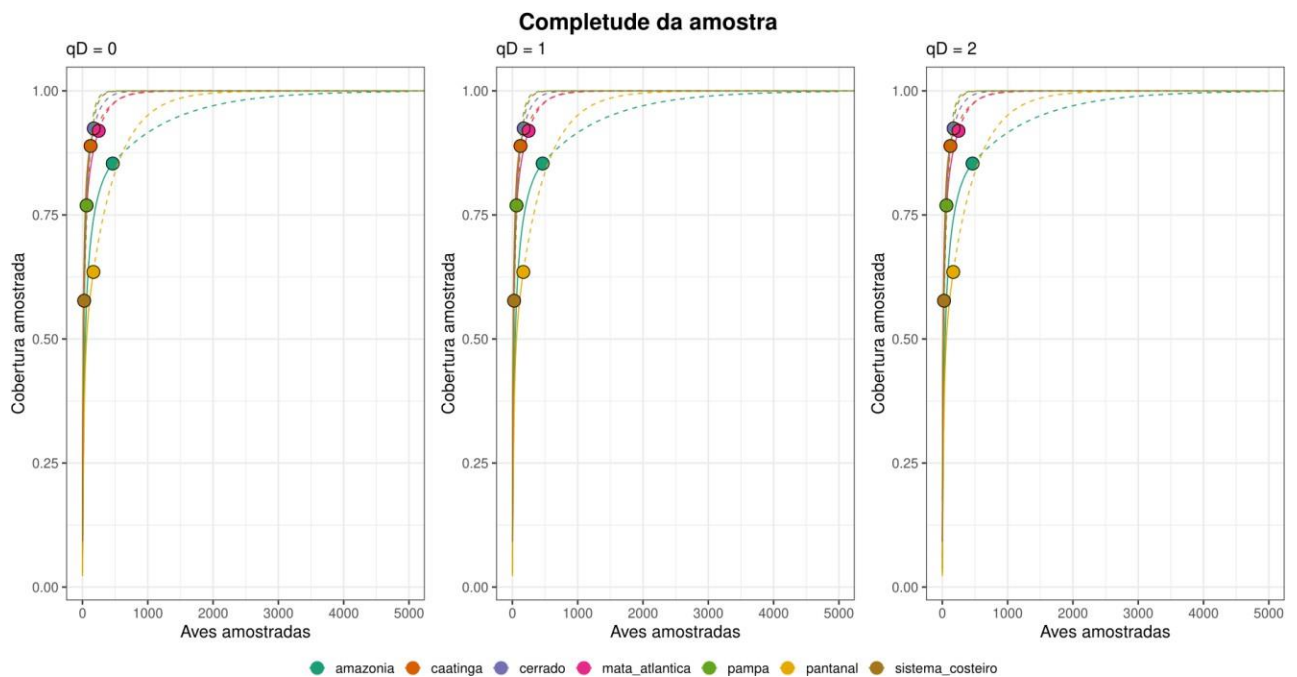
**Tabela 2.1:** Síntese da estrutura da base de dados utilizada para estimar a qualidade da amostragem de hemosporídeos de aves no Brasil. A base de dados obtida em Fecchio et al. (2019, 2021) foi reorganizada para ser compatível com a estrutura de dados necessária para curvas de acumulação.. Bioma: Bioma em que as comunidades foram amostradas. Localidade: número total de localidades amostradas dentro de cada Bioma. Comunidade: número de comunidades locais em que os registros foram amostrados. Riqueza e ID dos gêneros: número de gêneros identificados por Bioma em que *PA* = *Parahaemoproteus*, *PL* = *Plasmodium*, *HA* = *Haemoproteus* e *LE* = *Leucocytozoon*. Riqueza de Linhagem: número de linhagens detectadas nas comunidades amostradas dentro do Bioma.

Bioma	Localidade	Comunidade	Riqueza e ID dos hemospedeiros	Riqueza de Linhagem	Riqueza de hemospedeiros
Amazônia	4275	25	4   PA,PL,HA  ,LE	313	463
Caatinga	1592	22	3    PL,PA,HA	93	124
Cerrado	1781	9	3    PL,PA,HA	105	173
Mata Atlântica	2334	22	4    PA,PL,HA  ,LE	169	249
Pampa	244	1	4    PA,PL,HA ,LE	29	63
Pantanal	889		4   PA,PL,HA  ,LE	54	167
Sistema Costeiro	60		3   PA,PL,HA	11	26

A completude do inventário de hospedeiros infectados com ao menos um gênero de hemoparasito mostra que Pampa, Pantanal e Sistema Costeiro foram os Biomas de menor amostragem proporcional (**Tabela 2.2**). Não foram detectadas diferenças relevantes nos estimadores de cobertura amostral em função da ordem de Hill utilizada (**Figura 2.2**). De acordo com os modelos avaliados, os biomas Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica apresentaram valores similares de cobertura amostral e são os biomas mais próximos de serem completamente amostrados em função do aumento do número de amostragem.

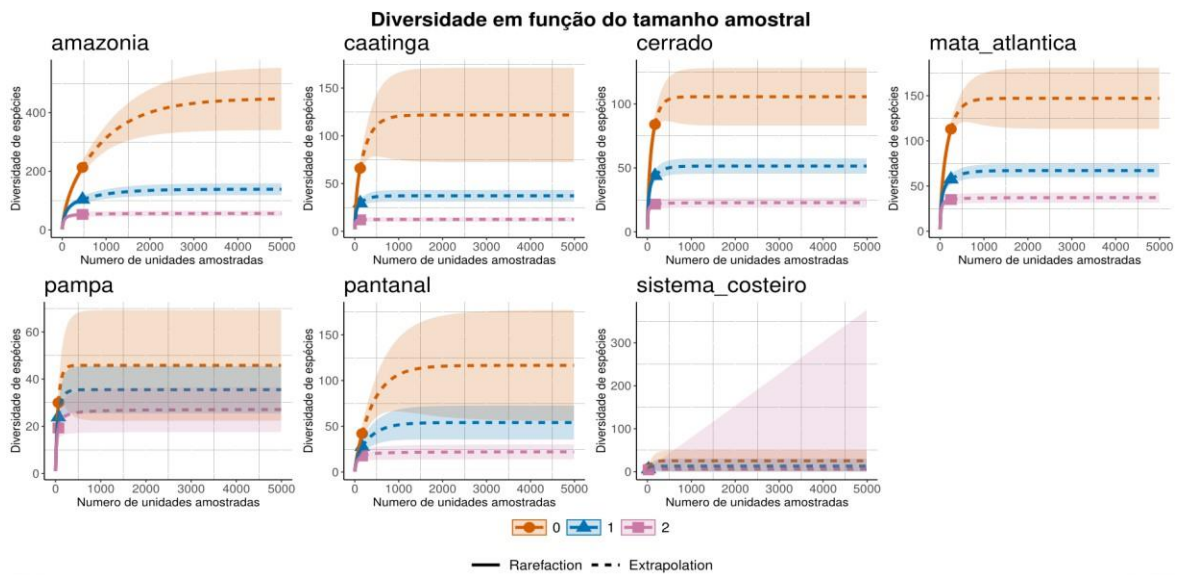
**Tabela 2.2:** resumos das informações de incidência e cobertura de amostragem para aves infectadas com ao menos uma linhagem de hemosporídeos. Bioma: Bioma estudado. Riqueza de hospedeiros: Número total de hospedeiros independentemente da presença ou ausência de infecção. Incidência: Soma de todos os registros de incidência detectados. Riqueza de hospedeiros infectados: Numero de hospedeiros com presença de infecção por hemosporídeos. Cobertura amostral: Efetividade da amostra.

Bioma	Riqueza de hospedeiros	Incidência	Riqueza de hospedeiros infectados	Cobertura amostral	Compleitude da amostra
Amazônia	463	771	213	0,8536	0,1464
Caatinga	124	269	66	0,889	0,111
Cerrado	173	367	84	0,9243	0,0757
Mata Atlântica	249	532	113	0,9196	0,0805
Pampa	63	64	30	0,7691	0,2309
Pantanal	167	82	42	0,635	0,365
Sistema Costeiro	26	14	8	0,5771	0,4229



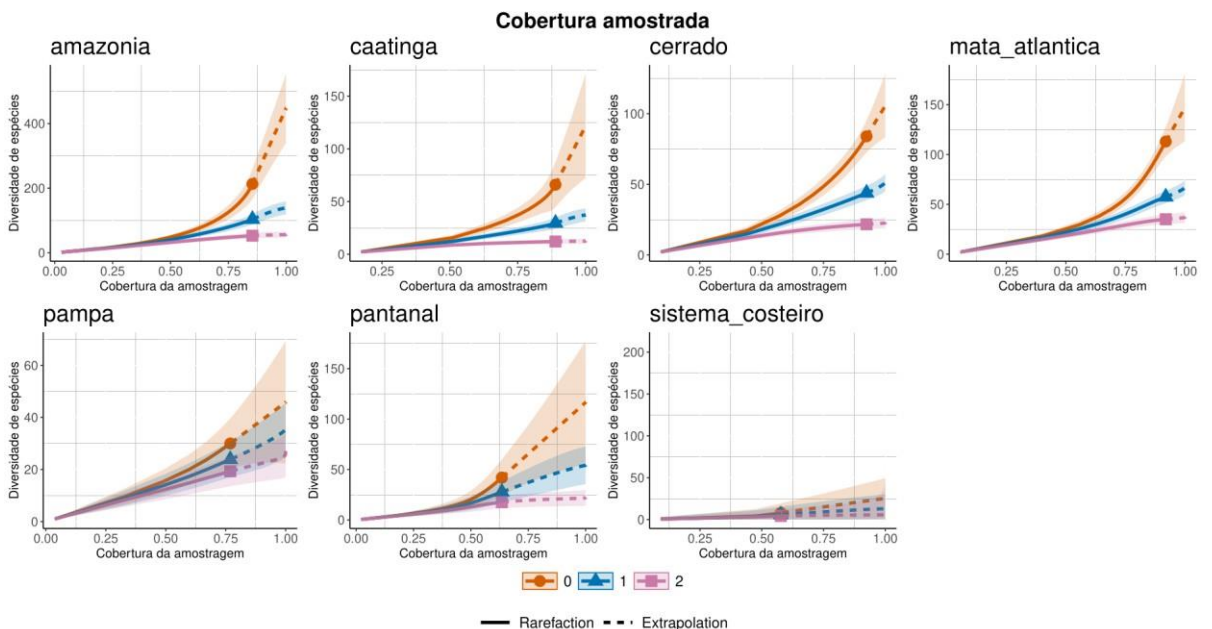
**Figura 2.2:** Curva de cobertura amostral para diferentes ordens de Hill. Cada cor indica um bioma brasileiro. Linhas sólidas indicam interpolação e linhas pontilhadas indicam extrapolação. Círculos indicam cobertura observada.  $qD = 0$ : riqueza de espécies,  $qD = 1$ : Índice de Shannon e  $qD = 2$ : Índice de Simpson.

Os modelos de diversidade mostram que de modo geral os biomas brasileiros apresentam uma subamostragem em relação à diversidade de aves infectadas (Figura 2.2). Espécies dominantes de aves hospedeiras tendem a ser mais amostradas (Figura 2.3 – linha roxa) em relação a espécies de aves hospedeiras raras (Figura 2.3 – linha azul). Para espécies dominantes, somente o bioma Pampa apresenta sinais de subamostragem em relação ao número observado de amostragem. Os demais biomas apresentaram estabilidade de espécies dominantes amostradas. Diferentemente, os valores observados de espécies de hospedeiros raras não tendem a estabilidade em todos os biomas (Figura 2.4).



**Figura 2.3:** Curvas de rarefação ( $q = 0$ ,  $q = 1$  e  $q = 2$ ) para cada um dos biomas brasileiros.

De modo similar, os modelos de cobertura amostral mostram que a incidência de espécies de hospedeiros dominantes é equilibrada para todos os biomas, com exceção do bioma Pampa (Figura 2.3).



**Figura 2.4:** Curvas de cobertura de amostragem para cada um dos biomas brasileiros. Nosso resultado mostra que a diferença entre os valores estimados e observados para

$qD = 0$  é expressiva na maioria dos biomas, com as maiores diferenças nos biomas da Amazônia e Pantanal (Tabela 2.2). Por outro lado, a diferença entre os valores observados e estimados para  $qD = 1$  e  $qD = 2$  são pouco expressivas para todos os biomas amostrados (Tabela 2.3) com os maiores valores de diferença ocorrendo nos Biomas do Pantanal e Sistema Costeiro.

**Tabela 2.3:** Resultados dos estimadores de diversidade para os biomas. Bioma: Bioma avaliado. Indicador: Ordem do estimado de Hill utilizada.  $qD=0$ : Riqueza de espécies,  $qD=1$ : Índice de Shannon e  $qD=2$ : Índice de Simpson. Observado: Valor observado. Estimado: Valor estimado para diversidade da comunidade. Erro estimado: Erro padrão do valor estimado. 95% abaixo: Intervalo de confiança para o valor estimado. 95% acima: Intervalo de confiança para o valor estimado.

Bioma	Indicador	Observado	Estimado	Erro estimado	95% abaixo	95% acima
Amazônia	$qD=0$	213	448,952	43,446	363,8	534,105
Amazônia	$qD=1$	<u>103,789</u>	<u>138,728</u>	7,839	123,364	154,092
Amazônia	$qD=2$	52,816	56,577	4,592	47,577	65,578
Caatinga	$qD=0$	66	121,796	23,447	75,841	167,752
Caatinga	$qD=1$	29,588	37,205	3,244	30,847	43,563
Caatinga	$qD=2$	12,046	12,509	1,483	9,603	15,415
Cerrado	$qD=0$	84	105,652	11,035	84,025	127,279
Cerrado	$qD=1$	<u>43,89</u>	<u>51,469</u>	3,068	45,457	57,482
Cerrado	$qD=2$	21,707	22,938	2,548	17,944	27,931
Mata Atlântica	$qD=0$	113	147,103	14,526	118,633	175,573
Mata Atlântica	$qD=1$	<u>57,494</u>	<u>67,116</u>	3,507	60,243	73,989
Mata Atlântica	$qD=2$	35,071	37,396	2,82	31,869	42,922
Pampa	$qD=0$	30	45,816	16,899	12,694	78,938

Pampa	qD=1	<u>23,877</u>	<u>35,508</u>	5,672	24,391	46,625
Pampa	qD=2	19,321	27,236	4,434	18,547	35,926
Pantanal	qD=0	42	116,551	35,227	47,508	185,594
Pantanal	qD=1	<u>27,74</u>	<u>54,103</u>	11,176	32,199	76,007
Pantanal	qD=2	17,602	22,279	5,336	11,821	32,737
Sistema Costeiro	qD=0	8	25,308	9,871	5,96	44,655
Sistema Costeiro	qD=1	<u>5,883</u>	<u>12,994</u>	5,2	2,803	23,186
Sistema Costeiro	qD=2	4,261	5,889	3,793	0	13,323

### 3.5 DISCUSSÃO

Os padrões de distribuição de hemoparasitos da ordem Haemosporida em aves brasileiras, compilados na base de dados do estudo de Fecchio et al. (2019), revelam um claro gradiente decrescente de riqueza parasitária: Amazônia (313 linhagens), Mata Atlântica (169), Cerrado (105), Caatinga (93), Pantanal (54), Pampa (29) e Sistema Costeiro (11). Este gradiente, que persiste mesmo após controle estatístico para variações no esforço amostral, sugere uma forte influência de fatores ambientais e biogeográficos na estruturação dessas comunidades. . A análise dos números de Hill (Chao & Jost, 2012) revela que cinco linhagens dominantes respondem por 38,2% das infecções, sugerindo processos ecológicos filtradores em ação. Clark et al. (2020) argumentam que essa dominância reflete adaptações específicas às condições ambientais de cada bioma.

A estruturação das comunidades parasitárias mostra forte dependência de fatores ambientais. Os padrões de diversidade de hemosporídeos observados entre os biomas brasileiros, são consistentes com o papel dos fatores ambientais na estruturação dessas comunidades parasitárias. Estudos realizados em outros biomas apoiam fortemente esta associação. Fecchio et al. (2019) demonstram que a diversidade de hemosporídeos na região neotropical está intimamente ligada à diversidade de aves hospedeiras e a variáveis

climáticas. De forma crítica, as condições semiáridas da Caatinga, caracterizadas por baixa pluviosidade e alta temperatura, criam um ambiente menos propício para a proliferação de dípteros hematófagos, como os Culicoides spp. (vetores de *Haemoproteus* e *Parahaemoproteus*) e mosquitos Culicidae (vetores de *Plasmodium*). Este efeito de aridez sobre a limitação dos vetores é consistente com estudos em ecologia de vetores (Santiago-Alarcon et al., 2012), sendo particularmente relevante para ecossistemas semiáridos como a Caatinga, a baixa umidade, característica de biomas semiáridos como a Caatinga, está consistentemente associada a uma menor diversidade de hemoparasitas (Gomes et al., 2020), provavelmente devido ao efeito limitante na sobrevivência dos vetores (Santiago-Alarcon et al., 2012)". A distribuição de hemoparasitas em aves é mediada pela interação entre a ecologia do vetor e as condições ambientais. A heterogeneidade de habitats do Cerrado, conforme demonstrado por Belo et al. (2011), promove uma notável diversificação de linhagens de *Haemoproteus* e *Plasmodium*, com prevalência e riqueza genética variando significativamente entre formações abertas e florestais. Este cenário contrasta drasticamente com a ausência de *Leucocytozoon* spp. em ambientes áridos, onde a escassez hídrica impede o estabelecimento de seus vetores *Simuliidae*. A disponibilidade de habitats aquáticos permanentes constitui um fator ecológico crucial para a ocorrência deste hemosporídeo, uma vez que sua circulação depende estritamente de vetores simuliídeos associados a corpos d'água perenes (Lacorte et al., 2013). Assim, em ambientes sazonalmente áridos possam sustentar uma diversidade considerável de outros parasitas, as exigências ecológicas específicas de *Leucocytozoon* limitam severamente seu estabelecimento em regiões caracterizadas por aridez prolongada e hidrografia intermitente.

As disparidades amostrais identificadas representam um desafio significativo para a compreensão dos padrões biogeográficos completos. Conforme demonstrado por métodos de extrapolação de curvas de rarefação (Chao et al., 2014), biomas como Pantanal, Pampa

e Sistema Costeiro, com cobertura amostral abaixo de 70%, podem ter uma parcela substancial de sua diversidade parasitária não detectada. O viés de detecção, particularmente evidente no Pantanal (diferença de 177% entre valores observados e estimados para a riqueza de linhagens), é um fenômeno amplamente reconhecido em estudos de biodiversidade de organismos com distribuição agregada (ou sobredispersa), na qual os indivíduos ou linhagens não se distribuem aleatoriamente no espaço, mas sim formando agrupamentos ou concentrações. Este padrão é comum em parasitas, cuja ocorrência depende fortemente da distribuição espacial de hospedeiros e vetores competentes, criando hotspots de infecção intercalados por áreas de baixa ocorrência (Poulin. 2013).

Nossos resultados demonstram que os estimadores de diversidade baseados nos números de Hill de ordens  $q = 1$  e  $q = 2$ , que incorporam a abundância relativa das linhagens, apresentam maior robustez estatística e estabilização mais rápida frente a variações no esforço amostral quando comparados à riqueza bruta de linhagens ( $q = 0$ ). Esta diferença fundamental decorre da sensibilidade inerente de cada métrica: a riqueza de espécies ( $q = 0$ ), ao atribuir peso idêntico a todos os táxons, é fortemente influenciada pela detecção de espécies raras, que são as mais susceptíveis à subamostragem (Chao et al., 2014). Em contraste, os números de Hill de ordens superiores ponderam as linhagens por sua frequência, conferindo maior peso às linhagens dominantes e mais facilmente detectáveis. Consequentemente, essas métricas atingem a estabilidade assintótica de forma mais eficiente, fornecendo uma inferência mais confiável da diversidade efetiva da comunidade parasitária. Portanto, a seleção da métrica deve alinhar-se criticamente ao objetivo da pesquisa, priorizando a inventariação completa ( $q = 0$ ) ou obtendo uma medida robusta da diversidade que reflete a estrutura de abundância da comunidade ( $q = 1$  e  $q = 2$ ), conforme recomendado por Chao et al. (2014) em sua estrutura de rarefação e extrapolação..

Em conclusão, este estudo evidencia que as disparidades no esforço amostral entre biomas brasileiros inviabilizam comparações diretas entre comunidades de hemoparasitos aviários sem ajustes metodológicos adequados. Nossas análises demonstram que métricas de diversidade que incorporam a abundância relativa (números de Hill de ordem 1 e 2) apresentam maior robustez e estabilizam-se mais rapidamente frente a variações amostrais comparado à riqueza bruta de linhagens ( $qD=0$ ), oferecendo medidas mais confiáveis para estudos comparativos iniciais. A aplicação integrada de curvas de rarefação, extrapolação e estimativas de cobertura amostral consolida-se como protocolo analítico indispensável para avaliar a suficiência de dados em estudos ecológicos sobre hemosporídeos. As lacunas amostrais identificadas, particularmente nos biomas menos estudados, reforçam a necessidade de esforços coordenados de pesquisa, conforme defendido por Gupta et al. (2020). A manutenção da diversidade dessas interações ecológicas, como argumentado por Marcogliese (2005), emerge como componente essencial para a conservação da biodiversidade neotropical face às transformações globais em curso.

### 3.6 REFERENCIAS

- Belo, N. O. et al. Prevalence and lineage diversity of avian haemosporidians from three distinct cerrado habitats in Brazil. *PLoS ONE*, v. 6, n. 3, p. e17654, 2011. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017654>
- Bensch, S., Hellgren, O., & Pérez-Tris, J. (2009). MalAvi: A public database of malaria parasites and related haemosporidians in avian hosts based on mitochondrial cytochrome b lineages. *Molecular Ecology Resources*, 9(5), 1353–1358. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02692.x>
- Bernotiene, R., Žiegyte, R., Vaitkute, G., & Valkiunas, G. (2019). Identification of a new vector species of avian haemoproteids, with a description of methodology for the determination of natural vectors of haemosporidian parasites. *Parasites and Vectors*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3559-8>
- Bosholn, M., Anciães, M., Gil, D., Weckstein, J. D., Dispoto, J. H., & Fecchio, A. (2020). Individual variation in feather corticosterone levels and its influence on haemosporidian infection in a Neotropical bird. *Ibis*, 162(1), 215–226. <https://doi.org/10.1111/ibi.12709>
- Chagas, C. R. F., Monticelli, C., Lima, C. F. da M., & Ramos, P. L. (2024). Parasites Diversity, Abundance, Prevalence, and Richness Infecting *Didelphis aurita* (Didelphimorphia: Didelphidae) in the Atlantic Rainforest, Brazil. *Pathogens*, 13(9), 806. <https://doi.org/10.3390/pathogens13090806>
- Chao, A. et al, 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, v. 84, n. 1, p. 45-67, <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Chao, A.; Jost, L 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, v. 93, n. 12, p. 2533–2547,. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- Clark, N. J., & Clegg, S. M. (2017). Integrating phylogenetic and ecological distances reveals new insights into parasite host specificity. *Molecular Ecology*, 26(11), 3074–3086. <https://doi.org/10.1111/mec.14101>
- Clark, N. J., Clegg, S. M., & Lima, M. R. (2014a). A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* and *Haemoproteus*: Haemosporida): New insights from molecular data. *International Journal for Parasitology*, 44(5), 329–338. <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.004>
- Clark, N. J., Clegg, S. M., & Lima, M. R. (2014b). A review of global diversity in avian haemosporidians (*Plasmodium* and *Haemoproteus*: Haemosporida): New insights from molecular data. *International Journal for Parasitology*, 44(5), 329–338.

<https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2014.01.004>

Clark, N. J., Drovetski, S. V., & Voelker, G. (2020). Robust geographical determinants of infection prevalence and a contrasting latitudinal diversity gradient for haemosporidian parasites in Western Palearctic birds.

*Molecular Ecology*, 29(16), 3131–3143. <https://doi.org/10.1111/mec.15545>

Donaldson, J. E., Ezenwa, V. O., Morrison, T. A., & Holdo, R. M. (2024). Effects of migratory animals on resident parasite dynamics. In *Trends in Ecology and Evolution* (Vol. 39, Issue 7, pp. 625–633). Elsevier Ltd. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.01.005>

Fecchio, A., Wells, K., Bell, J. A., Tkach, V. V., Lutz, H. L., Weckstein, J. D., Clegg, S. M., & Clark, N. J. (2019). Climate variation influences host specificity in avian malaria parasites. In *Ecology Letters* (Vol. 22, Issue 3, pp. 547–557). Blackwell Publishing Ltd. <https://doi.org/10.1111/ele.13215>

Feraguti, M., De la Puente, J. M., & Figuerola, J. (2021). Ecological effects on the dynamics of west nile virus and avian plasmodium: The importance of mosquito communities and landscape. In *Viruses* (Vol. 13, Issue 7). MDPI. <https://doi.org/10.3390/v13071208>

Gomes, R. C. F. S., Teixeira, B. L. B., Gusmão, C. L. S., & Fernandes, A. M. (2020). Efeitos da umidade sobre parasitas sanguíneos de aves na Caatinga do Brasil *Tropical Ecology*, 61(3), 382–394. <https://doi.org/10.1007/s43388-020-00009-y>

Gupta, P., Robin, V. V., & Dharmarajan, G. (2020). Towards a more healthy conservation paradigm: integrating disease and molecular ecology to aid biological conservation†. In *Journal of Genetics* (Vol. 99, Issue 1). Springer. <https://doi.org/10.1007/s12041-020-01225-7>

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. In A. E. Magurran & B. J. McGill (Eds.), *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment* (pp. 39-54). Oxford University Press. ISBN: 978-0-19-958067-5

Grabow, M., Ullmann, W., Landgraf, C., Sollmann, R., Scholz, C., Nathan, R., Toledo, S., Lühken, R., Fickel, J., Jeltsch, F., Blaum, N., Radchuk, V., Tiedemann, R., & Kramer-Schadt, S. (2024). Sick without signs. Subclinical infections reduce local movements, alter habitat selection, and cause demographic shifts. *Communications Biology*, 7(1), 1426. <https://doi.org/10.1038/s42003-024-07114-4>

Ilgūnas, M., Romeiro Fernandes Chagas, C., Bukauskaitė, D., Bernotienė, R., Iezhova, T., & Valkiūnas, G. (2019). The life-cycle of the avian haemosporidian parasite *Haemoproteus majoris*, with emphasis on the exoerythrocytic and sporogonic development. *Parasites and Vectors*, 12(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3773-4>

Khan, R. A., & Fallis, A. M. (1971). A note on the sporogony of *Parahaemoproteus velans* (= *Haemoproteus velans* Coatney and Roudabush) (Haemosporidia : Haemoproteidae) in species of *Culicoides*. *Canadian Journal of Zoology*, 49(3), 420–421. <https://doi.org/10.1139/z71-062>

- Marcogliese, D.J., 2005. Parasites of the superorganism: are they indicators of ecosystem health? *International Journal for Parasitology* 35, 705-716 <https://doi.org/10.1016/j.ijpara.2005.01.015>
- Morrill, A., Nielsen, Ó. K., Skírnisson, K., & Forbes, M. R. (2022). Identifying sources of variation in parasite aggregation. *PeerJ*, 10. <https://doi.org/10.7717/peerj.13763>
- Musa, S. (2023). Mitochondrial genome amplification of avian haemosporidian parasites from single-infected wildlife samples using a novel nested PCR approach. *Parasitology Research*, 122(12), 2967–2975. <https://doi.org/https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/37787788/>
- Poulin, R. (2013). Explaining variability in parasite aggregation levels among host samples. *Parasitology*, 140(4), 541–546. <https://doi.org/10.1017/S0031182012002053>
- Rosyadi, I., Salasia, S. I. O., Argamjav, B., & Sato, H. (2021). Impact of subclinical *Haemoproteus columbae* infection on farmed domestic pigeons from Central Java (Yogyakarta), Indonesia, with special reference to changes in the hemogram. *Pathogens*, 10(4). <https://doi.org/10.3390/pathogens10040440>
- Santiago-Alarcon, D., Palinauskas, V., & Schaefer, H. M. (2012). Diptera vectors of avian Haemosporidian parasites: Untangling parasite life cycles and their taxonomy. *Biological Reviews*, 87(4), 928–964. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2012.00234.x>
- Schoenle, L. A., Kernbach, M., Haussmann, M. F., Bonier, F., & Moore, I. T. (2017). An experimental test of the physiological consequences of avian malaria infection. *Journal of Animal Ecology*, 86(6), 1483–1496. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12753>
- Valkiūnas, G., & Atkinson, C. T. (2020). Introduction to Life Cycles, Taxonomy, Distribution, and Basic Research Techniques. In *Avian Malaria and Related Parasites in the Tropics* (pp. 45–80). Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8\\_2](https://doi.org/10.1007/978-3-030-51633-8_2)
- Ye, C., Zhang, L., Tang, L., Duan, Y., Liu, J., & Zhou, H. (2023). Host genetic backgrounds: the key to determining parasite-host adaptation. In *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* (Vol. 13). Frontiers Media SA. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2023.1228206>
- Zhan, A., He, S., Brown, E. A., Chain, F. J. J., Therriault, T. W., Abbott, C. L., Heath, D. D., Cristescu, M. E., & Maclsaac, H. J. (2014). Reproducibility of pyrosequencing data for biodiversity assessment in complex communities. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(9), 881–890. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12230>
- Žiegyte, R., Markovets, M. Y., Bernotiene, R., Mukhin, A., Iezhova, T. A., Valkiunas, G., & Palinauskas, V. (2017). The widespread biting midge *Culicoides impunctatus* (Ceratopogonidae) is susceptible to infection with numerous *Haemoproteus* (Haemoproteidae) species. *Parasites and Vectors*, 10(1). <https://doi.org/10.1186/s13071-017-2317-z>