

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA DE  
AMBIENTES AQUÁTICOS CONTINENTAIS

CAROLINA COSTA PERA

**A densidade energética como medida em peixes parasitados sob a luz da  
Teoria da Rainha Vermelha**

Maringá  
2014

CAROLINA COSTA PERA

**A densidade energética como medida em peixes parasitados sob a luz da  
Teoria da Rainha Vermelha**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais.  
Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito  
Coorientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Maringá  
2014

"Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)"  
(Biblioteca Setorial - UEM. Nupélia, Maringá-PR, Brasil)

P426d

Pera, Carolina Costa, 1980-

A densidade energética como medida em peixes parasitados sob a luz da Teoria da Rainha Vermelha / Carolina Costa Pera. -- Maringá, 2014.  
29 f. : il. (algumas color.).

Dissertação (mestrado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--  
Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2014.

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito.

Coorientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.

1. Ecologia energética - Peixes de água doce - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Ecologia energética - Coevolução - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Rainha Vermelha, Teoria da. 4. Peixes parasitados de água doce - Diversidade energética. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.1309816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

CAROLINA COSTA PERA

**A densidade energética como medida em peixes parasitados sob a luz da  
Teoria da Rainha Vermelha**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Evanilde Benedito  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Fabio Hideki Yamada  
Universidade Estadual Paulista Julio de Mesquita Filho (Unesp), *campus* de Botucatu

Prof. Dr. Luciano Lazzarini Wolff  
Universidade Estadual do Oeste do Paraná (Unioeste)

Aprovada em: 05 de agosto de 2014.

Local de defesa: Anfiteatro Prof. “Keshiyu Nakatani”, Nupélia, Bloco G-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

Quando uma fase da vida chega ao fim, antes da comemoração, é de fundamental importância recordar as etapas e as pessoas que participaram de todos os processos. Faço deste espaço então, **o exercício da gratidão escrita**.

De maneira geral, quero agradecer a todos que me ajudaram na realização deste trabalho, mas principalmente, aqueles que não atrapalharam.

É com imensa alegria que agradeço a todo o corpo docente e técnico do **PEA**, que antes de me dar a faca e o queijo, me provocaram a fome e o desejo de contribuir para a manutenção da ética, filosofia e vitalidade em perseverar na construção do conhecimento acerca da maravilhosa Ecologia Aquática.

À CAPES pela bolsa concedida e pelo financiamento do projeto de pesquisa.

À **Salete e ao João** que já tinham a resposta antes da minha pergunta! Agradeço toda gentileza e alegria com que sempre me trataram, muito obrigada!

Ao meu pai **Heriberto**, que em minha infância incentivou e me inspirou questionamentos sobre todos os assuntos, fazendo com que já adulta, entendesse a necessidade de preservar e defender minhas peculiaridades, única maneira de caminhar digna e alegremente durante toda a jornada.

À memória da minha avó **Terezinha**, que primeiro me ensinou o prazer do ofício bem feito, a necessidade da libertação e a importância do saber nas atividades mais cotidianas e elementares da vida.

À **Maria Cecilia Picinato**, a Tity, que desde a primeira infância, de forma lúdica e leve, percorrendo as estradas do Brasil, plantou no meu coração a sementinha da aventura que é a Biologia. Pra mim, você é o gatilho que só dispara generosidade e gratidão.

Às minhas irmãs **Camila e Emilia**, agradeço as inúmeras vezes que vocês me enxergaram melhor do que sou. Pela capacidade de me olhar devagar, já que nessa vida nasci com a tendência de me olhar rápido demais, vocês chegam sempre com a paz do equilíbrio e calor do afeto desmedido.

Ao time de deusas **Guará, Roberta Stubs, Gabriela, Klizilla, Godô, Anna Carolina Esmeralda, Rafaela, Luana Pedron, Didica, Gabão e Thulau** que não veem limites para a nossa amizade. Sabemos que são encontros de outro lugar, de outros tempos e, por isso mesmo, não tememos a distância e seja lá o rumo que as vidas tomem. Estamos seguras. Somos pra sempre.

À minha família Negrão, especialmente a **Adriana**. Minha querida amiga Adriana, que não me perde de vista, não arreda o pé, me cuida e não mede esforços para me ver bem e seguir em frente. Esse trabalho não poderia ser concluído sem a sua amizade e sua bicicleta.

Ao laboratório de Ecologia Energética, especialmente à **Vivian Cionek, Larissa, Bruno e Gi**, companheiros do cotidiano sempre apostos e de braços abertos para os problemas e para a amizade.

Ao laboratório de Ictioparasitologia, especialmente ao professor **Takemoto** pelo auxílio nos momentos de grande dificuldade e valiosas sugestões.

À **Juliana**, que mais do que ligeiro, se prontificou em me ajudar com as análises estatísticas e as interpretações dos resultados. Eu não esquecerei.

À minha chefe, professora, orientadora e amiga **Evanilde Benedito**, o que dizer? Sou infinitamente grata ao universo por encontrar em você muito mais que uma orientadora de mestrado, vejo em você a personificação da alta frequência energética, alta eficiência associada a graciosidade. Certamente, muito mais que teoria, você me mostra possibilidades de existência que supera as expectativas mais elevadas. Prof.<sup>a</sup>, é isso que me movimenta, você me faz acreditar no impossível. Só

tem gratidão e amor aqui pra você. Obrigada por me acompanhar com paciência e alegria há mais de cinco anos.

E, agradeço fundamentalmente, a minha guerreira, essencial e amada **mãe**. Gratidão a gigantesca mulher que me criou, levantou de todos os tombos e me ensina como viver em estado de graça. Agradeço a minha mãe por me fazer acreditar que eu sou maior que todas as dificuldades. Toda a minha vida é em função do seu sorriso.

A todos vocês, e ao universo pela oportunidade, sou infinitamente grata.



“A liberdade do outro, estende a minha ao infinito.”

Bakunin

“Os animais do mundo existem para os seus próprios propósitos. Não foram feitos para os seres humanos, do mesmo modo que os negros não foram feitos para os brancos, nem as mulheres para os homens.”

Alice Walker

“Não sobrevive a espécie mais forte, mas a que se adapta a mudanças”

Charles Darwin



## **A densidade energética como medida em peixes parasitados sob a luz da Teoria da Rainha Vermelha**

### **RESUMO**

O modo como a energia é otimizada nas diferentes demandas entre os períodos vitais dos organismos, tem profundo efeito sobre sua forma e função. Como proposto pela Teoria da Rainha Vermelha, o controle e distribuição dessa energia, fomentada pelo ambiente, é consequência do sucesso das populações em suas relações bióticas antagônicas. Esta análise é pioneira em avaliar a rota da densidade energética em peixes parasitados e não parasitados de duas lagoas isoladas da planície de inundação do Alto Rio Paraná em épocas de chuvas em três anos consecutivos. Foram avaliados por meio de uma anova hierárquica se houve diferenças significativas no conteúdo energético dos músculos e gônadas. Quanto a variabilidade entre locais, foi realizada a correlação de Spearman, uma análise não paramétrica. Apesar da alta prevalência parasitária, os tecidos apresentaram diferenças significativas somente entre os locais de amostragens, o efeito do parasitismo não se sustentou quando as análises foram realizadas para cada lagoa, evidenciando a heterogeneidade ambiental da planície de inundação do Alto rio Paraná. Conclui-se que as influências ambientais foram determinantes nas diferenças significativas na densidade energética de músculos e gônadas com mais eficácia que o parasitismo. Incentiva-se a continuidade da integração entre Ecologia Energética e o Parasitismo com vistas aos processos de coevolução rápida, afim de incrementar o conhecimento acerca do colapso e sucesso das populações naturais.

**Palavras-chave:** Ecologia energética. Parasitismo. Coevolução. Ecologia de populações. Rainha Vermelha.

## **The energy density as measured in infected by the light of the Theory of the Red Queen**

### ***ABSTRACT***

The way energy is optimized in different demands among vital periods of organisms has deep effects on its function. As posited in Red Queen Theory, the energy control and distribution, provided by the environment, is due to the population's success in its opposite biotic relations. This work is original for assessing the route of the energetic density in affected and unaffected fishes in two lakes isolated from the Upper Paraná River floodplain plains in rainy seasons during three year consecutively. The investigation analyzed, throughout anova hierarchical, if there were expressive differences in the energetic content of muscles and gonads; the analysis of dissimilarities among places was conducted using Spearman correlation, a non-parametric method. Despite the high parasite prevalence, there were differences in organs only in sampling locations. The parasitism effect was not noticed when the analysis were made in each lake separately, which demonstrates environmental heterogeneity of the upper Paraná River flooding plains. It can be concluded that the environmental influences were determining for the relevant differences among energetic density of muscles and gonads being more effective than parasitism. The permanence of Energetic Ecology and Parasitism relation is encouraged concerning the fast coevolution, in order to improve the knowledge about natural population's failure and success.

***Keywords:*** Energetic ecology. Parasitism. Coevolution. Ecology of populations. Red Queen.

Dissertação elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Ecology & Evolution*. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/journal/10.1002/%28ISSN%292045-7758>>

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>11</b>
<b>2 METODOLOGIA</b>	<b>13</b>
2.1 ÁREA DE ESTUDOS.....	13
2.2 AMOSTRAGEM.....	16
<b>3 ANÁLISE DOS DADOS.....</b>	<b>18</b>
<b>4 RESULTADOS.....</b>	<b>19</b>
<b>5 DISCUSSÃO.....</b>	<b>22</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>25</b>

## 1 INTRODUÇÃO

O conhecimento acerca das flutuações das populações naturais em decorrência da pressão de seleção como a predação por parasitismo, pode auxiliar na visualização de um padrão espaço-temporal (Blanquart & Gandon, 2013). Este fato, associado ao conhecimento do controle energético entre predadores e presas reduz a dificuldade no monitoramento do conjunto de respostas adaptativas, que, em última instância, são responsáveis pela continuidade das espécies. Van Valen (1973) ao formular a Teoria da Rainha Vermelha (TRV), observou o período de extinção médio em aproximadamente 50 grupos taxonômicos de organismos: protistas, plantas e animais existentes e extintos. Seus resultados mostraram que as interações bióticas hospedeiro-parasitas, associadas as alterações ambientais, funcionam como agentes de forças da Seleção Natural, e por ser profundamente Darwinista (Hoffman, 1991), segue de modo que as características mais vantajosas tendem a tornarem-se mais frequentes ao longo do tempo por meio da reprodução sexual.

A TRV surge então, com a proposta de testar aspectos da seleção natural na coevolução rápida entre os organismos, possibilitada não por aspectos ambientais lentos, mas por respostas rápidas que podem causar variações abruptas no *fitness* das populações (Dercole *et al.*, 2006). Essa resposta é o resultado das interações bióticas implícitas as flutuações das densidades de presas e predadores em diferentes escalas de tempo, ou seja, alterações ambientais lentas e as flutuações bióticas rápidas, registradas através da manutenção evolutiva mutua da reprodução sexuada de populações antagônicas (Killick *et. al.*, 2006), em distintos níveis de organização.

Com base em informações fósseis de grupos zoológicos extintos, a TRV afirma que o efetivo ambiental, ou seja, os recursos disponíveis se deterioram para qualquer grupo de organismos a uma taxa constante e, embora, possam existir algumas possíveis exceções, as taxas de extinção são similares em diferentes categorias taxonômicas. Van Valen (1973) constatou que a sobrevivência dos grupos varia com o tamanho da área habitada, então, o *fitness* momentâneo de uma espécie resume-se na eficiência do controle de recursos e em seu sucesso reprodutivo (Hoffman, 1991). Na interação parasita-hospedeiro, para testar a TRV é necessário haver especificidade genética (Auld *et al.*, 2012), ou seja, a infecção depende da combinação genotípica entre hospedeiro e parasita. Neste sentido, o efeito sobre a estrutura da assembleia de peixes e sua fauna parasitária, associada as flutuações sazonais que o pulso de

inundação exerce em regiões de planície alagável (Lowe-McConnell, 1999; Takemoto *et al.*, 2009), torna mais complexa a dinâmica energética populacional, quando esta precisa ser avaliada genuinamente.

Em termos simples, energia é definida como capacidade de realizar trabalho (Odum, 1988), e graças ao desenvolvimento de técnicas como radioisótopos, calorimetria, isótopos estáveis, computação e matemática aplicada, os ecólogos puderam rastrear e medir a dinâmica energética nos sistemas (Dourado & Benedito-Cecilio, 2005). A energia obtida oriunda da alimentação é utilizada e armazenada de maneira variada ao longo dos períodos da vida dos peixes (Abelha *et al.*, 2001) alterando a rota energética que obedece as leis da termodinâmica em procedimentos laboratoriais ou em diferentes níveis de organização biológica na natureza, desde organismos unicelulares alcançando complexos processos ecossistêmicos.

O modo como essa energia é otimizada entre as diferentes demandas do organismo tem um profundo efeito sobre sua forma, vital, e ainda, o controle e distribuição da energia disponível é dependente das relações bióticas (Liow *et al.*, 2011). Então, as consequências dessa dinâmica refletem nas estratégias e no ciclo de vida das comunidades aquáticas locais (Vazzoler, 1996).

Portanto, os fatores que influenciam a densidade energética dos organismos podem ser de origem biológica ou ambiental. Dentre as variáveis bióticas estão o sexo, estágio de desenvolvimento gonadal, atividade reprodutiva, idade, tamanho, competição, predação, entre outras (Dourado & Benedito-Cecilio 2005). Já a disponibilidade de recurso alimentar, o pH, o oxigênio dissolvido, a salinidade, a temperatura e a velocidade da corrente da água são fatores ambientais que podem afetar a densidade energética das comunidades aquáticas (Pothoven *et al.*, 2006).

É neste sentido que o presente trabalho objetiva associar a ecologia energética e a ictioparasitologia utilizando a densidade energética de tecidos reprodutivo e somático, gônadas e músculos, respectivamente. Utilizando-os como ferramenta de sinalização para compreender uma possível estratégia das populações naturais prevista pela Teoria da Rainha Vermelha.

Para tanto, optou-se por um Trematoda digenético (*Microrchis oligovitellum* Lunaschi, 1987) com relativa facilidade de identificação por apresentar comprimento corpóreo acima de 6 mm. Segundo Takemoto (2009), o intestino é o principal sitio de infecção em peixes da

bacia do Alto Rio Paraná, compreendendo 127 espécies de parasitas. Fernandes e Kohn (2001) examinaram 51 das 145 espécies de peixes do Rio Paraná e observaram infecção por esse digenético somente em *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriforme, Auchenipteridae), peixe conhecido popularmente como cangati e abundante na sub-bacia rio Paraná após a formação do reservatório de Itaipu em 1982 (Medeiros, *et al.*, 2003). No entanto, há registros da ocupação desta espécie de peixe nas bacias dos rios Amazonas, Orinoco, do Prata e São Francisco (Britski, 1972).

O cangati possui dieta flexível sendo considerado omnívoro por alimentar-se de frutos, sementes e invertebrados terrestres em locais florestados e ricos em material autóctone (larvas de insetos e insetos aquáticos, invertebrados aquáticos e peixes). Trata-se de uma espécie importante para a ciclagem de matéria e energia, independente do local em que habita (Claro-Jr *et al.*, 2004). Estudos sobre a estrutura populacional, biologia reprodutiva e dieta desta espécie foram desenvolvidos (Borges *et al.*, 1999; Medeiros *et al.*, 2003; Peretti & Andrian, 2004), entretanto, a dinâmica energética ainda não é conhecida.

Os resultados obtidos por Morran (2011) mostram que um nematoide de vida livre potencializa sua taxa reprodutiva quanto maior o grau de contágio avaliado. Ou seja, houve maior investimento energético em atividade e tecido reprodutivo em detrimento de crescimento do crescimento somático. Sendo assim, a hipótese do trabalho é de que as gônadas de peixes parasitados possuem maior conteúdo energético do que peixes não parasitados, pois estes destinarão energia para os músculos podendo apresentar-se maiores e mais competitivos.

## **2 METODOLOGIA**

### **2.1 ÁREA DE ESTUDO**

A bacia hidrográfica do rio Paraná é a maior da América do Sul em comprimento e área de drenagem (Neiff, 1995). No trecho superior, está localizada a planície inundável do Alto Rio Paraná (22° 40' – 22° 50'S; 53°10' – 53°40'O) (Carvalho *et al.* 2001) formada por rios, canais secundários, ressacos, lagoas temporárias e permanentes (Agostinho *et al.*, 2004) e ocupa em território brasileiro uma área de aproximadamente 802.150 km<sup>2</sup> (Souza-Filho & Stevaux, 1997).

O presente estudo está vinculado ao “Programa de Pesquisas Ecológicas de Longa Duração” (PELD – sitio 6) e material biológico foi coletado em duas lagoas isoladas, durante os meses de chuvas em três anos consecutivos (Dezembro de 2012, Março de 2013 e Fevereiro de 2014). O período chuvas corresponde aquele que melhor representa a entrada de material alóctone, oriundo de área alagada adjacente, para o fluxo de energia em teias alimentares de planícies de inundação (Pereira & Benedito 2006; Lopes *et al.*, 2008) (Figura 1) e inclui o período reprodutivo do cangati: de outubro a março (Graça & Pavanelli, 2007). Foram amostradas as lagoas isoladas, Ventura e Fechada, por representarem ambientes sem conectividade com o canal principal, e portanto, menor variabilidade dos fatores abióticos.

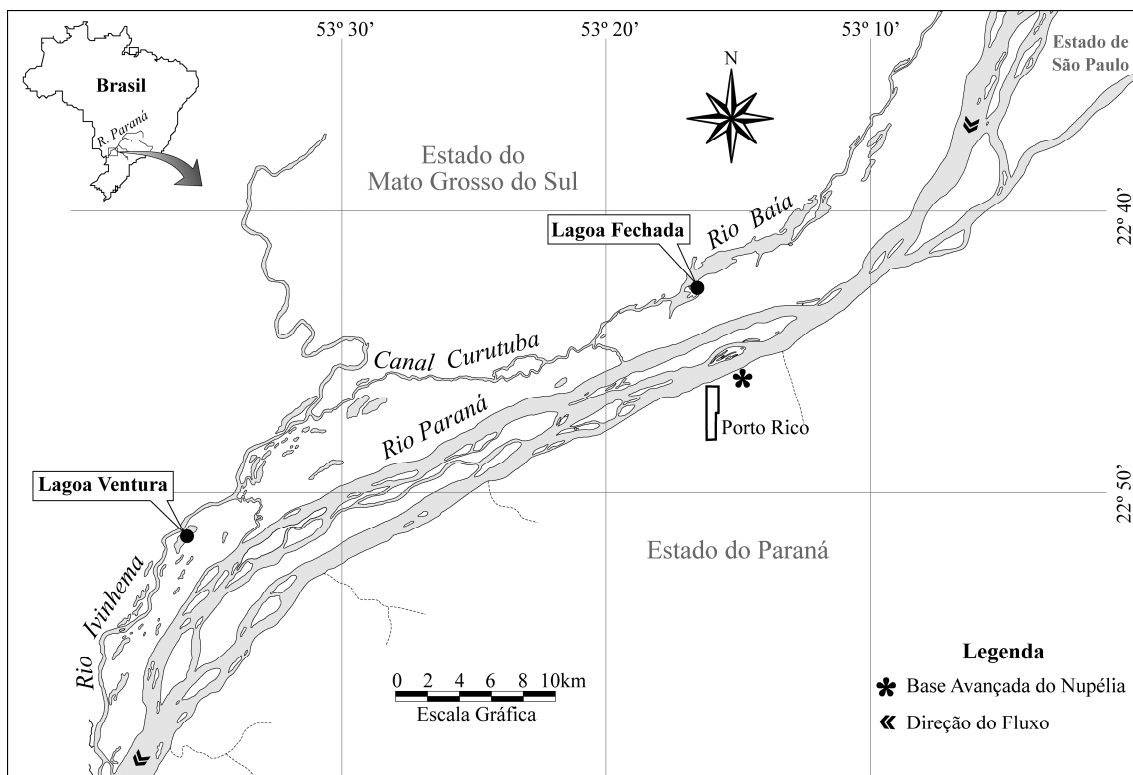


Figura 1: Localização da lagoa Ventura e lagoa Fechada e os subsistemas do rio Ivinhema e rio Baía, a que pertencem, respectivamente.

### Lagoa Ventura (22°51' 23.7"S; 53°36' 1.02"O)

Está localizada do lado esquerdo do baixo rio Ivinhema e é considerada imperturbável exibindo complexo ciclo hidrosedimentológico (Bovo-Scomparin & Train, 2008). A comunidade de algas perifíticas do sub-sistema do rio Ivinhema apresenta predominância das formas unicelulares, seguido das filamentosas e colonial (Oliveira, 2013). Nos terrenos



úmidos e encharcados as margens da lagoa encontra-se uma vegetação ripária representada por *Panicum* sp, *Paspalum repens*, *Sagittaria montevidensis*, *Pontederia cordata*, *Ludwigia* spp, *Eleocharis elegans*, *Eleocharis* spp, *Senna pendula* var. *padicula*, *Hibiscus* sp, *Mimosa pigra*, *Aeschynomene montevidensis*, *Pfaffia iresinoides*, além de outras gramíneas e ciperáceas (Campos *et al.*, 2000). Essa formação vegetal é estendida aos estados do Mato Grosso do Sul e São Paulo, logo, também caracteriza a vegetação ripária da lagoa Fechada do subsistema Baía (Souza *et al.*, 2004).

### **Lagoa Fechada (22°42'37.92"S; 53°16'33.06"O)**

Lagoa alongada, com profundidade média de 2,46m, 624,4m de comprimento, perímetro de 1.375,9m e área de 7,5ha. Distancia-se do rio Baía por 100m, não apresentando conexão direta com o mesmo (Teixeira *et al.*, 2008). No que se refere as macrófitas aquáticas, a lagoa Fechada é a única que possui um banco de macrófitas, além de vegetação de pastagem em suas margens (Joko *et al.*, 2008) o que pode explicar a maior riqueza de espécies em comparação a lagoa Ventura. As margens consistem em poucas árvores (1%) e elevada abundância de macrófitas (Lopes *et al.*, 2008). As classes que mais contribuíram para o volume fitoplanctônico são Cyanobacteria e Bacillariophyceae (Bortolini, 2014). A biomassa perifítica do subsistema do rio Baía foi avaliada em torno de 55% de origem inorgânica e alta biomassa fotossintética de clorofila A (Silva *et al.*, 2004). Rodrigues *et al.* (2004) observou que há dominância de Bacillariophyceae e Cianobacterias em lagoas isoladas da planície de inundação do rio Paraná.

Tabela 1. Composição das espécies de macrófitas aquáticas de lagoas isoladas no alto rio Paraná. FB = Formas Biológicas; Em = emergente; Fl = flutuante-livre; Ff = flutuante-fixa; Sl = submersa-livre; An = anfíbia; Ep = epífita.

Espécies/Lagoas	FB	Lagoa Ventura	Lagoa Fechada
<i>Cyperus</i> sp	Em		X
<i>Echinochloa polystachya</i>	Em	X	
<i>Eichhornia azurea</i>	Ff	X	X
<i>Eichhornia crassipes</i>	Fl	X	X
<i>Eleocharis</i> sp	Em	X	X
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i>	Ff		X
<i>Limnobium laevigatum</i>	Ff		X
<i>Ludwigia leptocarpa</i>	Em	X	
<i>Nymphaea amazonum</i>	Ff	X	X
<i>Oxycaryum cubense</i>	Ep	X	X
<i>Polygonum acuminatum</i>	Em	X	X
<i>Polygonum ferrugineum</i>	Em	X	X
<i>Polygonum hydropiperoides</i>	Em	X	X
<i>Polygonum meissnerianum</i>	Em	X	X
<i>Polygonum punctatum</i>	Em	X	X
<i>Polygonum stellingorum</i>	Em		X
<i>Rhynchospora corymbosa</i>	An		X
<i>Salvinia auriculata</i>	Fl	X	X
<i>Utricularia foliosa</i>	Sl	X	X

Fonte: F.A.Ferreira, 2011 (Tese de Doutorado: O papel da conectividade e da flora local na composição do banco de diásporos de ambientes aquáticos da planície de inundação do alto rio Paraná. Unpublished)

## 2.2 AMOSTRAGEM

Os exemplares adultos de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae) (Figura 2A) foram capturados com redes de espera com diferentes malhagens (2,4 a 8 cm, entrenós adjacentes), expostas por 24h e revistadas em intervalos de 8h. Os peixes foram anestesiados em solução de benzocaína e obtidas as seguintes biometrias em campo por indivíduo: comprimento padrão (cm), peso (gramas), estágio de maturação

gonadal e sexo. Considerou-se como indivíduos adultos as fêmeas acima de 10 cm e machos acima de 11,3 cm, comprimento no qual ocorre a primeira maturação gônadal (Graça & Pavanelli, 2007). Os estádios de maturação gonadal foram identificados macroscopicamente seguindo os critérios estabelecidos por Vazzoler (1996) e adaptado por Brown-Peterson *et al.* (2011) a fim de agrupar e reduzir para duas as fases de reprodução: Apto a desova e Em desenvolvimento. Em seguida, foram transportados para o Laboratório de Ecologia Energética na Universidade Estadual de Maringá para extração de amostra de músculos, (aproximadamente 2 cm<sup>2</sup>) da região entre a nadadeira dorsal e a caudal, e das gônadas.

Foi realizada a investigação do conteúdo intestinal de cada indivíduo, com o intuito de contabilizar os parasitas. A amostra total de peixes foi dividida em dois grupos: peixes parasitados e peixes não parasitados.

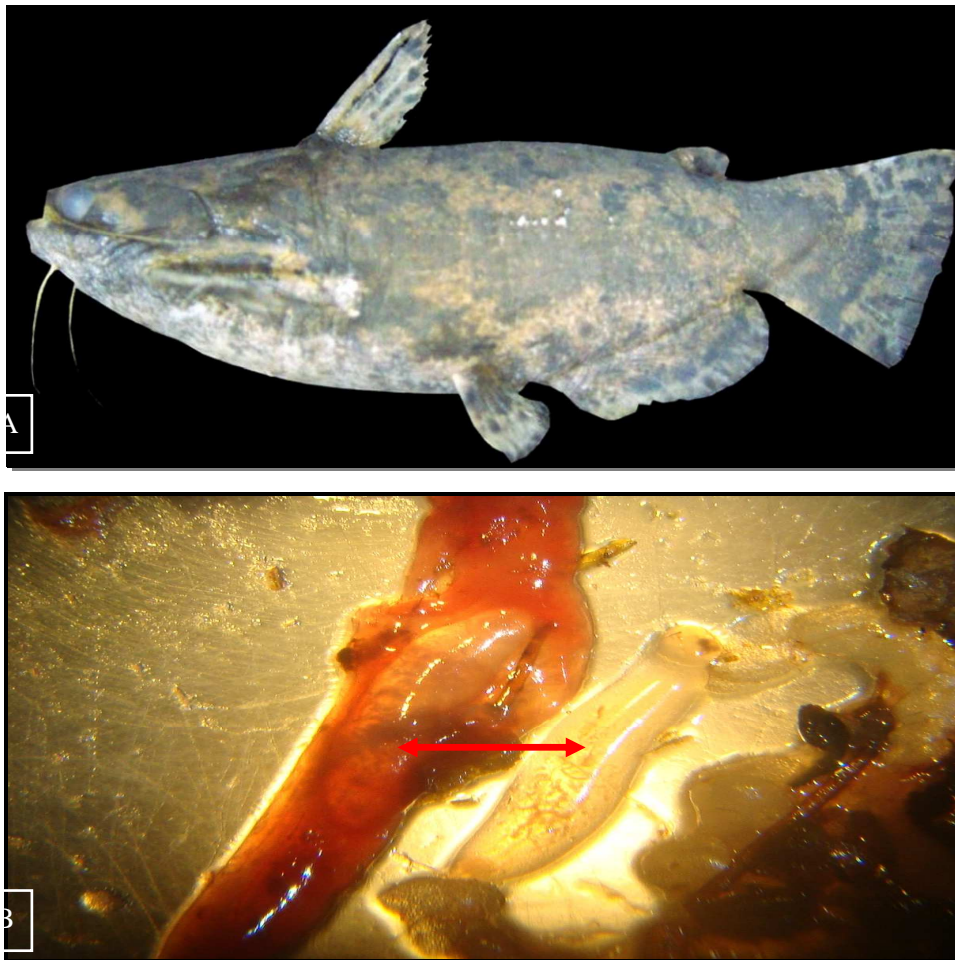


Figura 2. (A) Exemplar de *Parauchenipterus galeatus* (cangati). Comprimento Padrão: 160 mm. Fonte: Graça & Pavanelli, 2007. (B) As setas indicam a presença de dois exemplares de *Microrchis oligovitellum*

Todos os tecidos extraídos (músculos e gônadas) foram armazenados em envelopes de alumínio e etiquetados contendo o número da amostra, tecido, sexo do peixe, e agrupados em “parasitado” e “não parasitado”. As amostras foram mantidas sob congelamento, e posteriormente, foram secas em estufa de ventilação forçada (50°C por 48hs). Após secagem, os músculos e gônadas foram macerados em moinho de esferas até obtenção de um pó fino e homogêneo. Com intuito de garantir a confiabilidade dos resultados, amostras de músculos e gônadas que atingiram peso igual ou superior a 0,5g tiveram sua densidade energética (MJ/kg) determinada em bombas calorimétricas (modelo Parr® 1261 e 6100).

Os parâmetros limnológicos utilizados neste trabalho (Nitrogênio total, Turbidez, Temperatura, Condutividade, pH e Oxigênio dissolvido) foram obtidos pelo laboratório de limnologia básica que integra o programa de Pesquisa Ecológica de Longa Duração/Conselho Nacional de Pesquisa (PELD/CNPq), desenvolvido pelo Núcleo de Pesquisa em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (NUPÉLIA) da Universidade Estadual de Maringá (UEM), na planície de inundação do Alto Rio Paraná (sítio 6).

### 3 ANÁLISE DOS DADOS

A prevalência parasitária é um descritor quantitativo que estima o número de hospedeiros parasitados, por uma espécie particular de parasita, dividido pela amostra total de hospedeiros avaliados (Bush *et al.*, 1997). Ele foi utilizado como uma medida de grau de contágio em cangatis por *M. oligovitellum* em cada local.

O teste de hipótese foi realizado no *software Statistica* (Statsoft, 2007) por meio de uma análise de variância hierárquica para cada variável independente relacionada com a densidade energética, considerada como variável resposta. Além disso, Os dados de energia foram log transformados e atenderam aos pressupostos de normalidade e homocedasticidade, testados previamente a aplicação da análise de variância. Como variáveis independentes foram utilizadas as lagoas, as densidades energéticas do sexo em grupos parasitados e não parasitados.

Afim de identificar quais variáveis ambientais correlacionam com a densidade energética de músculos e gônadas, os grupos parasitados e não parasitados foram agrupados e uma análise de correlação não-paramétrica de Spearman (Zar, 2010) foi realizada, uma vez que o pressuposto linearidade não foi atingido. Para cada lagoa, os fatores correlacionados

foram: Temperatura (Temp), Oxigênio Dissolvido (OD), pH, Condutividade (Cond), Turbidez (Turb) e Nitrogênio Total (NT).

#### 4 RESULTADOS

Foram analisados 186 indivíduos adultos, cujo comprimento padrão variou de 11,0 a 18,0 cm e o peso de 25,1 a 149,4 g (Tabela 2).

Tabela 2. Número de exemplares amostrados de *Parauchenipterus galeatus* (N), Cp = amplitude de comprimento padrão em centímetros e P = amplitude de peso em gramas por lagoa.

Espécie	Local	N	Cp	P
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Lagoa Ventura	78	11,7 – 17,5	25,1 – 149,4
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Lagoa Fechada	108	11,0 – 18,0	39,5 – 144,3
Total		186	11,0 – 18,0	25,1 – 149,4

Para esse espaço amostral, a prevalência parasitária por *M. oligovitellum* foi de 30% para a lagoa Ventura e 44% e para lagoa Fechada.

Constatou-se diferenças significativas na densidade energética muscular entre as duas lagoas amostradas ( $F_{1,182} = 4,19$ ;  $p = 0,04$ ) (Figura 3A). No entanto, não foi observada diferença significativa de densidade energética média entre os grupos parasitados e não parasitados pertencentes a cada lagoa (Figura 3B).

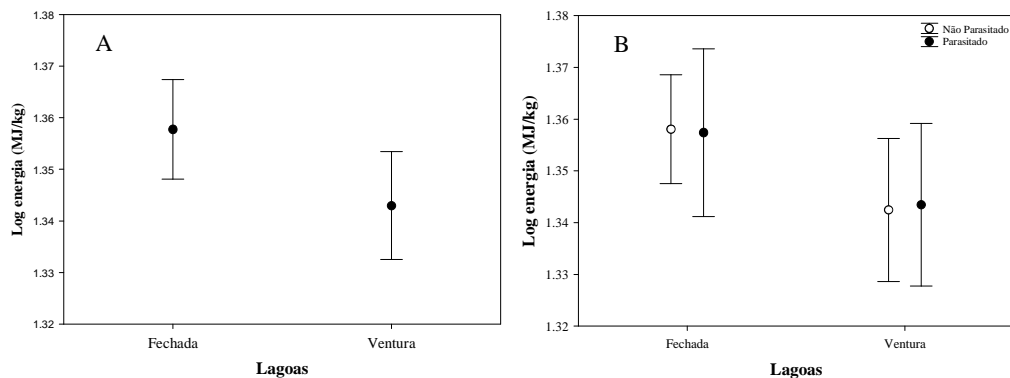


Figura 3. A densidade energética dos músculos de *P.galeatus* entre lagoas (A). Efeito na densidade energética muscular de peixes parasitados e não parasitados em cada lagoa (B). As barras verticais indicam o erro padrão da média.

O mesmo ocorreu com as análises referentes as gônadas. Também apresentaram diferenças significativas entre as lagoas amostradas ( $F_{1,95} = 12,4$ ;  $p < 0,05$ ) (Figura 4A) (Tabela 3) e não se mantiveram quando o parasitismo foi avaliado dentro das lagoas e por sexo (Figuras 4B e 4C) (Tabela 3).

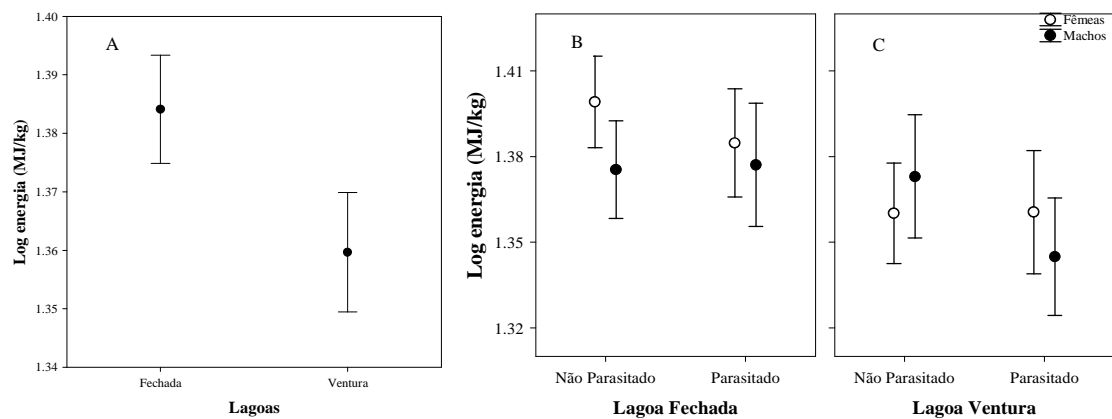


Figura 4. A densidade energética média de gônadas entre lagoas (A). Ausência de efeito na densidade energética nas gônadas entre os sexos de peixes parasitados e não parasitados para fêmeas e machos na lagoa Fechada (B) e na lagoa Ventura (C). As barras verticais indicam o erro padrão da média.

Tabela 3. Análise de variância hierárquico dos valores de densidade energética de gônadas e músculos considerando as lagoas, o parasitismo e o sexo do hospedeiro. (●) = Diferença significativa.

Tecido	Efeito	SS	DF	MS	F	p
Músculo	Lagoas	0,009	1	0,009	4,195	0,042●
Músculo	Lagoas*Parasitismo	0000	2	0000	0,007	0,993
Gônada	Lagoa	0,15	1	0,15	12,41	0,001●
Gônada	Lagoa*Parasitismo	0,003	2	0,001	1,14	0,324
Gônada	Lagoa*Parasitismo*Sexo	0,007	4	0,002	1,56	0,191

A despeito das amostragens terem sido realizadas sempre no período de chuvas e em lagoas isoladas, constatou-se variabilidade entre os meses de coleta e locais de amostragem (Tabela 4):

Tabela 4: Amplitude dos valores (mínimo e máximo) observados nos fatores ambientais por local de coleta:

Fatores ambientais (min - max)						
Local	Temp (°C)	OD (% sat)	pH	Cond (µs/cm)	Turb. (NTU)	NT (µg/L)
Lagoa Ventura	27 - 32,2	36,3 - 84,8	6,9 - 7,2	32,8 - 36,9	86,2 - 99,9	706 - 1005
Lagoa Fechada	27,5 - 32,7	63,9 - 93,1	6,1 - 6,8	18,4 - 21,2	21 - 37,7	806 - 1406

A densidade energética das gônadas de peixes parasitados e não parasitados coletados na lagoa Ventura correlacionaram-se negativamente com o oxigênio dissolvido e nitrogênio total e positivamente com o pH, ao contrário das gônadas dos peixes amostradas na lagoa Fechada que não apresentaram correlação da densidade energética com os fatores ambientais. Já a densidade energética dos músculos teve correlações com os fatores ambientais em ambas as lagoas (Tabela 5).

Por lagoa, diferentes fatores ambientais afetaram a densidade energética de músculos e gônadas de maneira distinta. A correlação de Spearman identificou que na lagoa Fechada, os fatores abióticos não afetaram a densidade energética das gônadas, no entanto, para a lagoa Ventura, o conteúdo energético das gônadas apresentou forte correlação positiva com oxigênio dissolvido e pH, e forte correlação negativa com nitrogênio total. Para o conteúdo energético dos músculos na lagoa Fechada houve correlação positiva com oxigênio dissolvido e negativa com a condutividade. Na lagoa Ventura, as correlações positivas associadas a densidade energética dos músculos foi com oxigênio dissolvido e nitrogênio total, e negativa com o pH.

Tabela 5. Valores da correlação de Spearman ( $p$ =nível de significância de 95%) entre as variáveis ambientais (Temp (°C); Oxigênio dissolvido (% sat); pH; Cond ( $\mu\text{s}/\text{cm}$ ); Turb (NTU); Nitrogênio total ( $\mu\text{g}/\text{L}$ )) e a densidade energética (MJ/kg) dos músculos e gônadas de *P. galeatus*:

Local	Tecidos	Fator Ambiental					
		Temp (°C)	OD (% sat)	pH	Cond ( $\mu\text{s}/\text{cm}$ )	Turb. (NTU)	NT ( $\mu\text{g}/\text{L}$ )
Lagoa Ventura	Gônadas	-0,18	-0,79	0,78	-0,17	0,17	-0,77
	Músculos	-0,12	0,39	-0,39	-0,12	0,12	0,23
Lagoa Fechada	Gônadas	-0,21	-0,19	0,02	0,19	-0,21	-0,21
	Músculos	0,18	0,36	-0,16	-0,36	0,18	0,17

## 5 DISCUSSÃO

Os parasitas não são fundamentalmente diferentes de outro organismo vivo, mas frequentemente, possuem ciclos de vida complexo, portanto, a descrição quantitativa pode escapar aos limites da estatística usual e adotar medidas específicas, que priorizem o efeito biológico e não matemático da amostra (Bush *et al.*, 1997; Rozsa *et al.*, 2000), então, a prevalência é um adequado método estatístico para comparação entre amostras. A diferença entre os fatores abióticos observadas entre lagoas demonstra que as populações antagônicas escolhidas podem fomentar informações sobre a sinalização energética de grupos parasitados e não parasitados em um espaço amostral relativamente reduzido de hospedeiros capturados, e ainda, demonstra que apesar de ambas as lagoas serem isoladas, pode ocorrer diferentes processos que alteram as taxas de infecção parasitária significativamente.

Parasitas invariavelmente demonstram tempos entre gerações mais curtos que seus hospedeiros, permitindo uma taxa potencial rápida de mudança evolucionária (Ladle, 1992). Mouge (2012) nomeou essa estratégia de plasticidade fenotípica, fato que pode tornar alguns tipos de parasitas adaptados a hospedeiros produzidos sexuadamente, porém, com genótipo comum de resistência imunológica acarretando prejuízos reduzidos na integridade dos peixes, e também, efeito patológico sutil no reconhecimento da alocação energética. Um grande problema teórico que surge, parece ser o entendimento não do porque os organismos têm reprodução sexuada, mas qual é a frequência dessa atividade (Hurst & Peck, 1996).

Apesar da existência de uma variedade de estudos acerca da coevolução rápida, que afirmam com forte evidência empírica, que uma reduzida taxa de reprodução sexuada e recombinação já é capaz de criar e ampliar traços vantajosos na prole frente a mutações deletérias e epidemias parasitárias (Ladle, 1992; Hurst & Peck, 1996), não foi encontrada sinalização de alteração da rota na densidade energética nos tecidos sob influência do parasitismo.

A partir desse resultado, pode-se esperar que *M. oligovitellum* não afeta o crescimento somático e *P. galeatus*, nem promove alteração na atividade reprodutiva, permitindo que ele continue nutrido, com habilidade competitiva e fértil, mesmo sob infecção parasitária. Os biólogos têm aceito a perspectiva de que a maioria das espécies de parasitas são pouco patogênicas, pois, durante o longo tempo de coevolução e ajuste do *fitness*, os parasitas



desenvolveram a vantagem de sobreviver e se reproduzir mais eficientemente em seu hospedeiro, alcançando sucesso evolutivo (Mclennan & Brooks, 1991).

As mais de 20 teorias do sexo e hipóteses coevolucionárias desenvolvem-se em dois fatores principais: a seleção frequência-dependente e a existência da heterogeneidade ambiental no tempo e no espaço (Ladle, 1992; Schurko *et al.*, 2008). A TRV encaixa-se no primeiro fator quando descreve o parasitismo como a força de seleção frequência-dependente que favorece a manutenção do sexo, mesmo sob alto custo (*twofold*). E como a sinalização energética tecidual reflete perdas e ganhos em tempo real (Dourado & Benedito-Cecilio, 2005; Faria & Benedito, 2011), a escala de tempo para testes coevolucionários pode ser reduzida ao determinar a rota energética com e sem a presença de inimigos naturais (Thompson, 1998), pois estudos apontam que as maiores variações na densidade energética estão relacionadas à reprodução e a fase de vida dos organismos (Dourado & Benedito-Cecilio, 2005; Espínola *et al.*, 2012).

Além de fatores biológicos, as variáveis abióticas estão entre os responsáveis por variações na densidade energética (Dourado & Benedito-Cecilio, 2005; Espínola *et al.*, 2012). Optou-se por lagoas isoladas afim de reduzir o efeito da variabilidade ambiental (Agostinho *et al.*, 2004), no entanto, foi observado invariavelmente, valor energético superior na lagoa Fechada para ambos os grupos e tecidos. Este resultado pode refletir aspectos relacionados a estabilidade ambiental, que neste caso, mostrou-se específica de cada lagoa. Organismos que vivem longos períodos de tempo em ambientes sem alterações, como pode ser o caso das lagoas isoladas, refletem uma taxa de recombinação, via reprodução sexuada, reduzida (Hurst & Peck, 1996). Assim, parasitas podem produzir uma pressão de seleção que favoreça um constante *turnover* de genótipos para fomentar a “corrida armamentista evolucionária” com a população de hospedeiros, substituindo genótipos comuns por genótipos raros e vantajosos naquele momento, aumentando o *fitness* populacional. Neste caso, o efeito na densidade energética dos peixes foi correlacionado com a heterogeneidade ambiental específica de cada lagoa.

A densidade energética foi influenciada pelos valores pH e oxigênio dissolvido e, de acordo com Jackson *et al.* (2001), estas variáveis estão entre as variáveis químicas responsáveis pela estruturação das comunidades, uma vez que ambos tem efeito sobre o comportamento e a fisiologia dos peixes (Garcia *et al.*, 2010), interferindo no metabolismo

dos organismos (Jackson *et al.*, 2001). Já a condutividade elétrica da água, bem como o nitrogênio dissolvido está associada ao processo de decomposição da matéria orgânica (Esteves, 1998), recurso alimentar utilizado pelas espécies estudadas.

A planície de inundação do alto rio Paraná é um mosaico aquático, terrestre e de habitats de transição e, como consequência, a dinâmica das lagoas varia entre os sistemas e com as características limnológicas de cada local (Thomaz *et al.*, 2004). Apesar da lagoa Ventura possuir aproximadamente o dobro da área da lagoa Fechada, esta, possui maior complexidade estrutural de macrófitas e, segundo Pierre & Kovalenko (2014) isso pode refletir em maiores valores de abundância e atividade biogênica, corroborando com a elevada densidade energética observada para ambos os grupos e tecidos. O conteúdo energético das gônadas apresentou forte correlação positiva com o pH, que pode explicar a elevada fecundidade em épocas de chuvas (outubro a março) (Araújo & Garutti, 2002). Ao contrário, os fatores OD e NT foram relacionados negativamente com o conteúdo energético das gônadas. Estes parâmetros podem estar vinculados a um possível processo de eutrofização da lagoa, por receber nesta época do ano, elevada carga de matéria e energia de áreas alagadas adjacentes e, segundo Calheiros & Ferreira (1996), locais de alimentação raramente coincidem com locais de reprodução, que pode explicar também a inversa relação encontrada para o tecido muscular na lagoa Fechada.

A hipótese proposta foi rejeitada, uma vez que não foram observadas diferenças significativas na densidade energética das gônadas e músculos de peixes entre grupos parasitados e não parasitados, somente entre as correlações com os fatores abióticos de cada local. É possível afirmar que o efeito do parasitismo sobre a fisiologia dos organismos é fortemente influenciado pelas condições ambientais impostas e podem subjetivar interpretações acerca das atividades dos hospedeiros, em especial as que envolvem aspectos reprodutivos.

## REFERÊNCIAS

- ABELHA, M. C. F.; AGOSTINHO, A. A.; GOULART, E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.
- AGOSTINHO, A. A.; GOMES, L. C.; VERÍSSIMO, S.; OKADA, E. K. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. **Reviews in Fish Biology and Fisheries**, v. 14, p. 11-19, 2004.
- ARAÚJO, R. B.; GARUTTI, V. Biologia reprodutiva de *Aspidoras Fuscoguttatus* (Siluriformes, Callichthyidae) em riachos de cabeceira da bacia do alto rio Paraná. **Iheringia**, v. 92, n. 4, p. 89-98, 2002.
- AULD, S. K. J. R.; HALL, S. R.; DUFFY, M. A. Epidemiology of a *Daphnia*-multiparasite system and its implications for the red queen. **PloS One**, v. 7, n. 6, p. 21-26, 2012.
- BLANQUART, F.; GANDON, S. Time-shift experiments and patterns of adaptation across time and space. **Ecology Letters**, v. 16, n. 1, p. 8-31, 2013.
- BORGES, S. A. G. V.; GURGEL, H. C. B. G.; CANAN, B. Estrutura populacional de *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus, 1766 (Siluriformes, Auchenipteridae), da lagoa do Jiqui, Parnamirim, Rio Grande do Norte. **Revista Ceres**, v. 46, n. 264, p. 209-218, 1999.
- BORGES, P. A. F.; TRAIN, S. Phytoplankton diversity in the Upper Paraná River floodplain during two years of drought (2000 and 2001). **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, n. 2, p. 47-637, 2009.
- BOVO-SCOMPARIN; V. M.; TRAIN; S. Long-term variability of the phytoplankton community in an isolated floodplain lake of the Ivinhema River State Park, Brazil. **Hydrobiologia**, v. 610, n. 1, p. 331-344, 2008.
- BORTOLINI, J. C.; RODRIGUES, L. C.; JATI, S.; TRAIN, S. Phytoplankton functional and morphological groups as indicators of environmental variability in a lateral channel of the Upper Paraná River floodplain. **Acta Limnologica Brasiliensia**, v. 26, n. 1, p. 98-108, 2014.
- BRITSKI, H. A. Sistemática e evolução dos Auchenipteridae e Ageneiosidae (Teleostei, Siluriformes). Tese Doutorado - Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil. p. 142, 1972.
- BROWN-PETERSON, N. J.; WYANSKI, D. M.; SABORIDO-REY, F.; MACEWICS, B. J.; LOWERRW-BARBIERI, S. K. A Standardized Terminology for Describing Reproductive Development in Fishes. **Marine and Coastal Fisheries**, v. 3, n. 1, p. 52-70, 2011.
- BUSH, A. O.; LAFFERTY, K. D.; LOTZ, J. M.; SHOSTAK, A. W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* revisited. **The Journal of Parasitology**, v. 83, n. 4, p. 575-584, 1997.

CALHEIROS, D. F.; FERREIRA, C. J. A. Alterações limnológicas no rio Paraguai ("dequada") e o fenômeno natural de mortandade de peixes no Pantanal Mato-Grossense - MS. Embrapa - Centro de pesquisas agropecuária do Pantanal, p. 19, 1996.

CAMPOS, J. B.; ROMAGNOLO, M. B.; SOUZA, M. C. Structure, Composition and Spatial Distribution of tree species in a Remnant of the Semi-Deciduous Seasonal Alluvial Forest of the Upper Paraná River Floodplain. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 43, n. 2, p. 185-194, 2000.

CARVALHO, P.; BINI, L. M.; THOMAZ, S. M.; OLIVEIRA, L. G.; ROBERTSON, B.; TAVECHIO, W. L. G.; DARWISCH, A. S. Comparative limnology of South American floodplain lakes and lagoons. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 23, n. 2 p. 265-273, 2001.

CLARO-JR, L.; FERREIRA, E.; ZUANON, J.; ARAUJO-LIMA, C. O efeito da floresta alagada na alimentação de três espécies de peixes onívoros em lagos de várzea da Amazônia Central, Brasil. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 1, p. 133-137, 2004.

DERCOLE, F.; FERRIÈRE, R.; GRAGNANI, A.; RINALDI, S. Coevolution of slow-fast populations: evolutionary sliding, evolutionary pseudo-equilibria and complex Red Queen dynamics. **Proceedings Biological Sciences**, v. 273, n. 1589, p. 90-983, 2006.

DOURADO, E. C. S.; E. BENEDITO-CECILIO. **Ecologia Energética de Peixes: Influência de Fatores Abióticos e Bióticos**. EDUEM, Maringá, 2005.

ESPÍNOLA, L. A., JULIO, H. F.; BENEDITO, E. Invasive non-native species of fish in upper Parana river Basin, Brazil: variations of caloric content in *Cichla kelberi*. **Neotropical Ichthyology**, v. 10, n. 2, p. 401-408, 2012.

ESTEVES, F. A. **Fundamentos de Limnologia**. 2ª Ed. Rio de Janeiro: Interciência, p. 226, 1998.

FARIA, A. C. E. A., BENEDITO, E. Quality and digestibility of food ingested by different trophic fish groups in the Upper Paraná River floodplain. **Revista de Biologia Tropical**, v. 59, n. 1, p. 85-101, 2011.

FERNANDES, B. M.; KOHN, A. On some trematodes parasites of fishes from Paraná River. **Brazilian Journal of Biology**, v. 61, n. 3, p. 6-461, 2001.

GARCIA, D. A.; BENEDITO, E.; TAKEDA, A. M. Density of Loricariichthys platymetopon ( Osteichthyes , Loricariidae ) in the Upper Paraná River. **Brazilian Archives Biology and Technology and International Journal**, v. 53, n. October, p. 1109-1118, 2010.

GRAÇA, W.; PAVANELLI, C. S. **Peixes da Planície de Inundação do Alto rio Paraná e Áreas Adjacentes**. Maringá: Eduem. p. 241, 2007

HOFFMAN, A. Testing the Red Queen Hypothesis. **Journal evolutionary biology**. v. 7, p. 1-7, 1991.

- HURST, L. D.; PECK, J. R.; Recent advances in understanding of the evolution and maintenance of sex. **Tree**, v. 11, n. 2, p. 46-52, 1996.
- JACKSON, D. A.; PERES-NETO, P. R.; OLDEN, J. D. What controls who is where in freshwater fish communities — the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. **Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science**, v. 58, p. 157-170, 2001.
- JOKO, C. Y.; LANSAC-TÔHA, F. A.; MURAKAMI, E., A.; BONECKER, C. C. Novas ocorrências de Lecane no plâncton de distintos ambientes da planície de inundação inund ação do alto rio Paraná. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 30, n. 2, p. 165-171, 2008.
- KILLICK, S. C.; CARLSSON, A. M.; WEST, S. A.; LITTLE, T. J. Testing the pluralist approach to sex: the influence of environment on synergistic interactions between mutation load and parasitism in *Daphnia magna*. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 19, n. 5, p. 11-1603, 2006.
- LADLE, R. J.; Parasites and sex: Catching the Red Queen. **Tree**, v. 7, n. 12, p.5, 1992.
- LIOW, L. H.; VAN VALEN, L.; STENSETH, N. C. Red Queen: from populations to taxa and communities. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 26, n. 7, 349-358, 2011.
- LOPES, C.A., BENEDITO, E., MARTINELLI, L.A. Trophic position of bottom-feeding fish in the Upper Parana River floodplain. **Brazilian Journal Biology**, v. 69, p. 573-581, 2008.
- LOWE-McCONNELL, R. H. **Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais**. EDUSP, p. 26, 1999.
- MCLENNAN, D.; BROOKS, D. R. Parasites and sexual selection: A macroevolutionary perspective. **A Quarterly Review of Biology**. v. 66, n. 3, 1991.
- MEDEIROS, A. P. T.; CHELLAPPA, N. T.; CHELLAPPA, S. Aspectos reprodutivos do cangati, *Parauchenipterus galeatus* Linnaeus reprodutivos (Osteichthyes, Auchenipteridae) da Lagoa de Extremoz (Osteichthy Rio Grande do Norte, Brasil. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 20, n. 4, p. 647-650, 2003.
- MORRAN, L. T.; SCHMIDT, O. G.; GELARDEN, I. A.; PARRISH II, R. C.; CURTIS, LIVELY, M. C. Running with the Red Queen□: Host-parasite coevolution selects for Biparental Sex. **Science**, v. 333, n. July, p. 216-218, 2011.
- MOUGE, A. Unusual predator-prey dynamics under reciprocal phenotypic plasticity. **Journal of Theoretical Biology**, v. 305, p. 96-102, 2012.
- NEIFF, J.J. 1996. Large Rivers of South America: toward the new approach. **Proceedings of the Associations Internationals of Limnology Theory**, v. 26, n. 11, p. 167-180, 1996.
- ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan S.A., 1988.

OLIVEIRA, B. D. Diversidade funcional e estratégias adaptativas de algas perifíticas em planície de inundação. Tese de doutorado - Universidade Estadual de Maringá, p. 22-24, 2013.

PEREIRA, A.L.; BENEDITO, E. Isótopos estáveis em estudos ecológicos: métodos, aplicações e perspectivas. **Revista Biociência**, v. 12, n. 4, p. 57-64, 2006.

PERETTI, D.; ANDRIAN I. D. F.. Trophic structure of fish assemblages in five permanent lagoons of the high Parana River floodplain, Brazil. **Environmental Biology of Fishes**, v. 71, p. 95-103, 2004.

PIERRE, J. I.; KOVALENKO, K. E.; Effect of habitat complexity attributes on species richness. **Ecosphere**, v. 5, n. 2, p. 1-10, 2014.

POTHOVEN, S. A.; NALEPA, T. F.; MADENJIAN, C. P.; REDISKE, R. R.; SCHNEEBERGER, P. J.; HE, J. X. Energy Density of Lake Whitefish *Coregonus clupeaformis* in Lakes Huron and Michigan. **Environmental Biology of Fishes**, v. 76, n. 2-4, p. 151-158, 2006.

RODRIGUES, L.; LEANDRINI, J. A.; JATI, S., FONSECA, I. A., SILVA, E. L. V. Structure of communities of periphytic algae in upper Paraná river floodplain. In: AGOSTINHO, A. A., L. RODRIGUES, L. C. GOMES, S. M. THOMAZ; L. E. MIRANDA. (Ed.) **Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)**. Maringá: Eduem, p. 105-109, 2004.

RÓZSA, L.; REICZIGEL, J.; MAJOROS, G. Quantifying parasites in samples of hosts. **The Journal of Parasitology**, v. 86, n. 2, p. 228-232, 2000.

SCHURKO, A. M.; NEIMAN, M.; LOGSDON JR. Signs of sex: what we know and how we know it. **Trends in Ecology and Evolution** , v. 24, n. 4, p. 208-217, 2008.

SILVA, L. M. A. A relação entre peixes e habitat: métodos e análises. **Estação Científica**, v. 1, n. 2, p. 17-29, 2011.

SILVA, E. L. V.; RODRIGUES, L.; OLIVEIRA, M. D.; LEANDRINI, J. A.; FONSECA, I. A. Periphytic biomass in floodplain rivers of Brazil: Pantanal and upper Paraná river. In: AGOSTINHO, A. A., L. RODRIGUES, L. C. GOMES, S. M. THOMAZ; L. E. MIRANDA. (Ed.) **Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)**. Maringá: Eduem, p. 57-61, 2004.

SOUZA FILHO, E. E.; STEVAUX, J. C. Geologia e geomorfologia do complexo rio Baía, Curutuba, Ivinheima. In: Vazzoler, A. E. A. de M.; AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. (Eds.). **A Planície de Inundação do Alto rio Paraná**, EDUEM, p. 3-47, 1997.

SOUZA, M. C.; KITA, K. K.; ROMANGNOLO, M. B.; TOMAZINI, V.; ALBUQUERQUE, E. C.; SECORUN, A. C.; MIOLA, D. T. B. Riparian vegetations of the upper Paraná river floodplain, Paraná and Mato Grosso do Sul states, Brazil. In: AGOSTINHO, A. A., L.

RODRIGUES, L. C. GOMES, S. M. THOMAZ; L. E. MIRANDA. (Ed.) **Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)**. Maringá: Eduem, p. 233-237, 2004.

STATSOFT, Statistic for windows (Computer Program Manual). Version 7, Tulsa Statsoft, Inc, 2007.

TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C.; LIZAMA, M. A. P.; LACERDA, A. C. F.; YAMADA, F. H.; MOREIRA, L. H. A.; CESCHINI, T. L.; BELLAY, S. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, n. 2 Suppl, p. 691-705, 2009.

TEIXEIRA, M. C.; SANTANA, N. F.; AZEVEDO, J. C. R.; PAGIORO, T. A. Padrões de variação do carbono orgânico na planície de inundação do Alto rio Paraná. **Oecologia Brasiliense**, v. 12, n. 1982, p. 57-65, 2008.

THOMAZ, S. M.; PAGIORO, T. A.; BINI, L. M.; ROBERTO, M. C.; ROCHA, R. R. A. Limnology of the upper Paraná floodplain habitats: patterns of spatiotemporal variations and influence of the water levels. In: AGOSTINHO, A. A., L. RODRIGUES, L. C. GOMES, S. M. THOMAZ & L. E. MIRANDA. (Ed.) **Structure and functioning of the Paraná river and its floodplain: LTER – Site 6 – (PELD – Sítio 6)**. Maringá: Eduem. p. 37-41, 2004.

THOMPSON, D. L.; TOWNSEND, R. B.; PATTERSON, K.; BASSET JR, D. R.; Substrate use during following moderate and low intensity exercise: Implications for weight control. **European Journal of Applied Physiology**, v. 78, p. 43-49, 1998.

VAN VALEN, L.; A New Evolution Law. **Evol.Theory**, v. 1, p. 1-30, 1973.

VAZZOLER, A. E. A. M. **Biologia reprodutiva de peixes teleósteos: teoria e prática**. Maringá: EDUEM. p. 169, 1996.

ZAR, J. H. **Biostatistical Analysis**. London, Prentice Hall, p. 662, 2010.