



UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
CURSO DE LICENCIATURA EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

KELVIN PINTO NASCIMENTO

**A INFLUÊNCIA FILOGEOGRÁFICA SOBRE AS DIFERENÇAS NA COMPOSIÇÃO  
DA FAUNA DE MOSCAS ECTOPARASITAS DO HOSPEDEIRO *Carollia*  
*perspicillata*.**

São Luís – MA  
2022

**A INFLUÊNCIA FILOGEOGRÁFICA SOBRE AS DIFERENÇAS NA COMPOSIÇÃO  
DA FAUNA DE MOSCAS ECTOPARASITAS DO HOSPEDEIRO *Carollia  
perspicillata*.**

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao  
Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas  
da Universidade Federal do Maranhão, *campus*  
Bacanga, como requisito para a obtenção do  
diploma em Licenciado em Ciências Biológicas.

Orientadora: Profa. Dra. Fernanda Rodrigues  
Fernandes

Coorientador: Prof. Dr. Leonardo Dominici Cruz

São Luís  
2022

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).  
Diretoria Integrada de Bibliotecas/UFMA

Pinto Nascimento, Kelvin.

A INFLUÊNCIA FILOGEOGRÁFICA SOBRE AS DIFERENÇAS NA  
COMPOSIÇÃO DA FAUNA DE MOSCAS ECTOPARASITAS DO HOSPEDEIRO  
*Carollia perspicillata* / Kelvin Pinto Nascimento. - 2022.  
30 f.

Coorientador(a): Leonardo Dominici Cruz.

Orientador(a): Fernanda Rodrigues Fernandes.

Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do  
Maranhão, UFMA, 2022.

1. Diversidade. 2. Filogeografia. 3. Morcegos. 4.  
Parasitismo. 5. Streblidae. I. Dominici Cruz, Leonardo.  
II. Rodrigues Fernandes, Fernanda. III. Título.

KELVIN PINTO NASCIMENTO

**A INFLUÊNCIA FILOGEOGRÁFICA SOBRE AS DIFERENÇAS NA COMPOSIÇÃO  
DA FAUNA DE MOSCAS ECTOPARASITAS DO HOSPEDEIRO *Carollia*  
*perspicillata*.**

Trabalho de conclusão de curso apresentado ao  
Curso de Licenciatura em Ciências Biológicas  
da Universidade Federal do Maranhão, *campus*  
Bacanga, como requisito para a obtenção do  
diploma em Licenciado em Ciências Biológicas.

Aprovada em \_\_\_\_/\_\_\_\_/\_\_\_\_

**BANCA EXAMINADORA**

---

Profa. Dra. Fernanda Rodrigues Fernandes (Orientadora)  
Departamento de Biologia/Universidade Federal do Maranhão

---

Prof. Dr. José Manuel Macário Rebelo  
Departamento de Biologia/Universidade Federal do Maranhão

---

Prof. Dr. Carlos Martinez Ruiz  
Departamento de Biologia/Universidade Federal do Maranhão

Dedico à minha avó Ana Maria Pinto e ao meu avô Teodoro (in memoria), aos meus pais Reginaldo Nascimento e Olívia Nascimento, pelo apoio, suporte, amor e carinho a mim dedicado, por estarem comigo em todos os momentos difíceis.

Ao meu irmão Christopher Nascimento, por me ajudar nas adversidades da vida, aos meus tios por me darem apoio e alegria e aos meus amados primos que compartilharam os anseios da vida e que estiveram orando pelas minhas labutas diárias da vida.

Dedico aos meus professores e a todos que estiveram comigo durante toda a minha formação acadêmica.

## AGRADECIMENTOS

A Deus por ser minha base, minha força e fonte de sabedoria e paz. Sem Ele, nada seria possível.

A minha avó, Ana, a minha mãe, Olívia, ao meu pai, Reginaldo Nascimento, ao meu irmão, Christopher e minha cunhada Fernanda, por terem prestado grande apoio emocional, e financeiro. Meu grande alicerce. Obrigado por estarem comigo.

A minha orientadora Fernanda Rodrigues Fernandes, ao meu coorientador, Leonardo Dominic Cruz, grandes professores, que me proporcionaram auxílio, e grande oportunidade de aprendizado. Por todo o apoio, paciência durante a execução deste trabalho. Profissionais de grande excelência e grande exemplo de professores e seres humanos.

Aos meus primos e tios, pelo suporte, conselhos, carinho e por fazerem meus dias mais tranquilos durante essa longa jornada acadêmica.

Aos meus colegas e amigos que compartilharam de cada momento da graduação comigo, minha amiga Elenildes, Ramisson e André, por sempre me ajudar em momentos do dia a dia durante a universidade.

A Universidade Federal do Maranhão, campus Bacanga, por me proporcionar todo o aprendizado.

Aos professores da UFMA por todos os ensinamentos.

**A INFLUÊNCIA FILOGEOGRÁFICA SOBRE AS DIFERENÇAS NA COMPOSIÇÃO  
DA FAUNA DE MOSCAS ECTOPARASITAS DO HOSPEDEIRO *Carollia  
perspicillata*.**

**RESUMO**

Este estudo teve como objetivo investigar a influência do padrão filogeográfico da espécie de morcego *Carollia perspicillata* sobre a composição das espécies de moscas ectoparasitas albergadas ao longo de sua distribuição geográfica. Como objetivos específicos, este estudo visou listar quais espécies de moscas ectoparasitas estão associadas a *C. perspicillata* ao longo de sua distribuição geográfica; verificar quais destas espécies apresentam uma relação de especificidade com o *C. perspicillata* e se há variação na composição, i.e., diversidade beta (diversidade- $\beta$ ) das espécies de ectoparasitas concomitante aos grupos filogeográficos de *C. perspicillata*. A fim de responder a estas perguntas, construiu-se um banco de dados organizado em uma matriz de incidência a partir de artigos científicos publicados entre os anos de 2000 e 2022, contendo pelo menos três das informações: número total de morcegos *C. perspicillata* capturados; número total de ectoparasitos por espécie de mosca em *C. perspicillata*; prevalência de cada espécie de mosca parasita em *C. perspicillata*; riqueza da fauna local de morcegos infestados. A diversidade- $\beta$  de espécies ectoparasitas foi estimada pelo índice de Jaccard e empregou-se análises de variância multivariada de similaridade (ANOSIM, PERMANOVA) tendo como fatores os grupos filogeográficos de *C. perspicillata*. Ao longo da distribuição geográfica de *C. perspicillata*, 36 espécies de moscas foram listadas como parasitas, todavia, somente as espécies *Trichobius joblingi*, *Strebla guajiro*, *Speiseria ambigua* e *Paratrachobius longicrus* ocorreram acima de 20% dos locais analisados. Os resultados da ANOSIM e da PERMANOVA indicam uma diferença da diversidade- $\beta$  de moscas ectoparasitas entre os dois grupos filogeográficos de *C. perspicillata* (SUD e WID), o que reforça a hipótese de uma influência filogeográfica na formação das faunas de ectoparasitos deste morcego.

**Palavras-chave:** Diptera, filogeografia, morcegos, parasitismo, Streblidae.

**THE PHYLOGEOGRAPHIC INFLUENCE ON THE DIFFERENCES IN THE  
ECTOPARASITIC FLYES FAUNA COMPOSITION OF THE HOST *Carollia  
perspicillata*.**

**ABSTRACT**

This study aimed to investigate the influence of the phylogeographic pattern of the bat species *Carollia perspicillata* on the species composition of ectoparasitic flies hosted throughout its geographic distribution. As specific objectives, this study aimed to list which species of ectoparasitic flies are associated with *C. perspicillata* throughout its geographic distribution; to verify which of these species present a specific relationship with *C. perspicillata* and if there is variation in the composition, i.e., beta diversity ( $\beta$ -diversity) of the ectoparasite species concomitant to the phylogeographic groups of *C. perspicillata*. In order to answer these questions, a database organized in an incidence matrix was built from scientific articles published between the years 2000 and 2022, containing at least three of these informations: total number of captured *C. perspicillata* bats ; total number of ectoparasites per fly species in *C. perspicillata*; prevalence of each parasitic fly species in *C. perspicillata*; richness of the local fauna of infested bats. The  $\beta$ -diversity of ectoparasite species was estimated by the Jaccard index and multivariate analysis of variance of similarity (ANOSIM, PERMANOVA) was used, taking the phylogeographic groups of *C. perspicillata* as factors. Throughout the geographical distribution of *C. perspicillata*, 36 species of flies were listed as parasites, however, only the species *Trichobius joblingi*, *Strebla guajiro*, *Speiseria ambigua* and *Paratrachobius longicrus* occurred in over 20% of the analyzed sites. The ANOSIM and PERMANOVA results indicate a difference in the  $\beta$ -diversity of ectoparasite flies between the two phylogeographic groups of *C. perspicillata* (SUD and WID), which reinforces the hypothesis of a phylogeographic influence on the formation of the ectoparasite fauna of this bat.

**Keywords:** Diptera, phylogeography, bats, parasitism, Streblidae.

## SUMÁRIO

<b>1.INTRODUÇÃO</b> .....	9
<b>2.OBJETIVOS</b> .....	11
<b>3.MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	12
3.1 OBTENÇÃO DOS DADOS .....	12
3.2 ANÁLISE DOS DADOS .....	12
<b>4.RESULTADOS</b> .....	13
<b>5.DISSCUSSÃO</b> .....	18
CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	21
REFERÊNCIAS .....	21
ANEXO 1 .....	27

## 1. INTRODUÇÃO

O parasitismo é uma relação ecológica simbiótica e antagonista, onde um componente da relação (i.e., o parasito) utiliza o outro (i.e., o hospedeiro) como fonte de nutrientes e/ou abrigo (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). É um dos modos de vida mais difundido entre os organismos vivos, com cerca de 50% das espécies conhecidas sendo parasitas (POULIN; MORAND, 2004). Entre os artrópodes, a maior riqueza de espécies parasitas é observada na classe Arachnida, representadas principalmente por ácaros e carrapatos, e na classe Hexapoda, representadas principalmente por insetos como percevejos, piolhos, pulgas e moscas (DURDEN; MULLEN, 2018). Estes organismos são encontrados parasitando uma grande diversidade de hospedeiros vertebrados, desde anfíbios a mamíferos, e dependendo do nível de infestação, podem acarretar sérios danos ao hospedeiro (BURKETT-CADENA, 2018).

Os morcegos são parasitados principalmente por duas famílias de moscas ectoparasitas, Nycteribiidae e Streblidae (GRACIOLLI; AUTINO; CLAPS, 2007; DICK; GRACIOLLI; GUERRERO, 2016). As espécies de moscas destas famílias têm uma morfologia adaptada ao modo de vida ectoparasita, com corpos achatados lateralmente ou dorso-ventralmente, asas ausentes, não funcionais ou reduzidas, e estruturas que possibilitam se agarrarem aos hospedeiros, como garras e ganchos (DITTMAR et al., 2015). São vivíparas e com fertilização interna dos ovos (DICK; PATTERSON, 2006), sendo que as fêmeas põem uma única larva de 3º instar no ninho, que se desenvolve em um pupário e em torno de 4 semanas, emerge numa mosca adulta pronta para colonizar um hospedeiro (DITTMAR et al., 2015).

A família Nycteribiidae contém 3 subfamílias, 11 gêneros e 274 espécies (GRACIOLLI; DICK; GUERRERO, 2016). No continente americano é representada por 2 gêneros e 53 espécies, parasitando morcegos das famílias Vespertilionidae, Phyllostomidae e Thyropteridae (GRACIOLLI; AUTINO; CLAPS, 2007). A família Streblidae contém 5 subfamílias, 33 gêneros e 229 espécies, sendo a maior diversidade observada no continente americano com 3 subfamílias, 26 gêneros e 158 espécies registradas (DICK; GRACIOLLI; GUERRERO, 2016). No Brasil, as moscas Nycteribiidae são representadas por 2 gêneros (*Basilisa* Miranda-Ribeiro, 1903 e *Herskovitzia* Guimarães e D'Andretta, 1956) e 26 espécies, ao passo que as moscas Streblidae são representadas por 24 gêneros e cerca de 84 espécies (GRACIOLLI; AUTINO; CLAPS, 2007; LOURENÇO; ALMEIDA; FAMADAS, 2016), sendo a grande maioria parasitas de morcegos da família Phyllostomidae.

Presume-se que a formação das relações parasito-hospedeiro é influenciada por dois processos principais, a aquisição e a perda de espécies de parasitos através do tempo (COMBES, 2001). A aquisição de espécies de parasitos por uma espécie hospedeira ocorre por herança a partir de espécies hospedeiras ancestrais (BROOKS, 1988), ou por permuta com espécies hospedeiras relacionadas ou não relacionadas filogeneticamente, mas que coocorrem em uma área geográfica qualquer (ANTONOVICS; HOOD; PARTAIN, 2002; BROOKS et al. 2006). Por outro lado, a perda de espécies de parasitos pode ocorrer devido a acidentes históricos (p.ex. divisão abrupta de uma população hospedeira, onde uma população fundadora torna-se isolada e livre de algumas espécies de parasitos), ou por dispersão de espécies hospedeiras para novos ambientes, que podem apresentar condições desfavoráveis para algumas espécies de parasitos (p.ex. ausência de hospedeiros intermediários apropriados no novo ambiente) (HAFNER; PAGE, 1995; PATERSON; PALMA; GRAY, 1999).

Supõe-se então que, a composição da fauna de parasitos de uma espécie hospedeira é, em parte, devido ao seu ambiente (KENNEDY; BUSH, 1994). Desse modo, podemos esperar que o efeito da filogeografia da espécie hospedeira (i.e., história de diferenciação de populações de uma espécie no espaço-tempo; AVISE, 2000) se manifeste através de variação composicional das espécies de parasitos que a mesma alberga ao longo de sua distribuição geográfica, ao passo que o efeito do ambiente se manifeste, através de similaridades composicionais de espécies de parasitos entre uma espécie hospedeira e àquelas que coocorrem em um ambiente (p.ex. mesma área geográfica), independente de sua relação filogenética (HOBERG; BROOKS, 2008).

As associações entre as espécies de moscas ectoparasitas e seus hospedeiros morcegos têm sido consideradas conservativas e com alta especificidade parasito-hospedeiro (PATTERSON; BALLARD; WENZEL, 1998). Todavia, estas asserções resultam de observações locais e podem obscurecer possíveis variações na composição de espécies albergadas por um hospedeiro ao longo de sua distribuição geográfica, resultante da filogeografia da espécie hospedeira e/ou suas interações com o ambiente.

A espécie *Carollia perspicillata* Linnaeus, 1758 é um morcego frugívoro pertencente a família Phyllostomidae, com distribuição do sul do México até o norte da Argentina (BARQUEZ et al., 2015; FIGURA 1). Esta espécie é considerada vital para o reflorestamento e para o controle das populações de insetos (REIS, 2007), já que esses morcegos também incluem artrópodes em sua dieta. É um morcego de pequenas dimensões, orelhas e cauda diminutas, uma região nasal curta e em forma de triângulo. São portadores de pelos compactados e macios. Alguns possuem coloração que varia entre preto, marrom e cinza,

havendo também os albinos e alaranjados. O lábio inferior tem forma de v com uma verruga central rodeada de papilas menores (CLOUTIER; THOMAS, 1992).

Embora observa-se que existem inúmeros trabalhos e estudos sobre a biologia dos morcegos e benefícios para a vida natural de todo o seu ecossistema, atenta-se que, produções científicas que abordam sobre os ectoparasitas e os morcegos parasitados da espécie *C. perspicillata* podem acrescentar ainda mais informações sobre os padrões dos parasitas e diversidade geográfica onde as comunidades dos morcegos se encontram.



FIGURA 1. Distribuição geográfica de *Carollia perspicillata* ao longo da região Neotropical. (Fonte: The IUNC Red List of Threatened Species). Os círculos sólidos pretos correspondem às localidades investigadas neste estudo.

## 2. OBJETIVOS

O presente estudo teve como objetivo principal investigar o padrão de associação de espécies das moscas ectoparasitas albergadas pelo morcego *Carollia perspicillata* ao longo de sua distribuição geográfica, a fim de testar a hipótese de que a filogeografia do hospedeiro

tem influência na estruturação deste padrão de associação. Como objetivos específicos, as seguintes questões foram investigadas: i) quais espécies de moscas ectoparasitas estão associadas a *C. perspicillata* ao longo de sua distribuição?; ii) dentre estas espécies, quais podem ser consideradas apresentar uma relação de especificidade com *C. perspicillata*?; iii) há variação na composição (i.e., diversidade beta) das espécies de moscas ao longo da distribuição de *C. perspicillata*?; iv) Caso sim, o fator histórico (i.e., filogeografia do hospedeiro) está associado a estas variações?

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1 OBTENÇÃO DOS DADOS

Os dados das espécies de moscas ectoparasitas albergadas pelo morcego *C. perspicillata* foram obtidos por meio da análise de artigos publicados em periódicos científicos entre os anos de 2000 a 2022. As plataformas de pesquisa utilizadas foram as bases eletrônicas de pesquisa Google Acadêmico (Google Scholar), Scielo, Scopus e *Web of Science*, tendo como palavras-chave “Streblidae”, “bat flies”, “ectoparasite of bats”, “ectoparasitos de morcegos” e “moscas ectoparasitas de morcegos” (ver LOURENÇO; ALMEIDA; FAMADAS, 2016). Os artigos incluídos para as análises precisavam conter pelo menos três das informações seguintes: 1) número total de morcegos *C. perspicillata* capturados; 2) número total de ectoparasitos por espécie de mosca em *C. perspicillata*; 3) prevalência de cada espécie de mosca parasita em *C. perspicillata*; 4) riqueza da fauna local de morcegos infestados. As coordenadas geográficas das localidades de cada estudo também foram registradas.

#### 3.2 ANÁLISE DOS DADOS

A partir da análise dos resultados dos artigos, uma matriz de incidência (0 – ausência; 1 – presença) das espécies de moscas ectoparasitas foi construída com as linhas correspondentes às localidades de estudo e as colunas correspondentes às espécies de moscas. O número de espécies de moscas associadas à *C. perspicillata* foi estimado pelo número total de espécies de moscas registradas na matriz, ao passo que a especificidade da associação foi estimada pelo somatório das presenças de cada espécie dividido pelo número total de localidades. A variação na composição das espécies ectoparasitas entre as localidades, i.e., diversidade beta (diversidade- $\beta$ ) foi estimada pelo índice de Jaccard (JOST; CHAO; CHAZDON, 2011). Para verificar se a diversidade- $\beta$  de moscas ectoparasitas é influenciada

pelo padrão filogeográfico de *C. perspicillata*, análises de variância multivariada de similaridade (ANOSIM, PERMANOVA; ANDERSON, 2001; CLARKE, 1993) foram empregadas, tendo como fatores os dois grupos filogeográficos do hospedeiro, sendo um de ampla distribuição e outro, o sudeste do Brasil (*sensu* PAVAN et al., 2011). Em ambas as análises, a significância ( $\alpha = 0,05$ ) das estimativas dos valores testes foram obtidas por 999 permutações. As análises foram performadas no ambiente R 4.2.1 (R CORE TEAM, 2022) utilizando a extensão *vegan* (OKASEN et al., 2022).

#### 4. RESULTADOS

Um total de 48 artigos foram obtidos (ANEXO 1), correspondendo à 51 localidades ao longo da distribuição geográfica de *C. perspicillata* (FIGURA 1). Trinta e seis espécies de moscas ectoparasitas, todas da família Streblidae, foram listadas em associação com essa espécie hospedeira. Todavia, somente quatro espécies, a saber *Trichobius joblingi* Wenzel, 1966, *Strebla guajiro* García e Casal, 1965, *Speiseria ambigua* Kessel, 1925 e *Paratrichobius longicrus* Miranda Ribeiro, 1907 foram presentes em mais de 20% das localidades (TABELA 1), sendo consideradas com uma associação mais específica com *C. perspicillata*.

As análises de variâncias multivariadas de similaridades indicam uma forte influência do padrão filogeográfico de *C. perspicillata* sobre a diversidade- $\beta$  das espécies de moscas ectoparasitas deste morcego (ANOSIM:  $R = 0,2$ ;  $p\text{-value} = 0,003$ ; 999 permutações; TABELA 2). Adicionalmente, uma análise de escalonamento multimensional e uma análise de dispersão multivariada baseada em componentes principais (ANDERSON; ELLINGSEN; MCARDLE, 2006) foram realizadas para a visualização gráfica da dispersão das localidades em relação aos seus respectivos centróides (grupos filogeográficos). Os gráficos demonstram que a composição de espécies de moscas ectoparasitas associadas ao grupo filogeográfico do sudeste do Brasil (SUD) de *C. perspicillata* corresponde a um subconjunto de espécies das moscas associadas ao grupo filogeográfico de ampla distribuição (WID) do hospedeiro (FIGURA 2; FIGURA 3).





TABELA 1: continuação.

Lon = Longitude; Lat = Latitude; n = número de hospedeiros capturados; Am = *Anastrebla modestini* ; Af = *Aspidoptera falcata* ; Ap = *Aspidoptera phyllostomatis* ; Mm = *Mastoptera minuta*; Ma = *Megistopoda aranea* ; Mp = *Megistopoda proxima* ; Mps = *Metelasmus pseudopterus* ; Pl = *Paraeuctenodes longipes* ; Ps = *Paraeuctenodes similis* ; Pal = *Paratrachobius longicrus* ; Sa = *Speiseria ambigua* ; Sp = *Speiseria peytonae* ; Sal = *Strebla alvarezi* ; Sc = *Strebla cormurae* ; Sc = *Strebla curvata* ; Sg = *Strebla guajiro* ; Sh = *Strebla hertigi* ; Sm = *Strebla mirabilis* ; Sw = *Strebla wiedemanni* ; Tp = *Trichobioides perspicillatus* ; Ta = *Trichobius anducei* ; Tan = *Trichobius angulatus* ; Tas = *Trichobius assimilis* ; Tc = *Trichobius caecus* ; Tco = *Trichobius costalimai* ; Td = *Trichobius dugesii* ; Tdu = *Trichobius dugesioides* ; Tf = *Trichobius furmani* ; Th = *Trichobius handleyi* ; Tj = *Trichobius joblingi* ; Tjo = *Trichobius johnsonae* ; Tl = *Trichobius longipes* ; Tpa = *Trichobius parasiticus* ; Ts = *Trichobius silvicolae* ; Tt = *Trichobius tiptoni* ; Tu = *Trichobius uniformis* .

TABELA 2: Resultado da PERMANOVA tendo como fatores os dois grupos filogeográficos de *Carollia perspicillata*.

<b>Fatores</b>	<b>g.l.</b>	<b>Soma dos quadrados</b>	<b>R2</b>	<b>F</b>	<b><i>p-value</i></b>
Grupos	1	0,9	0,1	5,4	0,001
Resíduos	49	8,1	0,9		
Total	50	9	1		

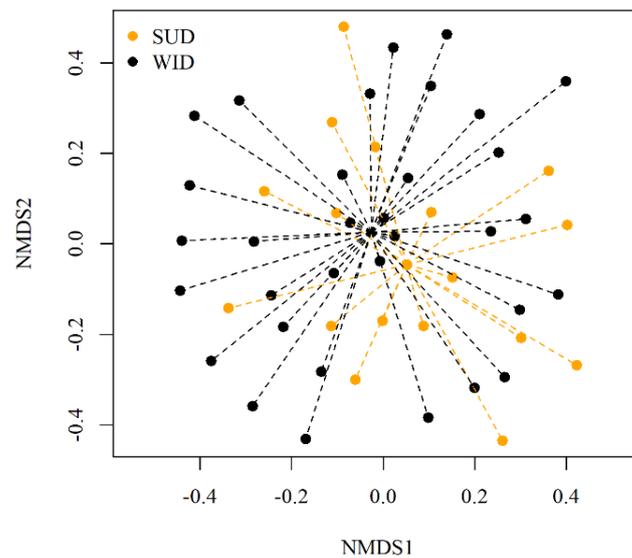


FIGURA 2: Análise de escalonamento multidimensional da diversidade- $\beta$  das espécies de moscas ectoparasitas associadas ao morcego *C. perspicillata* segundo os grupos filogenéticos Sudeste (SUD; círculos laranjas) e de ampla distribuição (WID; círculos pretos).

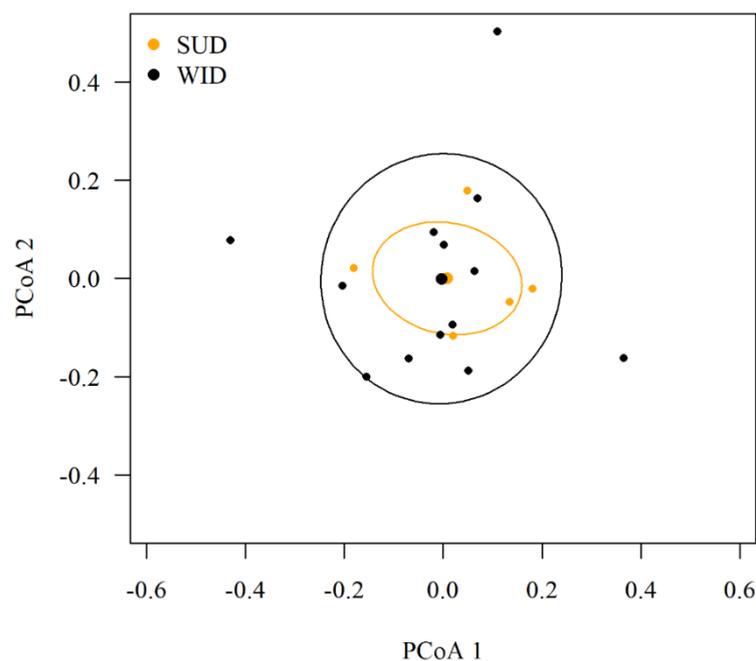


FIGURA 3: Dispersão multivariada baseada em componentes principais da diversidade- $\beta$  das espécies de moscas ectoparasitas associadas ao morcego *C. perspicillata* segundo os grupos filogenéticos Sudeste (SUD; círculos laranjas) e de ampla distribuição (WID; círculos pretos). Os círculos solidos centrais representam os centróides dos grupos, ao passo que os círculos vazios representam o intervalo de confiança de 95% de diversidade- $\beta$  dos grupos.

## 5. DISCUSSÃO

As associações entre moscas ectoparasitas da família Streblidae (estrebliedeas) e seus hospedeiros são consideradas como relações de alta especificidade parasito-hospedeiro, ocorrendo pouca variação na composição de espécies parasitas ao longo da distribuição geográfica do hospedeiro (DICK; PATTERSON, 2006). No presente estudo, 36 espécies de estrebliedeas foram listadas em associação com *Carollia perspicillata* ao longo de sua distribuição, todavia, em média, 4 espécies de estrebliedeas foram associadas com *C. perspicillata* por localidade (mín. 1 – máx. 22 espécies).

As espécies *Trichobius joblingi*, *Strebla guajiro*, *Speiseria ambigua* e *Paratrachobius longicrus* foram as que possuem maior incidência nas associações com *C. perspicillata*, todavia, somente *T. joblingi* e *S. guajiro* foram presentes em mais de 30 localidades (90,2% e 76,5 % de incidência, respectivamente). Isto pode indicar que as interações estrebliedeas-*C. perspicillata* são realizadas tanto por espécies estrebliedeas hospedeiro-específicas, quanto por generalistas. Este padrão de interações tem sido observado em outros sistemas parasito-hospedeiro, com a maioria das interações ocorrendo entre espécies consideradas “generalistas” (hospedeiras e parasitas), ao passo que as espécies consideradas “especialistas” concentram suas interações com as “generalistas”, raramente interagindo entre si (VÁZQUEZ et al., 2005; GRAHAM et al., 2009).

Alternativamente, as moscas estrebliedeas podem apresentar especificidade local, ao passo que a uma escala mais ampla pode apresentar um generalismo em relação aos hospedeiros utilizados (ERIKSSON et al., 2019). Por exemplo, a estrebliedeia *Megistopoda aranea* Coquillett, 1899 é frequentemente encontrada em morcegos da espécie *Artibeus planirostris* Spix, 1823 em localidades de cerrado no Brasil (SANTOS, et al., 2013; RAMALHO; DINIZ; AGUIAR, 2021), todavia, esta estrebliedeia é frequentemente encontrada em outras espécies de morcegos deste gênero (p.ex. *Artibeus jamaicensis* Leach, 1821 na América Central, *A. frimbiatus* Gray, 1838 sudeste do Brasil, *A. obscurus* Schinz, 1821 norte do Brasil), ou até mesmo outras espécies da subfamília de morcegos Stenodermatinae (p.ex. *Sturnira lilium* Geoffroy, 1810 e *Plathirrhinus vitattus* Peters, 1860) (GUERRERO, 1997).

Estas observações reforçam a ideia de que as associações Streblidae – Phyllostomidae resultam de associações históricas, bem como de fatores locais (p.ex. composição local da fauna de quirópteros, compartilhamento de abrigos, umidade, entre outros). A influência do padrão filogeográfico de *C. perspicillata* na diversidade- $\beta$  das espécies estrebliedeas que este hospedeiro alberga ao longo de sua distribuição geográfica é um forte indício destes processos

de formação das associações entre estes organismos. Estudos sustentam que *C. perspicillata* divergiu de um ancestral *Carollia* no norte da América do Sul e depois dispersou ao longo da região Neotropical, atualmente podendo ser diferenciada em dois clados, um com distribuição mais ampla, com populações ocorrendo ao sul do México, América Central, norte e centro da América do Sul, e o outro ocupando a região mais sudeste do continente (sudeste do Brasil) (DITCHFIELD, 2000; PAVAN et al., 2011).

O presente estudo demonstra que as associações Streblidae – *Carollia perspicillata* são resultados de associações históricas, assim como possivelmente de aquisições de novas associações à medida que *C. perspicillata* dispersou ao longo da região Neotropical. Ao dispersar, os indivíduos de uma espécie hospedeira levam consigo parte das populações e/ou comunidades de parasitos que albergam em suas áreas de origem (CLAYTON; AL-TAMINI; JOHNSON, 2003; PATERSON; GRAY, 1997). Como resultado, as populações de hospedeiros destas novas áreas colonizadas podem divergir em relação à composição de espécies de parasitos que albergam simplesmente por um processo de dispersão de seus hospedeiros. O subconjunto de estreblídeas associadas ao clado Sudeste de *C. perspicillata* é composto principalmente das espécies estreblídeas mais incidentes ao longo de sua distribuição geográfica, *T. joblingi*, *S. guajiro*, *S. ambigua* e *P. longicrus*.

Por outro lado, a colonização de novas áreas por uma espécie hospedeira implica na exposição a novas espécies de parasitas, o que resulta na possibilidade de formação de novas associações parasito-hospedeiro (PAGE; CHARLESTON, 1998; COMBES, 2001; LLABERIA-ROBLEDILLO et al., 2022). Para que isto aconteça, algumas barreiras (filtros) devem ser ultrapassadas (COMBES, 2001). A primeira é a barreira do encontro, i.e., um parasito deve ter a possibilidade de encontro, estar presente no mesmo espaço tempo que um hospedeiro potencial para que a colonização ocorra. Em morcegos, os locais com maior possibilidade que isto aconteça são os abrigos diurnos utilizados pelas espécies (TER HOFSTED; FENTON, 2005; PATTERSON; DICK; DITTMAR, 2007). No caso de *C. perspicillata*, este morcego é gregário, com abrigos contendo de algumas dezenas a centenas de indivíduos coespecíficos, assim como também pode ser encontrada compartilhando abrigos com outras espécies de filostomídeos, como por exemplo *Glossophaga soricina* Pallas, 1776, *Phyllostomus hastatus* Pallas, 1767, entre outras (VOSS et al. 2016).

As moscas estreblídeas reproduzem por puparidade vivípara, com as larvas desenvolvendo-se no útero das fêmeas (MARSHALL, 1982). As fêmeas põe larvas de 3º ínstar (pré-pupas) sobre o substrato dos abrigos que imediatamente formam um pupário, após o estágio de pupa, uma mosca emerge e prontamente começa a procurar um hospedeiro para

colonizar (FRITZ, 1983; OVERAL, 1980). Dado o comportamento gregário de *C. perspicillata*, assim como a ocupação de abrigos diurnos com outras espécies de morcegos, a barreira de encontro para colonização por outras espécies de Streblidae não deve representar um empecilho difícil a ser ultrapassado.

Vencida a barreira do encontro, a próxima barreira a ser ultrapassada é a da compatibilidade. Isto implica que, após a colonização de um novo hospedeiro, a sobrevivência do parasito ocorrerá por razões morfológicas, fisiológicas e/ou imunológicas (COMBES, 2001). As espécies estreblideas, apesar de compartilharem semelhanças em seu plano corporal adaptado ao ectoparasitismo, apresentam diferenças estruturais marcantes relacionadas às regiões exploradas em seu hospedeiro (DICK, 2005; HILLER et al., 2018), sendo geralmente classificadas como rastejantes de asas (*wing crawler*), corredoras sobre pelos (*fur runner*) e corredoras sob pelos (*fur swimmer*) (DICK, 2005). Ao longo de sua distribuição, *C. perspicillata* alberga espécies estreblideas destes três grupos, portanto a barreira de compatibilidade morfológica não parece ser uma pressão seletiva para a colonização dos morcegos desta espécie por moscas estreblideas.

Em relação às pressões fisiológicas ou imunológicas, muitos estudos apontam que esta é uma barreira importante no estabelecimento das associações parasito – hospedeiro (BIZE et al., 2008; PILOSOF et al., 2014). Em filostomídeos, Herrera et al. (2016) observaram que a carga parasitária de ácaros e carrapatos provocam alterações imunológicas em seus hospedeiros. Todavia, não se encontrou estudos a respeito de respostas imunes em relação a infestação por moscas estreblideas. Isto não descarta a possibilidade de uma possível influência de uma barreira imunológica ao estabelecimento de novas associações moscas–morcegos, visto que aspectos ecológicos, tais como riscos potenciais de aquisição de patógenos, são fatores importantes na modulação e evolução do sistema imune de morcegos neotropicais (SCHNEEBERGER; CZIRJÁKL; VOIGT, 2013).

Por fim, devido à associação histórica de estreblídeos–filostomídeos, as linhagens de moscas estreblideas tornaram-se reprodutivamente isoladas sobre as respectivas linhagens de seus hospedeiros, o que pode levar a uma continuação ou aumento da especificidade da associação devido à disponibilidade de parceiros reprodutivos (DICK; PATTERSON, 2006). As espécies estreblideas frequentemente encontradas em *C. perspicillata* constituem complexos de espécies (DICK; GRACIOLLI; GUERRERO, 2016; GUERRERO, 1997), apesar de serem identificadas com o emprego de chaves taxonômicas (p.ex. GUERRERO, 1994; 1995). Speer et al. (2019) recentemente demonstraram que em uma população do morcego filostomídeo *Erophylla sezekorni* Gundlach, 1861, na Bahamas, as populações da

mosca *Trichobius frequens* Peterson e Hurka, 1974 não apresentam fluxo gênico, constituindo populações reprodutivamente isoladas, respectivas às ilhas do arquipélago.

Dessa forma, além da influência dos padrões filogeográficos dos hospedeiros nas associações estreblideos–morcegos, mecanismos intrínsecos as espécies (populações) das moscas estreblideas podem ser subjacentes à composição da diversidade observada nas associações entre estes organismos.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente estudo demonstra um efeito significativo da influência da filogeografia de *C. perspicillata* na diversidade- $\beta$  das espécies de moscas ectoparasitas associadas a este hospedeiro ao longo de sua distribuição geográfica. Isto implica em uma dinâmica ao longo do espaço-tempo em perdas, assim como possíveis formações de novas associações com moscas estreblideas à medida que *C. perspicillata* dispersou ao longo da região Neotropical. Algumas associações parasito-hospedeiro parecem ser conservadas, constituindo o que é tradicionalmente definido como associações primárias e que são observadas com uma maior incidência na distribuição do hospedeiro. Todavia, é possível que este conservadorismo de associações seja um artefato taxonômico, dado que muitas espécies de moscas estreblideas podem compreender espécies crípticas.

## REFERÊNCIAS

ANDERSON, M. J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. **Austral Ecology**, v. 26, p. 32-46, 2001.

ANDERSON, M. J.; ELLINGSEN, K. E.; MCARDLE, B. H. Multivariate dispersion as measure of beta diversity. **Ecology Letters**, v. 9, p. 683-693, 2006.

ANTONOVICS, J.; HOOD, M.; PARTAIN, J. The ecology and genetics of a host shift: *Mycrobotryum* as a model system. **American Naturalist**, v. 160, p. S40-S53. 2002.

AVISE, J. C. **Phylogeography: the history and formation of species**. Harvard University Press, New York. 447 p., 2000.

BARQUEZ, R.; PEREZ, S.; MILLER, B.; DIAZ, M. *Carollia perspicillata*. **The IUCN Red List of Threatened Species**, 2015: e.T3905A22133716. disponível em: <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2015-4.RLTS.T3905A22133716.en>. Acessado em 24/03/2022.

BEGON, M; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: de indivíduos a ecossistemas**. 4. ed. Porto Alegre: Artmed, 752 pp, 2007.

BIZE, P.; JEANNERET, C.; KLOPFENSTEIN, A.; ROULIN, A. What makes a host profitable? Parasites balance host nutritive resources against immunity. **American Naturalist**, v. 171, p. 107-118. 2008.

BROOKS, D. R. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 235-259, 1988.

BROOKS, D. R.; LEÓN-RÉGAGNON, V.; MCLENNAN, D. A.; ZELMER, D. Ecological fitting as a determinant of the community structure of platyhelminth parasites of anurans. **Ecology**, v. 87, p. S76-S85. 2006.

BURKETT-CADENA, N. D. Morphological Adaptations of Parasitic Arthropods. In: MULLEN, G. R.; DURDEN, L. A. (Eds). **Medical and Veterinary Entomology**, 3<sup>a</sup> ed. Washington: Academic Press, cap. 2, p. 17-22. 2018.

CLARKE, K. R. 1993. Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. **Australian Journal of Ecology**, v. 18, p. 117-143.

CLAYTON, D. H.; AL-TAMINI, S.; JOHNSON, K. P. The ecological basis of coevolutionary history. In: PAGE, R. D. M. (Ed.). **Tangled Trees: Phylogeny, Cospeciation, and Coevolution**. The University of Chicago Press, Chicago, pp. 310-341. 2003.

CLOUTIER, D.; THOMAS, D. W. *Carollia perspicillata*. **Mammalian Species**, p. 1-9, 1992.

COMBES, C. **Parasitism: The ecology and evolution of intimate interactions**. The University of Chicago Press, Chicago 728 pp, 2001.

DICK, C. W. **ecology and host specificity of Neotropical bat flies (Diptera: Streblidae) and their chiropteran hosts**. Tese Doutorado, Texas Tech University, Lubbock, Texas. 265 p. 2005.

DICK, C. W.; GRACIOLLI, G.; GUERRERO, R. Family Streblidae. **Zootaxa**, v. 4122, p: 784-802, 2016.

DICK, C. W.; PATTERSON, B. D. Bat flies-obligate ectoparasites of bats. In: MORAND, S.; KRASNOV, B. R.; POULIN, R. (Eds). **Micromammals and macroparasites: from evolutionary ecology to management**. Tokio, Springer/Verlag, p. 179-194, 2006.

DITCHFIELD, A. D. The comparative phylogeography of Neotropical mammals: patterns of intraspecific mitochondrial DNA variation among bats contrasted to nonvolant small mammals. **Molecular Ecology**, v. 9, p. 1307-1318, 2000.

DITTMAR, K.; MORSE, S. F.; DICK, C. W.; PATTERSON, B. D. Bat flies evolution from the Eocene to the present (Hippoboscoidea, Streblidae and Nycteribiidae). In: . MORAND, S.; KRASNOV, B. R.; LITTLEWOOD, D. T. J. (Eds). **Parasite diversity and diversification: evolutionary ecology meets phylogenetics**. Cambridge University Press, pp. 246-264. 2015.

DURDEN, L. A.; MULLEN, G. R. Introduction. In: MULLEN, G. R.; DURDEN, L. A. **Medical and Veterinary Entomology**, 3<sup>a</sup> ed. Washington: Academic Press, cap. 1, p. 1-16. 2018.

ERIKSSON, A.; DOHERTY, J. F.; FISCHER, E.; GRACIOLLI, G.; POULIN, R. Hosts and environment overshadow spatial distance as drivers of bat fly species composition in the Neotropics. **Journal of Biogeography**, v. 47, p. 736-747, 2020.

FRITZ, G. N. Biology and ecology of bat flies (Diptera: Streblidae) on bats in the genus *Carollia*. **Journal of Medical Entomology**, v. 20, p. 1-10, 1983.

GRACIOLLI, G.; AUTINO, A. G.; CLAPS, G. L. Catalogue of American Nycteribiidae (Diptera, Hippoboscoidea). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 51, p. 142-159, 2007.

GRACIOLLI, G.; DICK, C. W.; GUERRERO, R. Family Nycteribiidae. **Zootaxa**. v. 4122, p: 780-783, 2016.

GRAHAM, S. P; HASSAN, H. K; BURKETT-CADENA, N. D; GUYER, C; UNNASCH, T. R. Nestedness of Ectoparasite-Vertebrate Host Networks. **PLoS ONE**, v. 4, p. e7873, 2009.

GUERRERO, R. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murcielagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. II. Los grupos: *pallidus*, *caecus*, *major*, *uniformis* y *longipes* del genero *Trichobius* Gervais, 1844. **Acta Biologica Venezuelica**, v. 15, p. 1-18.

GUERRERO, R. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murcielagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. III. Los grupos: *dugessi*, *dunni*, y *phyllostomae* del genero *Trichobius* Gervais, 1844. **Acta Biologica Venezuelica**, v. 15, p. 1-27.

GUERRERO, R. Catalogo de los Streblidae (Diptera: Pupipara) parasitos de murcielagos (Mammalia: Chiroptera) del Nuevo Mundo. VII. Lista de especies, hospedadores y paises. **Acta Biologica Venezuelica**, v. 17, p. 9-24, 1997.

HAFNER, M. S.; PAGE, R. D. M. Molecular phylogenies and host-parasite cospeciation: gophers and lice as a model system. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London B**, v. 349, p. 77-83. 1995.

HERRERA L. G.; ORTEGA-GARCÍA, S.; MORALES-MALACARA, J. B.; FLORES-MARTÍNEZ, J. J.; LÓPEZ-ORTEGA, G.; RICHMAN, A. D. Geographical and seasonal patterns of spleen mass and acarine load in tropical and subtropical leaf-nosed bats. *Acta*

Chiropterologica, v. 18, p. 517–526, 2016.

HILLER, T.; HONNER, B.; PAGE, R. A.; TSCHAPKA, M. Leg structure explains host site preference in bat flies (Diptera: Streblidae) parasitizing neotropical bats (Chiroptera: Phyllostomidae). **Parasitology**, v. 145, p. 1475-1482, 2018.

HOBERG, E. P.; BROOKS, D. R. A macroevolutionary mosaic: episodic host-switching, geographical colonization and diversification in complex host-parasite systems. **Journal of Biogeography**, v. 35, p. 1533-1550. 2008.

JOST, L.; CHAO, A.; CHAZDON, R. L. Compositional similarity and  $\beta$  (beta) diversity. In: MAGURRAN, A. E.; MCGIL, B. J. (Eds). **Biological Diversity: frontiers in measurement and assessment**. Oxford University Press, New York. pp. 66-84, 2011.

KENNEDY, C. R.; BUSH, A. O. The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in strange land. **Parasitology**, v. 109, p. 187-196. 1994.

LLABERIA-ROBLEDILLO, M.; BALBUENA, J.A.; SARABEEV, V.; LIOPIS-BELENGUER, C. Changes in native and introduced host-parasite networks. **Biological Invasions**, v. 24, p. 543–555, 2022.

LOURENÇO, E. C.; ALMEIDA, J. C.; FAMADAS, K. M. Richness of ectoparasitic flies (Diptera: Streblidae) of bats (Chiroptera) – a systematic review and meta-analysis of studies in Brazil. **Parasitology Research**, v. 155, p. 4379-4388, 2016.

MARSHALL, A. G. Ecology of Insects Ectoparasitic on Bats. In: KUNZ, T. H. (Ed.). **Ecology of Bats**. Springer, Boston, MA. pp. 369-401. 1982.

OKNASEN, J. et al. **vegan: Community Ecology package version 2.6-2**. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

OVERAL, W. L. Host-relations of the batfly *megistopoda aranea* (Diptera: Streblidae) in Panama. **The University of Kansas Science Bulletin**, v. 52, p. 1-20, 1980.

PAGE, R. D. M.; CHARLESTON, M. A. Trees with trees: phylogeny and historical associations. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, p. 356-359, 1998.

PATERSON, A. M.; GRAY, R. D. Host-parasite co-speciation, host switching, and missing the boat. In: CLAYTON, D. H.; MOORE, J. (Eds.). **Host-parasite evolution: General principles and avian models**. Oxford University Press, Oxford. pp. 236-250. 1997.

PATERSON, A. M.; PALMA, R. L.; GRAY, R. D. How frequently do avian lice miss the boat? Implications for coevolutionary studies. **Systematic Biology** v. 48, p. 214-223. 1999.

PATTERSON, B. D.; BALLARD, J. W. O.; WENZEL, R. L. Distributional evidence for cospeciation between Neotropical bats and their bat fly ectoparasites. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, p. 76-84, 1998.

PATTERSON, B. D.; DICK, C. W.; DITTMAR, K. Roosting habits of bats affect their parasitism by bat flies (Diptera: Streblidae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 23, p. 117-189, 2007.

PAVAN, A. C.; MARTINS, F.; SANTOS, F. R.; DITCHFIELD, A.; REDONDO, R. A. F. Patterns of diversification in two species of short-tailed bats (*Carollia* Gray, 1838): the effects of historical fragmentation of Brazilian rainforests. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 102, p. 527-359, 2011.

PILOSOFF, S.; FORTUNA, M. A.; COSSON, J.; GALAN, M.; KITTIPONG, C.; RIBAS, A.; SEGAL, E.; KRASNOV, B. R.; MORAND, S.; BASCOMPTE, J. Host-parasite network structure is associated with community-level immunogenetic diversity. **Nature Communications**, v. 5, p. 5172, 2014.

POULIN, R.; MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Scholarly Press, 216 pp, 2004.

RAMALHO, D. F.; DINIZ, U. M.; AGUIAR, L. M. S. Anthropization affects the assembly of bat-bat fly interaction networks. *Frontiers in Environmental Science*, v. 9, p. 752412, 2021.

R CORE TEAM. **R: A language and environment for statistical computing**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2022. disponível em: <https://www.R-project.org/>.

REIS, N. R. et. al. **Morcegos do Brasil**. Londrina: Nélío Roberto dos Reis, 2007.

SANTOS, C. L. C.; PEREIRA, A. C. N.; BASTOS, V. J. C.; GRACIOLLI, G.; REBÊLO, J. M. M. Parasitism of ectoparasitic flies on bats in the northern Brazilian cerrado. **Acta Parasitologica**, v. 58, p. 207-214, 2013.

SCHNEEBERGER, K.; CZIRJÁK, G. Á.; VOIGT, C. C. Measures of the constitutive immune system are linked to diet and roosting habits of Neotropical bats. **PLoS ONE**, v. 8, p. e54023. 2013.

SPEER, K. A.; LUETKE, E.; BUSH, E.; SHETH, B.; GERACE, A.; QUICKSALL, Z.; MIYAMOTO, M.; DICK, C. W.; DITTMAR, K.; ALBURY, N.; REED, D. L. A fly on the cave wall: parasite genetics reveal fine-scale dispersal patterns of bats. **Journal of Parasitology**, v. 105, p. 555-566, 2019.

TER HOFSTED, H. M.; FENTON, M. B. Relationships between roost preferences, ectoparasite density, and grooming behaviour of Neotropical bats. **Journal of Zoology**, v. 266, p. 333-340, 2005.

VÁZQUEZ, D. P.; POULIN, R.; KRASNOV, B. R.; SHENBROT, G. I. Species abundance and the distributions of specialization in host-parasite interactions networks. **Journal of Animal Ecology** 74, p. 946-955, 2005.

VOSS, R. S.; FLECK, D. W.; STRAUSS, R. E.; VELAZCO, P. M.; SIMMONS, N. B. Roosting ecology of Amazonian bats: evidence for guild structure in hyperdiverse mammalian communities. **American Museum Novitates**, v.3870, p. 1-43, 2016.

## ANEXO 1

AGUIAR, L. M. S.; ANTONINI, Y. Prevalence and intensity of Streblidae in bats from a Neotropical savanna region in Brazil. **Folia Parasitologica**, v. 63, p. 1, 2016.

ALMEIDA, J. C. et al. Ectoparasites (Insecta and Acari) associated with bats in Southeastern Brazil. **Journal of Medical Entomology**, v. 48, n. 4, p. 753-757, 2011.

ANDERSON, R.; ORTÊNCIO-FILHO, H. Dípteros ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de filostomídeos (Chiroptera, Mammalia) do Parque Municipal no Cinturão Verde de Cianorte, Paraná, Brasil e sua incidência ao longo das estações do ano. **Chiroptera Neotropical**, v. 12, n. 1, p. 238-243, 2006.

AUTINO, A. G. et al. Ectoparasitic insects (Diptera: Streblidae and Siphonaptera: Ischnopsyllidae) of bats from Iquitos and surrounding areas (Loreto, Peru). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 106, p. 917-925, 2011.

AUTINO, A. G. et al. Ectoparasite insects of bats from the fields and weedlands eco-region of Argentina. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 60, 2021.

AZEVEDO, A. A.; LINARDI, P. M. Streblidae (Diptera) of phyllostomid bats from Minas Gerais, Brazil. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 97, p. 421-422, 2002.

BARBIER, E. S.; GRACIOLLI, G. Community of bat flies (Streblidae and Nycteribiidae) on bats in the Cerrado of Central-West Brazil: hosts, aggregation, prevalence, infestation intensity, and infracommunities. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 51, n. 3, p. 176-187, 2016.

BARBIER, E. Estrutura e composição da infracomunidade de dípteros (Streblidae e Nycteribiidae) associada a morcegos (Chiroptera) em diferentes ambientes ao longo de um gradiente climático e ecológico no Estado de Pernambuco, Brasil. 2018.

BARBIER, E.; FALCÃO, F.; BERNARD, E. Bat-ectoparasitic fly relationships in a seasonally dry tropical forest in Brazil. **Parasitology Research**, v. 120, n. 10, p. 3507-3517, 2021.

BERTOLA, P. B. et al. Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) parasitic on bats (Mammalia: Chiroptera) at Parque Estadual da Cantareira, São Paulo, Brazil: parasitism rates and host-parasite associations. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 100, p. 25-32, 2005.

BEZERRA, R. H. S.; BOCCHIGLIERI, A. Association of ectoparasites (Diptera and Acari) on bats (Mammalia) in a restinga habitat in northeastern Brazil. **Parasitology Research**, v. 117, n. 11, p. 3413-3420, 2018.

BEZERRA, R. H. S.; BOCCHIGLIERI, A. Ectoparasitic flies of bats (Mammalia: Chiroptera) in urban green areas of northeastern Brazil. **Parasitology Research**, p. 1-10, 2022.

BEZERRA, R. H. S.; VASCONCELOS, P. F.; BOCCHIGLIERI, A. Ectoparasites of bats (Mammalia: Chiroptera) in Atlantic forest fragments in north-eastern Brazil. **Parasitology Research**, v. 115, n. 10, p. 3759-3765, 2016.

BIZ, L. S. et al. Parasitic interactions between bats (Mammalia: Chiroptera) and flies (Insecta: Diptera) in the intersection area of temperate and tropical climates in Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, p. 1-10, 2021.

CALONGE-CAMARGO, B.; PÉREZ-TORRES, J. Ectoparasites (Polycetenidae, Streblidae, Nycteribiidae) of bats (Mammalia: Chiroptera) from the Caribbean region of Colombia. **Therya**, v. 9, n. 2, p. 171-178, 2018.

CUXIM-KOYOC, A. et al. Ectoparasite bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) from Uxpanapa Valley, Veracruz, Mexico. **Revista mexicana de biodiversidad**, v. 89, n. 4, p. 1074-1088, 2018.

DICK, C. W.; GETTINGER, D. A faunal survey of streblid flies (Diptera: Streblidae) associated with bats in Paraguay. **Journal of Parasitology**, v. 91, n. 5, p. 1015-1024, 2005.

DORNELLES, G. D. P.; GRACIOLLI, G. Streblid bat flies on phyllostomid bats from an island off the coast of São Paulo, Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 57, p. 31-36, 2017.

DORNELLES, G. D. P. et al. Infracommunities of Streblidae and Nycteribiidae (Diptera) on bats in an ecotone area between Cerrado and Atlantic Forest in the state of Mato Grosso do Sul. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 107, 2017.

ERIKSSON, A.; GRACIOLLI, G.; FISCHER, E. Bat flies on phyllostomid hosts in the Cerrado region: component community, prevalence and intensity of parasitism. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 106, p. 274-278, 2011.

FRANÇA, D. S. et al. Ectoparasitic flies (Diptera, Streblidae) of bats (Chiroptera, Phyllostomidae) in an Atlantic Forest area, southeastern Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 73, p. 847-854, 2013.

GRACIOLLI, G. et al. Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos filostomídeos (Mammalia, Chiroptera) na Estação Ecológica dos Caetetus, São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 23, p. 298-299, 2006.

GRACIOLLI, G.; GUERRERO, R.; CATZEFLIS, F. Streblid bat flies (Diptera) and other ectoparasites on bats (Mammalia: Chiroptera) from French Guiana. **Biota Neotropica**, v. 19, 2019.

GRACIOLLI, G.; ZORTÉA, M.; CARVALHO, L. F. A. C. Bat flies (Diptera, Streblidae and Nycteribiidae) in a Cerrado area of Goiás state, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, p. 511-514, 2010.

HILLER, T. et al. Bat–bat fly interactions in Central Panama: host traits relate to modularity in a highly specialised network. **Insect Conservation and Diversity**, v. 14, n. 5, p. 686-699, 2021.

HOFSTEDE, H. M.; FENTON, M. B.; WHITAKER-JR, J. O. Host and host-site specificity of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) on Neotropical bats (Chiroptera). **Canadian Journal of Zoology**, v. 82, 616-626, 2004.

HRYCYNA, G.; MARTINS, A. C. M.; GRACIOLLI, G. Infracommunities of bat flies (Diptera: Streblidae and Nycteribiidae) of bats (Mammalia: Chiroptera) in three conservation units in the State of Amapá, Brazil. **Biota Neotropica**, v. 19, 2019.

LIÉVANO-ROMERO, K. S.; RODRÍGUEZ-POSADA, M. E.; CORTÉS-VECINO, J. A. Nuevos registros de ectoparásitos de murciélagos en sabanas inundables de la orinoquía colombiana. **Mastozoología neotropical**, v. 26, n. 2, p. 377-389, 2019.

LOURENÇO, E. C. et al. Streblidae (Diptera) on bats (Chiroptera) in an area of Atlantic Forest, state of Rio de Janeiro. **Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária**, v. 23, p. 164-170, 2014.

MELLO, R. M. et al. Landscape configuration and composition shape mutualistic and antagonistic interactions among plants, bats, and ectoparasites in human-dominated tropical rainforests. **Acta Oecologica**, v. 112, p. 103769, 2021.

MENEZES JÚNIOR, L. F. et al. Ectoparasitic flies (Diptera: Streblidae) on bats (mammalia: Chiroptera) from a private natural heritage reserve in southeastern Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 61, 2021.

MORAS, L. M. et al. Bat flies (Diptera: Streblidae, Nycteribiidae) and mites (Acari) associated with bats (Mammalia: Chiroptera) in a high-altitude region in southern Minas Gerais, Brazil. **Acta Parasitologica**, v. 58, n. 4, p. 556-563, 2013.

OLIVEIRA, H. H. A. et al. Ectoparasitos de morcegos da floresta nacional dos palmares (flona palmares)–Altos, Piauí, Brasil. **Brazilian Journal of Development**, v. 7, n. 3, p. 21905-21916, 2021.

PALHETA, L. R. et al. The effect of urbanization on bats and communities of bat flies (Diptera: Nycteribiidae and Streblidae) in the Amazon, northern Brazil. **Acta Chiropterologica**, v. 22, n. 2, p. 403-416, 2020.

RAMALHO, D. F.; DINIZ, U. M.; AGUIAR, L. M. S. Anthropization affects the assembly of bat-bat fly interaction networks. **Frontiers in Environmental Science**, v. 9, p. 752412, 2021.

RIBAS, M. R.; BATISTA, S. C.; ARANHA, J. MR. Occurrence and infestation rates of Streblidae (Diptera, Hippoboscoidea) on bats (Mammalia, Chiroptera) in a semideciduous seasonal forest fragment in western Paraná, Brazil. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 110, 2020.

RIOS, G. F. P; SÁ-NETO, R. J.; GRACIOLLI, G. Fauna de dípteros parasitas de morcegos em uma área de Caatinga do nordeste do Brasil. **Chiroptera Neotropical**, v. 14, n. 1, p. 339-345, 2008.

SANTOS, C. L. C et al. Moscas ectoparasitas (Diptera: Streblidae) de morcegos (Mammalia: Chiroptera) do município de São Luís, MA: taxas de infestação e associações parasito-hospedeiro. **Neotropical Entomology**, v. 38, p. 595-601, 2009.

SANTOS, C. L. C. et al. Parasitism of ectoparasitic flies on bats in the northern Brazilian cerrado. **Acta Parasitologica**, v. 58, n. 2, p. 207-214, 2013.

SANTOS, F. G. S. Ectoparasitismo em uma assembleia de morcegos em um fragmento florestal no estado do Acre, Brasil. **Acta Veterinaria Brasilica**, v. 6, n. 3, p. 211-218, 2012.

SOARES, F. A. M. et al. Bat flies (Diptera: Streblidae) ectoparasites of bats at an Atlantic Rainforest site in northeastern Brazil. **Biota Neotropica**, v. 13, p. 242-246, 2013.

SOARES, F. A. M. et al. Bat (Mammalia: Chiroptera) diversity in an area of mangrove forest in southern Pernambuco, Brazil, with a new species record and notes on ectoparasites (Diptera: Streblidae). **Papéis Avulsos de Zoologia**, v. 56, p. 63-68, 2016.

SOARES, F. A. M. et al. Ectoparasitic bat flies (Diptera, Streblidae) of bats (Chiroptera, Mammalia) from Mata do Junco Wildlife Refuge, Sergipe, Northeastern Brazil. **Oecologia Australis**, v. 21, n. 4, 2017.

TARQUINO-CARBONELL, A. P. et al. Ectoparasites associated with bats in northeastern Tolima, Colombia. **Mastozoología neotropical**, v. 22, n. 2, p. 349-358, 2015.

TEIXEIRA, A. L. M.; FERREIRA, R. L. Fauna de dipteros parasitas (Diptera: Streblidae) e taxas de infestação em morcegos presentes em cavidades artificiais em Minas Gerais. **Chiroptera Neotropical**, v. 16, n. 2, p. 748-754, 2010.

TORRES, J. M. et al. Moscas ectoparasitas (Diptera, Streblidae) de morcegos (Mammalia, Chiroptera) em um remanescente periurbano de Cerrado: composição da comunidade, prevalência, intensidade de infestação e especificidade. **Iheringia. Série Zoologia**, v. 109, 2019.

URBIETA, G. L.; GRACIOLLI, G.; VIZENTIN-BUGONI, J.. Modularity and specialization in bat-fly interaction networks are remarkably consistent across patches within urbanized landscapes and spatial scales. **Current zoology**, v. 67, n. 4, p. 403-410, 2021.

VASCONCELOS, P. F.; FALCÃO, L. A. D.; GRACIOLLI, G.; BORGES, M. A. Z. Parasite-host interactions of bat flies (Diptera: Hippoboscoidea) in Brazilian tropical dry forests. **Parasitology Research**, v. 115, p. 367-377, 2016.