



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE MARINGÁ

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

ANA PAULA CIRQUEIRA LUCAS PIZANI

Composição e estrutura da comunidade endoparasitária de *Ageneiosus inermis*  
(Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do  
alto rio Paraná, Brasil

Maringá

2013

ANA PAULA CIRQUEIRA LUCAS PIZANI

Composição e estrutura da comunidade endoparasitária de *Ageneiosus inermis*  
(Linnaeus, 1766)(Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do  
alto rio Paraná, Brasil

Dissertação apresentada ao programa de Pós-graduação em Biologia Comparada do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Biologia das Interações Orgânicas.

**Orientador:** Dr. Ricardo Massato Takemoto

**Coorientadora:** Dra. Maria de los Angeles Perez Lizama

Maringá

2013

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

P695c Pizani, Ana Paula Cirqueira Lucas, 1988-  
Composição e estrutura da comunidade endoparasitária de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil / Ana Paula Cirqueira Lucas Pizani. -- Maringá, 2013.  
106 f. : il.(algumas color.).  
Dissertação (mestrado em Biologia Comparada)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2013.  
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.  
Coorientador: Dr.<sup>a</sup> Maria de los Angeles Perez Lizama.  
1. *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) - Relação parasito-hospedeiro - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 2. Peixes Siluriformes - Parasitismo - Planície de inundação - Alto rio Paraná. 3. Parasitismo de peixes de água doce. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada.

CDD 23. ed. -597.491785709816  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

## FOLHA DE APROVAÇÃO

ANA PAULA CIRQUEIRA LUCAS PIZANI

Composição e estrutura da comunidade endoparasitária de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766)(Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia das Interações Orgânicas pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

### COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Ricardo Massato Takemoto (Presidente)

Nupélia\Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Fabio Hideki Yamada

Universidade Estadual Paulista

Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli

Nupélia\Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 30 de agosto de 2013.

Local de defesa: Anfiteatro do Nupélia, Bloco G-90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

*Ao amor da minha vida*

*Fernando Pizani*

*Aos meus pais e irmãos,*

*pelo apoio e amor incondicional,*

*força, incentivo e amizade sem igual.*

*Sem eles nada disto seria possível.*

**Dedico**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus pelo dom da vida, por estar sempre ao meu lado, fortalecendo diante das dificuldades e pela oportunidade de vivenciar este momento único.

Ao meu esposo Fernando, o melhor companheiro que Deus poderia ter colocado em minha vida, pelo seu imenso amor, apoio, incentivo, paciência e constante presença;

Aos meus pais pelo apoio incondicional, por sempre incentivarem a ir atrás dos meus sonhos e objetivos, e por estarem sempre presentes nos momentos de alegria ou de tristeza.

A meus irmãos Luis Paulo, Victor Hugo, Brenda e Kevin.

Ao Dr. Ricardo Massato Takemoto, minha imensa gratidão pela orientação, disposição, paciência, por sua amizade e por ser um exemplo a ser seguido.

A Dra. Maria de Los Angeles pela coorientação, leitura dos manuscritos, contribuições profissionais e amizade.

Ao Professor Dr. Gilberto Cezar Pavanelli por proporcionar a oportunidade de participar de sua equipe.

A todos os colegas e amigos do Laboratório de Ictioparasitologia do Nupélia, Rodrigo, Bruno, Flávia, Guilherme, Antônio, Michelli, Geza, Fabrício, Leticia, Sybelle, Ana Paula, Thamy, Carol e Janaína, responsáveis por criar uma ambiente de carinho e divertido em meio a tantas horas de trabalho. Em especial agradeço a minha grande amiga Eliane Fernandes, por ser essa pessoa tão especial, que ao longo de nossa trajetória juntas, passamos por muitos momentos agradáveis, também agradeço pela incomensurável ajuda e ensinamentos;

Aos amigos de Maringá e Campo Mourão, pelas palavras de apoio nos momentos tristes, por compartilhar dos momentos alegres e pelo incentivo constante.

À secretária Marcinha pela competência, simpatia e carinho com todos nós alunos do curso de Pós-graduação em Biologia Comparada.

À coordenadora da Biblioteca Setorial do Nupelia Sr<sup>a</sup>. Maria Salete Ribelatto Arita e ao bibliotecário Sr. João Fábio Hildebrandt pela competência e auxílio constante.

A Universidade Estadual de Maringá e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Comparada pela vaga e pela estrutura oferecida aos alunos.

Ao Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura “Nupélia”, Projeto institucional Peld e a todos envolvidos neste projeto pelo auxílio nas coletas e pela estrutura fornecida.

A Fundação Araucária pelo suporte financeiro, através da bolsa de estudos concedida para a realização desse trabalho.

A todos o meu profundo agradecimento.

“Não tente se tornar uma pessoa de sucesso, mas sim uma pessoa de valor.”

(ALBERT EINSTEIN)



Composição e Estrutura da Comunidade Endoparasitária de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

## RESUMO

Entre os vertebrados mais parasitados estão os peixes, isso provavelmente ocorra pelas peculiaridades existentes no ambiente aquático, na qual possibilita acesso e a penetração de agentes patogênicos tornam-se facilitados. O Brasil, maior país da Região Neotropical, se caracteriza por possuir inúmeros e volumosos corpos d'água onde vive uma ictiofauna reconhecidamente rica e diversificada, na qual são parasitados por um grande número de espécies pertencentes a numerosos filos. Pouco se conhece sobre a diversidade dos parasitos presentes nestes peixes. A ausência de estudos relacionados à ecologia parasitária de *Ageneiosus inermis*, associada à hipótese de que a composição e a estrutura dos endoparasitos de *A. inermis* sofrem interferências intrínsecas e extrínsecas da relação parasito-hospedeiro-ambiente, propiciaram a realização deste trabalho, em que avaliou os efeitos e descreveu a comunidade componente de endoparasitos de 49 hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, entre março de 2010 a fevereiro de 2013. Quarenta (81,63%) abrigavam pelo menos uma espécie de endoparasito, totalizando 14 espécies pertencentes a quatro taxa: Cestoda, Digenea, Nematoda e Acanthocephala, composta tanto por espécies autogênicas quanto alogênicas.

**Palavras-chave:** Peixes. *Ageneiosus inermis*. Ecologia parasitária. Endoparasitos. Espécies autogênicas. Espécies alogênicas. Planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.

Composition and Structure Community of endoparasite *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) from the upper Paraná River floodplain, Brazil.

### ***ABSTRACT***

Among the most infected fish are vertebrates, this probably occurs by the peculiarities existing in the aquatic environment, which enables the access and penetration of pathogens become facilitated. Brazil, the largest country of the Neotropical region, is characterized by having numerous and voluminous bodies of water where a rich and diverse fish fauna known, which are parasitized by a large number of species belonging to many phyla lives. Little is known about the diversity of parasites present in these fish. The absence of studies related to the parasite ecology of *Ageneiosus inermis* associated with the hypothesis that the composition and structure of endoparasites of *A. inermis* suffer intrinsic and extrinsic interference of parasite-host-environment, enabled the realization of this work, which evaluated effects and described the component community endoparasites of 49 hosts collected in the floodplain of the upper Paraná River, between March 2010 and February 2013 Forty (81.63%) harbored at least one species of endoparasito, totaling 14 species four rate: Cestoda, Digenea, Nematoda and Acanthocephala, composed of both autogenic as allogenic species.

**Keywords:** Fish. *Ageneiosus inermis*. Parasite ecology. Endoparasites. Autogenic species. Allogenic species. Floodplain of the upper Paraná River, Brazil.

## SUMÁRIO

<b>CAPÍTULO 1</b> .....	14
Introdução.....	15
Revisão Bibliográfica.....	16
2.1 Origem do Parasitismo.....	16
2.2 Adaptações à vida parasitária.....	17
2.2.1 Relação parasito-hospedeiro.....	19
2.2.2 Ações Recíprocas do Parasito e do Hospedeiro.....	20
2.2.3 Ações do Parasito Sobre o Hospedeiro.....	20
2.2.4 Efeitos mecânicos.....	21
2.2.5 Ação espoliativa.....	22
2.2.6 Parasitos como vetores de outros parasitos.....	22
2.2.7 Parasitos como causa indireta de doenças.....	22
2.2.8 Ação traumática.....	22
2.2.9 Anóxia.....	22
2.2.10 Manipulação do hospedeiro.....	23
2.3 Reações do Peixe Hospedeiro.....	24
2.3.1 Hipertrofia.....	24
2.3.2 Inflamação.....	24
2.3.3 Metaplasia.....	25
2.3.4 Imunidade.....	25
2.4. Parasitismo em peixes.....	27
2.4.1 Protozoa.....	27
2.4.2 Myxozoa.....	29
2.4.3 Monogenea.....	30
2.4.4 Trematoda (Digenea).....	32
2.4.5 Cestoda.....	34
2.4.6 Nematoda.....	37
2.4.7 Acanthocephala.....	40
2.4.8 Crustacea.....	42
2.4.8.1 Copepoda.....	42
2.4.8.2 Branchiura.....	44

2.4.8.3 Isopoda.....	45
Referências.....	46
<b>CAPÍTULO 2.....</b>	<b>55</b>
Composição e Estrutura da Comunidade Endoparasitária de <i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil.....	55
<b>ANEXO 1.....</b>	<b>56</b>
1. Introdução.....	70
2. Material e métodos.....	72
2.1. Caracterização da área de estudo.....	72
2.2. Coleta de <i>Ageneiosus inermis</i> .....	73
2.3. Coleta, fixação, conservação e identificação dos parasitos.....	73
2.4. Análises estatísticas.....	74
3. Resultados.....	76
3.1. Composição e estrutura da comunidade endoparasitária.....	76
3.2. Padrão de dispersão e agregação.....	79
3.3. Associações interespecíficas.....	80
3.4. Comprimento-padrão.....	80
3.5. Sexo.....	81
3.6. Estádios de maturação gonadal.....	82
3.7. Fator de condição relativo (Kn).....	82
3.8. Subsistemas.....	83
3.9. Similaridade entre comunidades de endoparasitos nos três subsistemas.....	84
4. Discussão.....	84
4.1. Composição da fauna endoparasitária.....	84
4.2. Estrutura da comunidade endoparasitária.....	86
4.3. Comprimento padrão.....	89
4.4. Sexo.....	90
4.5. Estádio de maturação gonadal.....	91
4.6. Fator de condição relativo (Kn).....	91
4.7. Subsistemas.....	93
4.8. Similaridade entre comunidades de endoparasitos nos três subsistemas.....	94

. Referências .....	95
---------------------	----

# **CAPÍTULO 1**

## **REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

## **Introdução**

O Brasil, maior país da Região Neotropical, se caracteriza por possuir inúmeros e volumosos corpos d'água onde vive uma ictiofauna reconhecidamente rica e diversificada, na qual são parasitados por um grande número de espécies pertencentes a numerosos filos. Entretanto, pouco se conhece sobre a diversidade dos parasitos presentes nestes peixes (EIRAS, 1994; EIRAS *et al.*, 2010). Segundo Poulin e Morand (2004), mais de 10% das espécies de metazoários foram descritas como parasitos. Já para de Mêus e Renaud (2002) estimam representar mais da metade dos organismos viventes.

A Ictioparasitologia (estudo dos parasitos de peixes) é uma ciência que têm, entre seus objetivos, auxiliar o entendimento das interações entre os seres vivos de uma maneira geral, uma vez que as relações parasito - hospedeiro (peixe) influenciam e são influenciados de maneira direta e indireta pelos demais elementos constituintes da biosfera, em especial os da comunidade aquática, terrestre (aves) e o próprio homem.

Entre os vertebrados mais parasitados estão os peixes, isso provavelmente ocorra pelas peculiaridades existentes no ambiente aquático, na qual possibilita acesso e a penetração de agentes patogênicos tornam-se facilitados e o confinamento dos peixes favorece ainda mais o parasitismo (THATCHER, 1981).

Pode-se dizer com propriedade, que os parasitos de peixes têm uma distribuição mundial, afetando todas as espécies, desde águas tropicais às polares, qualquer que seja o nicho ecológico e habitat do hospedeiro. No entanto, a atual distribuição geográfica de muitos parasitos é substancialmente diferente de sua distribuição original, o que é de exclusiva responsabilidade humana. São muitas as espécies que foram artificialmente disseminadas intra e intercontinentalmente (EIRAS, 1994).

Nas últimas décadas o conhecimento da diversidade parasitária tem aumentado progressivamente, fazendo com que o número de pesquisadores que se dediquem à parasitologia de peixe seja conseqüentemente, cada vez maior. O interesse pelos parasitos de peixes primeiramente foi despertado pelos prejuízos econômicos causados por estes

organismos nas pisciculturas. Hoje, também se observa no Brasil estudos com enfoque não apenas na prevenção e tratamento contra doenças nas criações de peixes, mas também buscam conhecer e descrever novas espécies através de estudos taxonômicos e compreender alguns aspectos ecológicos, evolutivos, biogeográficos que são determinantes para a presença destes organismos em determinado hospedeiro e ambiente (EIRAS *et al.*, 2010).

Assim, este trabalho estuda a comunidade componente de endoparasitos de *Ageneiosus inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, com o intuito de avaliar possíveis influências do parasitismo no hospedeiro.

## **Revisão Bibliográfica**

### ***2.1. Origem do Parasitismo***

Pesquisadores abordam o estudo dos parasitos de diferentes ângulos: alguns interessados em sua fisiologia, outros em sua ecologia ou ainda seus aspectos médicos e econômicos. Consequentemente, as definições de parasitismo são amplamente variadas, refletindo sua linha de pesquisa e propensões de pesquisas particulares (ROHDE, 2005). Baer (1952), Esch e Fernández (1993) e Rohde (1993, 2001) discutem as definições e adaptações dos parasitos. Para Rohde (2005), o parasitismo é entendido como uma associação interespecífica entre dois organismos, em que um – o parasito – depende do outro – o hospedeiro – obtendo alguns benefícios deste, geralmente relacionado ao alimento. Em alguns momentos, no entanto, podem agir de forma altamente patogênica e fatal em massivas infecções. No entanto, há autores que consideram o parasitismo um fenômeno indistinto da simbiose, não estando em questão os conceitos de vantagens ou prejuízos que caracterizariam relações harmônicas ou não entre parasito e hospedeiro (CHENG, 1973). Considerando estes aspectos, Gilpin (1975) *apud* Odum (1988), propôs a existência de uma seleção de grupo no desenvolvimento de uma característica de dependência que leva os parasitos a não explorarem excessivamente seus hospedeiros, sob risco de os extinguiem e extinguiem a si mesmos. Portanto, parasitos podem ser definidos, num sentido mais amplo, como “organismos que vivem dentro ou sobre outro organismo vivo, dele obtendo parte ou todo o seu nutriente orgânico, geralmente mostrando algum grau de modificação adaptativa e causando algum prejuízo a seus hospedeiros” (PRICE, 1980).



O parasitismo provavelmente tenha surgido de grupos ancestrais de vida livre (POULIN, 2007). Sua origem remonta a milhões de anos, sendo esta teoria reforçada por registros fósseis encontrados em diferentes regiões do planeta (CONWAY MORRIS, 1981). Provavelmente iniciou-se com o contato de dois organismos (hospedeiro e hóspede) ao acaso. Com o decorrer do tempo, o hospedeiro passou a alimentar o hóspede (parasito) e este adaptou-se cada vez mais ao novo ambiente e também a uma nutrição específica (monofagia) (POULIN, 2007).

Não representam um grupo monofilético, mas uma reunião de organismos pertencentes a linhagens separadas em que o modo de vida parasitária evoluiu independentemente (ZRZAVY, 2001; MEÊUS; RENAUD, 2002; POULIN, 2004). Os ectoparasitos devem ter surgido antes dos endoparasitos, visto que é mais fácil a transformação da existência livre em ectoparasitária do que em endoparasitária (POULIN, 2007). Variáveis ambientais e a própria biologia dos hospedeiros moldaram parcialmente a evolução dos parasitos, de modo que ela procede de forma diferente e em diferentes sistemas (POULIN, 1995a). Assim a evolução dos parasitos não segue rígidas regras, mas sim uma variedade de caminhos, que levam ao sucesso de transmissão (POULIN, 2004).

Ainda quanto à origem, de acordo com Araújo e Ferreira (1997), pode ser classificada em dois tipos: filogenética e ecológica. Entendem-se como parasitos de origem filogenética aqueles que se originaram em ancestrais de hospedeiros atuais e que, portanto, encontra-se em hospedeiros filogeneticamente relacionados. E parasitos ditos de origem ecológica são aqueles que, por mecanismos adaptativos em determinado momento da evolução de uma espécie de hospedeiro, com ele se encontraram e foram capazes de se relacionar com esse organismo. Nesse caso não estão implicadas as relações filogenéticas, ou elas se interrompem em determinada escala do tempo evolutivo do hospedeiro.

## ***2.2. Adaptações à vida parasitária***

No ambiente, é comum a oportunidade de encontro entre dois organismos de tamanhos muito diferentes, por algum tempo, sem grande exploração ou sem depreciação. Se estes encontros tornam-se frequentes em um dado par de espécies, existe a oportunidade de que uma associação mais permanente se desenvolva. No entanto, a oportunidade é apenas um dos requisitos para a criação de uma associação interespecífica mais íntima. O parasito deve possuir algumas pré-adaptações para sobrevivência, alimentação e reprodução no hospedeiro, e seu sucesso reprodutivo como um parasito deve ser maior do que o seu sucesso como um

animal de vida livre. A falta de pré-adaptações não permite que os parasitos explorem o hospedeiro. E sem o fitness de benefícios a exploração não será favorecida pela seleção natural (POULIN, 2007).

A necessidade de precursores de pré-adaptação ao parasitismo já é antigo (ROTHSCHILD; CLAY, 1952). A presença de especialização para que haja existência parasítica pode ser gradual, mas são estágios iniciais de exploração no hospedeiro. Parasitismo em hospedeiros vertebrados exige uma série de adaptações morfológicas, fisiológicas e comportamentais especializadas, que evoluíram para permanecer ligado ao hospedeiro, como as defesas de escape e alimentação no hospedeiro (CLAYTON *et al.*, 2003). Estas adaptações podem resultar em alta especialização do parasito em uma espécie particular de hospedeiro (JOHNSON *et al.*, 2004).

Ricklefs (2009) afirmou que a despeito das vantagens de um ambiente confortável e de um suprimento de nutrição bem a mão, a vida de um parasito não é fácil. Os hospedeiros têm diversos mecanismos para reconhecer os invasores e destruí-los. É muitas vezes necessário para que o parasito sobreviva dentro de seu hospedeiro, capacidade de resistir à ação destrutiva dos sucos digestivos e das reações imunológicas do hospedeiro contra os parasitos, ou de alcançar microhabitats dentro do hospedeiro, onde os nutrientes necessários para o crescimento e reprodução estejam disponíveis em quantidades adequadas (COMBES, 2001).

A necessidade de desenvolver mecanismos de abandono de seu hospedeiro para conseguir outro é, certamente, outro fator importante no parasitismo. Parasitos do canal alimentar, pulmões, fígado e sistema reprodutivo utilizam as saídas naturais dos hospedeiros como vias de liberação de cistos ou ovos. Aqueles que vivem na corrente sanguínea e tecidos utilizam, geralmente, outros animais (artrópodos, na maioria das vezes) para deixar seus hospedeiros. Meios de sobrevivência e desenvolvimento também são essenciais durante o intervalo de transferência de um hospedeiro definitivo a outro. Esta transferência envolve um período de desenvolvimento na água (parasitos de ciclo monoxeno) ou desenvolvimento no corpo de um ou mais hospedeiros (parasitos de ciclo heteroxeno). Os parasitos de ciclo de vida monoxeno apresentam adaptações para proteger os estágios livres contra as variações ambientais, tais como: cistos, casca de ovos espessas e cutículas nas larvas. Algumas espécies que têm o ciclo de vida heteroxeno também podem depender dos fatores acima para proteção durante o tempo de transferência entre seus hospedeiros. Mas, desde que praticamente todo o

seu desenvolvimento toma lugar no corpo de um ou mais hospedeiros intermediários, suas adaptações devem estar ajustadas ao ambiente biótico do corpo de muitas espécies, frequentemente de diferentes filis (NEEDHAM; WOOTTEN, 1978).

No parasitismo ocorre um envolvimento íntimo dos tecidos do hospedeiro e do parasito: o parasito respira e metaboliza substâncias eliminadas pelo organismo do hospedeiro que, por sua vez, reage a esses produtos. A partir disto surgem adaptações fisiológicas complexas, que determinam alterações mais ou menos profundas no hospedeiro e no parasito (PESSÔA; MARTINS, 1978).

Como estratégia de sobrevivência e transmissão, o parasito “busca” reduzir sua capacidade de agressão em relação ao seu hospedeiro, por meio da seleção natural, no sentido de uma melhor adaptação a determinado(s) hospedeiro(s). Neste caso, quanto maior for à agressão, menos adaptado é este parasito a espécie que o hospeda, e conseqüente possibilidade de morte deste, o que tende com o passar dos anos à seleção de indivíduos menos virulentos para este hospedeiro (NEVES, 2001; ROBERG, 2005).

Brooks e Mclennam (1993) ao examinarem as taxas de perdas e inovações em caracteres em helmintos parasitos, perceberam que as inovações de características morfológicas ultrapassam as perdas de estruturas. Isto demonstra que parasitos não são mais simples que os animais de vida livre, apenas são especializados para um modo diferente de existência.

A maioria dos parasitos bem sucedidos tem desenvolvido um potencial biótico de grande capacidade de adaptação a fim de compensar a tremenda destruição de ovos ou larvas que pode ocorrer durante o ciclo, ou ambos, incorrendo na finalização de seus complicados ciclos de vida. Isto é efetuado por aumento na produção de ovos (ascarídeos e cestóides), repetição dos órgãos sexuais em segmentos (cestóides) ou reprodução vegetativa se estendendo por longos períodos de tempo (esporócitos de trematódeos e escólices de cestóides) (EIRAS, 1994).

### *2.2.1 Relação parasito-hospedeiro*

Os parasitos dependem intimamente da relação que têm com seus hospedeiros, tornando mais complexa a sua adaptação ao ambiente. Segundo Dogiel (1961), um parasito dispõe de um micro-ambiente, que é usado como habitat direto (o hospedeiro) e de um macro-ambiente, indiretamente relacionado com o parasito (o habitat do hospedeiro). Quando

parasitos alteram as características particulares de seus hospedeiros, podem ser responsáveis pela criação de seu hábitat, tornando assim, o hospedeiro um ambiente favorável a sua sobrevivência através de modificações em estruturas, células e até mesmo na fisiologia do hospedeiro (TINSLEY, 2005). Somente quando hospedeiros e parasitos estão adaptados é que o sucesso da associação pode ser garantido.

Neste sentido, os ectoparasitos, são influenciados diretamente pelo macro-ambiente. Já os endoparasitos, são influenciados pelo micro-ambiente e indiretamente pelo macro-ambiente. Ovos e larvas de alguns grupos de parasitos (cestóides e nematóides) encontram-se distribuídos na vegetação aquática ou no fitoplâncton, ou encistados em outro peixe que age como hospedeiro intermediário, que servirão de alimento ao hospedeiro, provocando assim a infecção. (PAVANELLI *et al.* 1997).

### *2.2.2 Ações Recíprocas do Parasito e do Hospedeiro*

O parasitismo tem como característica indiscutível o dano causado ao hospedeiro, mesmo que os sintomas não sejam evidenciados. Porém, no decorrer da evolução, hospedeiros e parasitos tendem a se adaptar um ao outro atingindo um estado de tolerância mútua, permitindo um equilíbrio para que ambos vivam e propague a espécie, o que denominamos coevolução (THOMPSON, 1989; NEVES, 2001). Quando essa tolerância passa a se tornar difícil, trata-se de um parasitismo mal ajustado. Um exemplo típico é o parasitismo determinado pelos monogenéticos, que, quando em infestações maciças, podem levar os hospedeiros à morte (THATCHER, 2006).

Em outras palavras, a seleção natural tende a levar a uma redução nos efeitos prejudiciais, ou à eliminação total da interação, uma vez que a pressão intensa contínua de uma população de hospedeiros por seus parasitos pode levar ambos à extinção (ODUM, 1988).

### *2.2.3 Ações do Parasito Sobre o Hospedeiro*

Com as adaptações os parasitos sofreram evoluções morfológicas e fisiológicas fazendo com que os modos de ação sobre as várias espécies de hospedeiros fossem diferentes. Uma espécie de parasito pode apresentar apenas um mecanismo patogênico ou, dependendo de sua fase evolutiva ou de sua fisiologia, possuir mais de uma ação nociva sobre o hospedeiro (EIRAS, 1994).

A patogenicidade varia ainda como o número de formas infectantes, virulência da cepa, órgão parasitado, idade e estado nutricional do hospedeiro (NEVES, 2001). Os parasitos podem influenciar o corpo do peixe de muitas maneiras diferentes.

#### 2.2.4 Efeitos mecânicos

Podem ser vistos afetando os tecidos, com ruptura de camadas protetoras, atrofia completa ou parcialmente os órgãos internos e obstrução do canal alimentar ou do sistema vascular ou ainda diminuindo a capacidade de armazenamento de determinados órgãos. A simples irritação dos tecidos pode ter muitos efeitos diferentes. Por exemplo, a infestação em massa na pele por protozoários e monogenéticos provoca uma grande secreção de muco, levando a distúrbios na função respiratória da pele e de trocas iônicas do sangue (SWIFT, 2009).

Os parasitos podem causar sérios efeitos mecânicos também nas brânquias e nas paredes da câmara branquial, como os provocados por sanguessugas (*Piscicola*, *Cystobranchus*) e por argulídeos. Cistos grandes de mixosporídeos *Myxobolus* e *Henneguya* causam necrose e destruição dos tecidos dos filamentos branquiais (BUCHMAN; BRESCIANI, 2006; BURRESON, 2006; FEIST; LONGSHAW, 2006).

Os parasitos do canal alimentar exercem dois tipos de influências: obstrução do lúmen intestinal e ferimentos nas paredes. Um exemplo deste último tipo é o dano causado pelo cestóide *Jauella glandicephalus* que perfuram a parede intestinal de jaús (Zungaro zungaro) (REGO; PAVANELLI, 1985).

A cegueira ou a visão deficiente, propiciada pela presença de larvas de digenéticos diplostomídeos, torna o peixe mais susceptível à predação, facilitando a transmissão do parasito para o hospedeiro definitivo (EIRAS, 1994).

Os ganchos da probóscide de acantocéfalos robustos em massa podem provocar nódulos na mucosa intestinal, principalmente na região do jejuno-íleo, prejudicando a absorção de nutrientes pelo hospedeiro (EIRAS *et al.*, 1995). Alguns nematoides parasitos, frequentemente causam anemia por se alimentarem do sangue de seus hospedeiros (EIRAS, 1994).

A patologia provocada por parasitos pode ser observada em outros órgãos internos. Um caso particular é o forte efeito em estágios larvais de vários trematódeos, cestóides e

nematóides. O fígado, as gônadas e rins estão entre os mais frequentemente envolvidos. Ex: *Contracaecum*. Efeitos mecânicos nas glândulas reprodutivas podem causar parcial ou completa castração do hospedeiro (PAVANELLI *et al.*, 2008).

#### 2.2.5 Ação espoliativa

Quando ocorrem em grande número, absorvem nutrientes ou mesmo sangue do hospedeiro, convertendo-os para o seu uso, deixando pontos hemorrágicos na mucosa, causando possíveis anemias e suscetíveis a infecções secundárias (THATCHER, 1991; Neves, 2001).

Entre tais parasitos estão os cestóides *Spasskyelina spinulifera*, *Choanoscolex abscissus*, nematóides *Rondonia rondoni*, *Procamallanus* sp. e muitos outros (BAUER, 1961; EIRAS; REGO, 1989; PAVANELLI; MACHADO, 1991).

#### 2.2.6 Parasitos como vetores de outros parasitos

Um parasito muitas vezes é prejudicial não somente a sua própria atividade, mas também por servir como agentes vetores de algumas doenças infecciosas e parasitárias. Entre os mais conhecidos destes parasitos estão às sanguessugas, que infectam o peixe com vários tripanossomos e hemogregarinas (BURRESON, 2006; TALIAFERRO, 2009).

#### 2.2.7 Parasitos como causa indireta de doenças

Provocando ferimentos na superfície do corpo e de órgãos internos de peixes, produzindo várias alterações, os parasitos favorecem a penetração de outros organismos patogênicos oportunistas, principalmente fungos e bactérias (BAUER, 1961).

#### 2.2.8 Ação traumática

É provocada, principalmente, por formas larvais de helmintos, embora vermes adultos e protozoários também possam fazê-lo. É o que ocorre com a migração de larvas de nematóides e trematódeos e úlceras provocadas por nematóides adultos (NEVES, 2001).

#### 2.2.9 Anóxia

Qualquer parasito que consuma o oxigênio da hemoglobina ou produza anemia é capaz de provocar anóxia generalizada.

Pode ocorrer em hospedeiros com massivas infecções de protozoários dinoflagelados, ocasionando interrupção no transporte de oxigênio nos tecidos de seu hospedeiro (BOWER, 2006).

### 2.2.10 Manipulação do hospedeiro

Alterações induzidas pelo parasitismo no comportamento do hospedeiro ou em sua coloração tem sido amplamente relatadas para uma gama de protozoários e metazoários parasitos, a maioria com ciclos de vida complexos (HOLMES; BETHEL, 1972; MOORE E; GOTELLI, 1990; MOORE, 1995, POULIN, 1995b, 2007). A explicação mais simples para essas alterações é que são efeitos colaterais não adaptativos. É comum alguns parasitos induzirem a mudança de comportamento de seu hospedeiro, no entanto, muitas vezes aparentemente ambos se beneficiam, hospedeiro e parasito, podendo ser, portanto uma adaptação (POULIN, 2007).

Exemplos incluem aparente aumento na vulnerabilidade dos hospedeiros intermediários para hospedeiros definitivos predadores, mas também alterações de comportamento no hospedeiro em sistemas onde a transmissão toma uma rota diferente. Parasitos que utilizam vetores podem tornar seus hospedeiros vertebrados mais suscetíveis a alimentação do vetor (DAY; EDMAN, 1983), e podem afetar o comportamento alimentar de seus hospedeiros vetores (MOORE, 1993). Alguns digenéticos fazem seu hospedeiro intermediário, caramujos, mudarem seu micro-habitat e mover-se para sítios ideais para liberar as cercarias (CURTIS, 1987; LOWENBERGER E RAU, 1994). Os parasitos do gênero *Diplostomum* são conhecidos por provocar alterações comportamentais em seus hospedeiros (Seppälä, 2005). Estes parasitos quando presentes nos peixes podem causar patogenia significativa, denominada “catarata verminosa” ou “diplostomíase” (MARTINS *et al.*, 1999). Como os peixes geralmente funcionam como segundo hospedeiro intermediário no ciclo de vida destes parasitos, sendo os principais sítios de infecção são os olhos e o encéfalo (MACHADO *et al.* 2005), estas metacercárias afetam a visão, o que pode alterar aspectos comportamentais do peixe (GALAZZO *et al.*, 2002), o que facilita sua predação, e continuidade do ciclo de vida do parasito. Outro exemplo de manipulação do hospedeiro são os nematomorfos, que fazem seu inseto hospedeiro entrar na água, onde o verme adulto emerge e o hospedeiro morre (VANCE, 1996). A usurpação do comportamento hospedeiro, levando ao aumento da transmissão de parasitos, é comum em muitas taxa de parasitos, e é também observada em parasitoides de insetos (FRITZ, 1982; BROUDEUR; VET, 1994).

### 2.3. Reações do Peixe Hospedeiro

Hospedeiros geralmente tentam se defender contra parasitos virulentos e existem muitas linhas de defesa possíveis. A primeira é tentar evitar o encontro com o parasito. Entretanto, os hospedeiros nem sempre conseguem evitar esses parasitos, e assim procuram algumas alternativas para se defender quando este encontro ocorre (MICCHALAKIS, 2009). Esta reação do peixe ao parasito pode ser por meio de hipertrofia de tecidos individuais, por metaplasia, por processos inflamatórios e, finalmente, pelo desenvolvimento de imunidade (BAUER, 1961; THATCHER, 2006).

#### 2.3.1 Hipertrofia

Tecidos pouco especializados, tais como o epitélio e tecido conjuntivo, são os mais ajustados para este tipo de reação. O melhor exemplo de hipertrofia epitelial é fornecido pela reação do epitélio branquial com infestação por várias espécies de monogenea – *Dactylogyrus* sp. e *D. vastator*, que parasita a extremidade de filamentos branquiais de carpa, causa hipertrofia das extremidades com a formação de processos epiteliais muito longos e finos. Estes processos privam o parasito de seu sustento, resultando, eventualmente, na sua remoção das brânquias. Sem dúvida, a hipertrofia pode estar relacionada com a reação específica das brânquias a este tipo de parasito.

A hipertrofia do tecido conjuntivo é muito mais frequente, resultando, geralmente, na encapsulação do parasito e formação de vários tipos de nódulos. Cistos esféricos são, normalmente, formados ao redor de larvas de cestóides (*Diphyllobothrium minus* e *D. strictum*). Cistos achatados envolvem larvas de nematóides *Raphidascaaris* e *Eustrongylides*, e de trematódeos, tais como, *Tetracotyle* e *Neodiplostomulum*. Larvas que permanecem no corpo do hospedeiro por um longo tempo, eventualmente, são mortas por processos de deposição de cálcio (petrificação). Em alguns casos pode ocorrer, também, deposição de pigmentos ao redor da larva. O pigmento é, geralmente, um derivado do sangue (BAUER, 1961).

#### 2.3.2 Inflamação

O corpo do peixe responde a todos os tipos de injúrias por um processo de inflamação mais ou menos definido. Como em outros vertebrados, este processo consiste de um aumento do suprimento sanguíneo à área afetada (hiperemia), penetração de leucócitos dos vasos diretamente para dentro dos tecidos e um derramamento de plasma através da



parede dos vasos (transudação). Como resultado, a parte afetada mostra-se inchada e avermelhada. Uma consequência disso é o vigoroso crescimento do tecido conjuntivo fibroso no local da injúria. A infecção intestinal de *Coregonus* pelo acantocéfalo *Echinorhynchus salmonis* provoca leucocitose não somente nas camadas epiteliais e conjuntivas, mas também na camada muscular do intestino (Rohde, 2005).

### 2.3.3 Metaplasia

Muito frequentemente os tecidos do hospedeiro respondem à presença do parasito por metaplasia, isto é, uma variação na sua estrutura e função. Um exemplo é mostrado pela transformação da mucosa do tecido epitelial associado a um grande número de doenças parasitárias. Tecidos epiteliais de peixes contêm uma única célula ou grupos de células que secretam muco. Influências danosas sobre o tecido epitelial resultam no aumento do número de tais células secretoras, modificadas de células epiteliais comuns. Isto deve ser considerado como uma reação de defesa do tecido. Uma abundante secreção de muco pela pele de peixes é observada em infestações em massa por *Gyrodactylus* sp. (KRITSKY *et al.*, 1978) e outros ectoparasitos. Também capaz de metaplasia mucosa é a camada epitelial do canal alimentar, quando parasitada por vários endoparasitos, como por exemplo, infecções causadas por cestoides (ROHDE, 2005).

### 2.3.4 Imunidade

Um hospedeiro é suscetível ao parasito, quando ele não consegue eliminar o parasito antes de seu estabelecimento. No entanto, o hospedeiro é resistente quando sua fisiologia evita o estabelecimento, sobrevivência e reprodução do parasito. (PHILLIPS, 2009). A presença de parasitos e seus metabólitos estimulam o hospedeiro a produzir antígenos que alteram as características bioquímicas do ambiente biológico do parasito. A capacidade de um parasito determinar a resposta imunitária está na dependência de sua posição no interior do hospedeiro. O grupo de parasitos que se encontram no sangue ou no interior dos tecidos é, em geral, capaz de determinar vigorosa resposta imunitária. Os parasitos da luz intestinal como *Spatulifer maringaensis* e *Goezeella* spp. determinam resposta imunitária mínima ou nula; seus antígenos são mais dificilmente absorvidos, não entrando em contato íntimo com as células do hospedeiro, condição indispensável para a produção de anticorpos (BAUER, 1961; PAVANELLI; MACHADO, 1991).

Uma única espécie de parasito, capaz de infectar diferentes espécies de peixes, é capaz de atingir uma grande população e elevada capacidade reprodutiva em algumas espécies de hospedeiro, enquanto em outros, o tamanho dessa população permanece pequena e sua fertilidade restringida.

Alguns pesquisadores acreditam que a variação da imunidade depende principalmente da idade do hospedeiro. Muitos parasitos têm sido observados ocorrendo mais frequentemente em peixes jovens do que em mais velhos. Porém, nem sempre é possível explicar este fenômeno pela aquisição de imunidade, sendo frequentemente atribuível a outras causas. Variações na fauna parasitária, como a idade do hospedeiro, muitas vezes estão relacionadas com variações de tamanho do peixe, fatores morfológicos, fisiológicos e ecológicos do peixe jovem (PAVANELLI; MACHADO, 1991).

A necropsia de jaús *Zungaro zungaro* (sin. *Paulicea luetkeni*) de diferentes tamanhos demonstrou que os peixes adultos raramente se encontram parasitados pelo cestóide *Jauella glandicephalus* (Figura 1). Pavanelli e Machado (1991) sugerem que isto se deva ao fato de que o ferimento provocado na parede intestinal do hospedeiro poderia favorecer infecções secundárias por outros agentes patogênicos, levando a uma peritonite e conseqüente morte do hospedeiro. Outra hipótese sugerida pelos autores é que os peixes adultos conseguiriam desenvolver um mecanismo imunológico que levasse a uma eliminação do parasito. Até o presente não existem estudos suficientes que expliquem a imunidade de peixes a doenças parasitárias, com o desenvolvimento da idade.

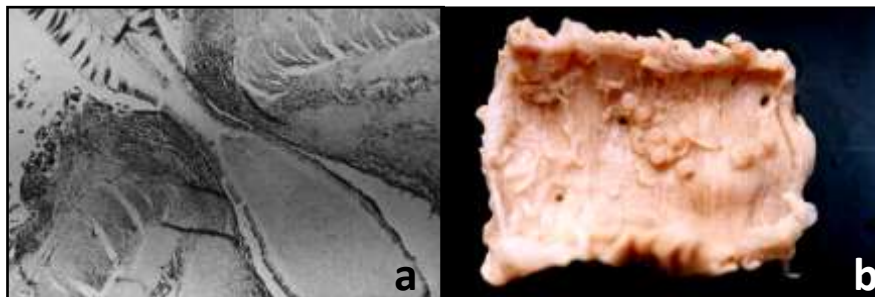


Figura 1. *Jauella glandicephalus*: corte histológico de intestino mostrando o parasito atravessando as camadas da musculatura (a), fragmento de intestino de jaú, mostrando as perfurações provocadas pelo cestóide (b). (EIRAS *et al.*, 2010)

A imunidade adquirida depende do desenvolvimento, estimulado pela presença do parasito, de resistência a re-infecção por estes parasitos. Esta imunidade é somente parcial, não prevenindo totalmente, mas diminuindo as chances de reincidência. Ela pode também retardar o desenvolvimento e fertilidade dos parasitos. É quase certo que este tipo de imunidade ocorre em doenças parasitárias com relativa frequência e que constitui um dos fatores limitantes do número de parasitos (PHILLIPS, 2009).

#### ***2.4. Parasitismo em peixes***

Na região Neotropical, estima-se que existam 4035 espécies de peixe estritamente de água doce, os quais representam aproximadamente 31% das cerca de 13.000 espécies conhecidas em todo o mundo para o mesmo ambiente (EIRAS *et al.*, 2010). Assim, os peixes de águas interiores são um recurso natural dos mais preciosos do país, e a consciência deste fato tem levado ao crescimento do interesse pelo estudo da sua taxonomia e biologia, as quais contribuem significativamente para o estabelecimento de medidas adequadas de gestão e proteção das populações naturais (EIRAS *et al.*, 2010).

Provavelmente pela facilitação ao acesso e a penetração de agentes patogênicos em ambientes aquáticos, os peixes estão entre os vertebrados mais parasitados (THATCHER, 1981). A quantificação das espécies de parasitos que se conhece é, por razões óbvias, difícil de efetuar (EIRAS, 1994). Mêus e Renaud (2002) estimam representar mais da metade dos organismos viventes.

Os peixes podem ser parasitados por várias espécies de organismos pertencentes a inúmeros grupos (EIRAS, 1994), entre os principais estão os protozoários, helmintos e microcrustáceos.

##### ***2.4.1 Protozoa***

Os protozoários possuem inúmeras formas, por isso estão classificados em distintos filos. Há espécies que são ectoparasitos enquanto outras são endoparasitos. A grande maioria das formas tem um ciclo de vida simples, monoxeno, enquanto outros, tipicamente parasitos sanguíneos (mas não apenas estes), têm que utilizar um segundo hospedeiro para completar seu ciclo de vida. É claro que, neste caso, esse ciclo é bastante complexo pelas condições ecológicas particulares que por vezes influenciam as relações entre os dois hospedeiros envolvidas.

Os protozoários são muito importantes no âmbito da ictioparasitologia, pois algumas espécies são patogênicas, especialmente em pisciculturas, onde podem causar altas taxas de mortalidade em peixes, acarretando em prejuízos econômicos consideráveis (EIRAS, 1994).

As modalidades de reprodução são também muito variáveis indo desde uma simples divisão binária ou processos assexuados mais eficientes como esquizogonia, até complexos sistemas sexuais como acontece nos Apicomplexa. As modalidades de desenvolvimento dos protozoários estão razoavelmente bem conhecidas na maior parte dos casos (EIRAS, 1994).

Entre as espécies de protozoários mais comuns encontradas em peixes estão *Piscinoodinium pillulare* (SCHAPERCLAUS, 1954), *Ichthyobodo necator* (HENNEGUY, 1883), *Trypanosoma* GRUBY, 1843, Coccidia, *Ichthyophthirius multifiliis* FOUQUET, 1876, *Chilodonella* STRAND, 1926 e *Trichodina* EHRENBERG, 1838 (Figuras 2 e 3) (EIRAS *et al.*, 2010).



Figura 2. *Rhamdia quelen* com *I. multifiliis* no tegumento, chamada doença dos pontos brancos (a), *I. mutifiliis* abaixo de algumas camadas de células epiteliais (b) (EIRAS *et al.*, 2010).

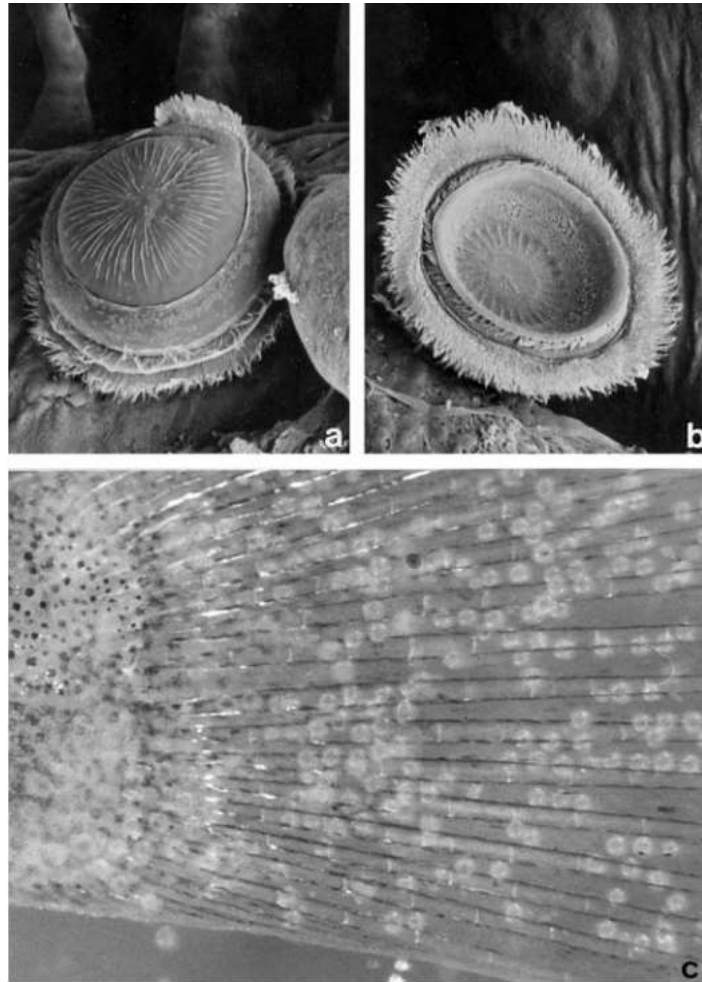


Figura 3. *Trichodina* sp. nas brânquias de *Pleuronectes platessa* (a, b) e elevada densidade de parasitose em, *Oreochromis mossambicus* (c) (EIRAS *et al.*, 2010).

#### 2.4.2 Myxozoa

Sua posição sistemática e seu ciclo de vida foram por muito tempo discutidos. Atualmente não existem dúvidas de que devem ser incluídos nos metazoários de simetria bilateral, assim como está bem estabelecido que o ciclo de vida envolva dois hospedeiros: um invertebrado, que é o hospedeiro definitivo, em que ocorrem os processos sexuais, e um vertebrado, no qual o parasito se multiplica assexuadamente. O estudo de sua biologia molecular e o reconhecimento de uma nova classe, Malacosporea, provocou nos últimos anos profundas transformações na sistemática dos Myxozoa (EIRAS *et al.*, 2010). Revisões recentes sobre sua sistemática, evolução e biodiversidade e patologia provocada foram publicadas por Lom e Dyková (2006), Canning e Okamura (2004) e Feist (2008).

A grande maioria de seus hospedeiros são peixes de água doce e marinhos, principalmente em peixes ósseos. Algumas espécies já foram descritas em reptéis e anfíbios (ver em EIRAS, 2005).

Apesar do caráter relativamente benigno da maioria das infecções causadas por Myxozoa, este grupo é responsável por algumas importantes doenças que podem causar altas taxas de mortalidade em piscicultura, com inerentes prejuízos econômicos. Ex: doenças do rodopio, cujo agente etiológico é *Myxobolus cerebralis* (Figura 4) e a doença renal proliferativa, provocada pelo Malacosporea *Tetracapsuloides briosalmonae*, as duas importantes em salmonídeos (EIRAS *et al.*, 2010).



Figura 4. Granuloma craniano, causado por *Myxobolus cerebralis* em truta marron. Foto: Larry S. Roberts (SCHMIDT; ROBERTS, 2009).

#### 2.4.3 Monogenea

Uma classe pertencente ao Filo Platyhelminthes, são parasitos comuns de peixes de todos ambientes, apresentando enorme diversidade (cerca de 5 mil espécies descritas) (WHITTINGTON, 2005; HAYWARD, 2005). Sua biologia geral foi recentemente descrita por Buchmann e Bresciani (2006). São classificados como ectoparasitos, que habitam as brânquias, pele e fossas nasais, e um pequeno número como endoparasitos, inclusive dos vasos sanguíneos (MOLLER; ANDERS, 1986; KEARN, 1987), hermafroditas, e que têm ciclo de vida monoxeno e com elevadíssima especificidade parasitária, ocorrendo apenas em um hospedeiro ou hospedeiros filogeneticamente muito próximos (KEARN; BURT, 1982).

Os monogenéticos de água doce tendem a ser menores do que as formas marinhas, variando de um milímetro a mais de 3 cm. A característica mais usual para reconhecer os indivíduos do grupo é o órgão de fixação situado na extremidade posterior (haptor, opistator ou opistohaptor). Esta estrutura é achatada e, geralmente, em forma de disco, guarnecida com

estruturas esclerotizadas, tais como: âncoras (ganchos grandes); barras, que sustentam as âncoras; e ganchos marginais. Em alguns gêneros o haptor apresenta ventosas, grampos ("clamps") ou lóculos ("loculi") ao invés de âncoras. A extremidade anterior dos monogenéticos pode também fixá-lo ao tecido do hospedeiro por meio de lóbulos cefálicos e glândulas de cimento ou por meio de uma ventosa oral. Este complexo de artifícios anteriores para fixação tem sido algumas vezes, chamado de prohaptor (Figuras 5 e 6). Dois pares de ocelos estão presentes na extremidade anterior de muitos monogenéticos, devido a fototaxia (THATCHER, 2006; EIRAS *et al.*, 2010).

Devido a seu ciclo de vida monóxeno (Figura 7), os monogenéticos se reproduzem com rapidez e o confinamento de peixes da mesma espécie em tanques de piscicultura, é uma ótima condição para a proliferação, o que faz destes parasitos um dos grandes problemas desta atividade (TAKEMOTO *et al.*, 2004).



Figura 5. *Linguadactyloides* penetrando no filamento branquial de *Oxydoras niger* com hiperplasia ao redor do ponto de fixação (THATCHER, 2006).

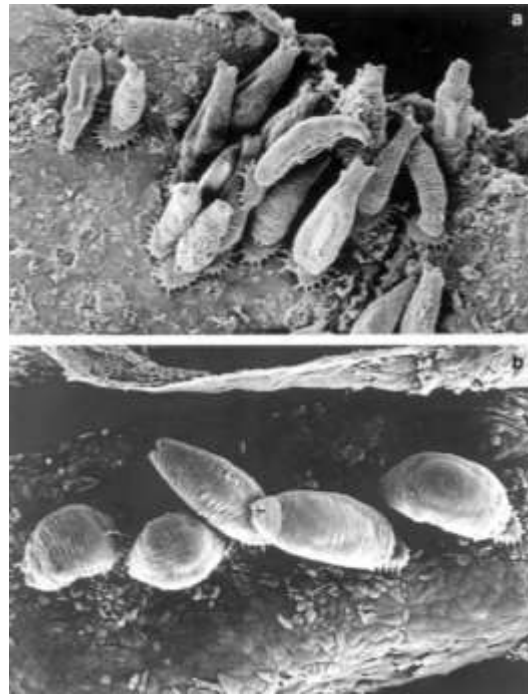


Figura 6. *Gyrodactylus salaris* em salmão do Atlântico (a), *Gyrodactylus derjavivi* em truta marron (BUCHMANN; BRESCIANI, 2006).

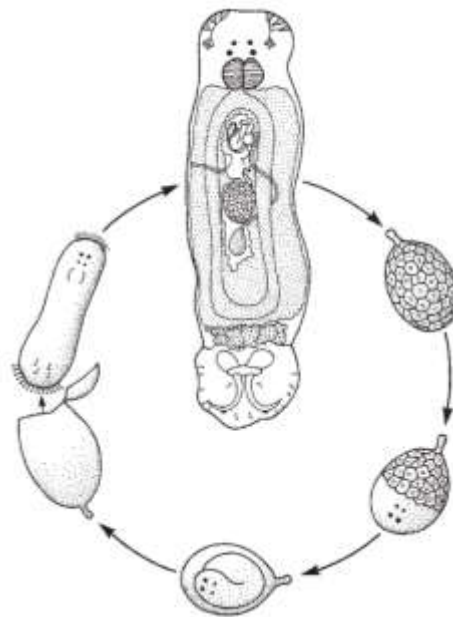


Figura 7. Ciclo de vida de vida de monogoneas ovíparas (*Pseudodactylogyrus anguillae*). Desenho de Beth Beyerholm (BUCHMANN; BRESCIANI, 2006).

#### 2.4.4 Trematoda (Digenea)

São Platyhelminthes endoparasitos, que frequentemente parasitam peixes dulcícolas e marinhos (EIRAS, 1994; EIRAS *et. al.*, 2010). Estes helmintos têm um corpo geralmente arredondado, em forma de folha ou mesmo alongado, variando de um a vários milímetros de



comprimento. Na maioria das espécies existem duas ventosas, sendo uma anterior, que quase sempre rodeia a boca, e uma ventral, sensivelmente na linha média ventral a uma distância variável da extremidade anterior (Figura 8) (EIRAS, 1994; BULLARD; OVERSTREET, 2008).

São via de regra, de ciclo evolutivo indireto e complexo, envolvendo vários estágios de desenvolvimento: adulto, ovo, miracídio, esporocisto, esporocisto filho, rédia, cercária e metacercária, utilizando pelo menos um hospedeiro intermediário (molusco), tendo sempre como hospedeiro definitivo um vertebrado, podem ser um peixe, um mamífero ou uma ave piscívora (HICKMAN *et al.*, 2004)(Figura 9). Encontrados preferencialmente no tubo digestivo quando adultos, mas podendo atacar todos os demais órgãos ou estruturas dos hospedeiros. Como metacercárias são encontradas principalmente encistadas na musculatura, tegumento, sistema nervoso, olhos, gônadas, rim e fígado (EIRAS *et al.*, 2006).

Todos Digeneas são hermafroditas, com exceção dos que parasitam o sistema sanguíneo de mamíferos (Schistosomatodae) (EIRAS *et al.*, 2010). A patogenia provocada pelos trematóides geralmente depende da espécie, localização, tamanho e fase de evolução dos parasitos (PAVANELLI *et al.*, 2008). Os prejuízos causados na aquicultura podem também ser consideráveis, devido à mortalidade dos peixes e à depreciação de seus filés provocados pela presença de metacercárias (EIRAS *et al.*, 2010).

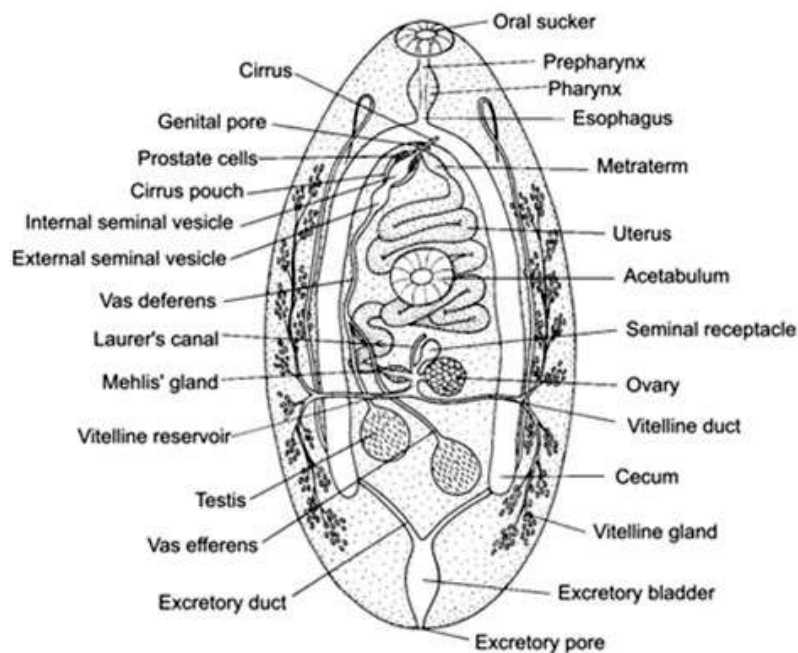


Figura 8. Representação da estrutura e morfologia de digenético. Desenho de William Ober (WHITFIELD, 2009).

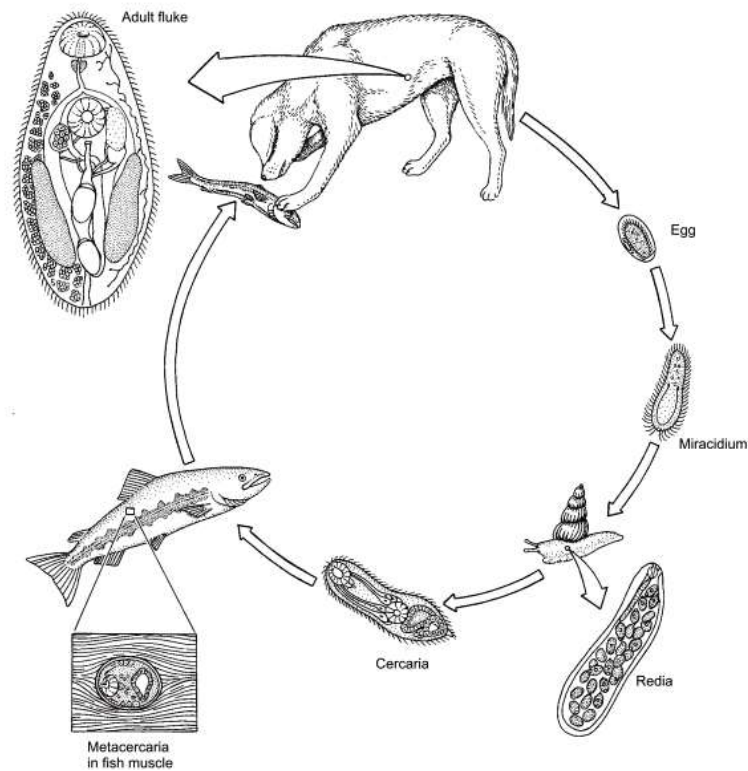


Figura 9. Ciclo de vida de Digenea (KRULL; MAPES, 2009).

#### 2.4.5 Cestoda

A classe Cestoda também pertencente ao filo Platyhelminthes, vulgarmente denominados “tênia” (BARNES *et al.*, 1995), são representados por endoparasitos de corpo alongado, em forma de fita, constituídos por segmentos ou proglotes, cujo conjunto forma o estróbilo e nos quais se repetem os órgãos sexuais masculinos e femininos (Figuras 10 e 11) (EIRAS, 1994, EIRAS *et al.*, 2010). Não possuem sistema digestório, sendo que sua nutrição se dá pela absorção direta pela neoderme de nutrientes disponíveis no intestino do hospedeiro. A neoderme dos cestóides é provida de microvilosidades denominadas microtríquias, que aumentam a superfície de absorção e parecem estar envolvidas na proteção contra enzimas proteolíticas do hospedeiro (BOEGER; PEREIRA, 2002). Os órgãos de fixação encontram-se apenas na extremidade anterior (escólex), podem ser de vários tipos: bótrias, botrídeas,

ventosas, ganchos e elementos glandulares. Devido a essa falta de tubo digestório e falta de boca, já foram chamados de “os mais parasitas de todos os parasitas” (EIRAS, 1994, EIRAS *et al.*, 2010).

Constitui um dos principais helmintos encontrados em peixes de água doce da América do Sul, sendo pertencente a ordem Proteocephalidea o mais comumente encontrado (PAVANELLI *et al.*, 1997).

São de ciclo evolutivo complexo, podendo utilizar até três hospedeiros intermediários na sua evolução, sendo o primeiro representado por copépodes. Como os demais cestóides, na fase adulta são parasitos específicos do intestino. Nas fases larvais podem se apresentar encistados em vários órgãos e/ou estruturas de seus hospedeiros (Figura 12) (PAVANELLI *et al.*, 1997).

A patogenia provocada por cestóides em peixes é muito variável, podendo ser causada pelas formas larvares e adultas. Os cestóides adultos no lúmen intestinal do hospedeiro definitivo geralmente causam pouco ou nenhum prejuízo. Podem provocar desde apenas irritação no local de fixação do escólex com um concomitante aumento na produção de muco até lesões significativas, como verificado em *Zungaro zungaro* (= *Paulicea lutkeni*) pelo cestóide *Jauella glandicephallus*, causando destruição epitelial, bem como perfuração de várias camadas da parede intestinal, inclusive da serosa, o que provoca a formação de camadas fibrosas rodeando os parasitos, com espessura que pode ser bastante maior do que a da parede intestinal (EIRAS, 1994; PAVANELLI *et al.*, 2008). A invasão da larva plerocercóide na parede intestinal do peixe hospedeiro intermediário acarreta hemorragia temporária, seguida de alguma reação inflamatória e eventual encapsulação dos invasores. Os plerocercóides encapsulados são frequentemente vistos em grandes números e quando presentes na parede intestinal podem diminuir a capacidade dos peixes de absorver nutrientes (EIRAS, 1994).

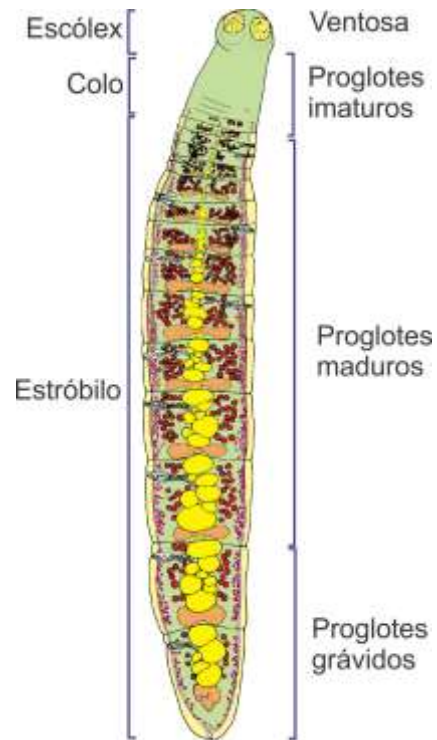


Figura 10. Estrutura do corpo de cestóides.

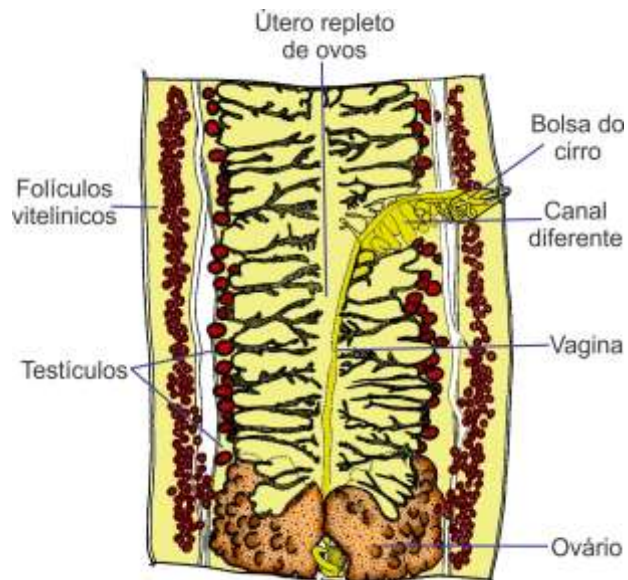


Figura 11. Proglote grávido com estruturas reprodutivas.

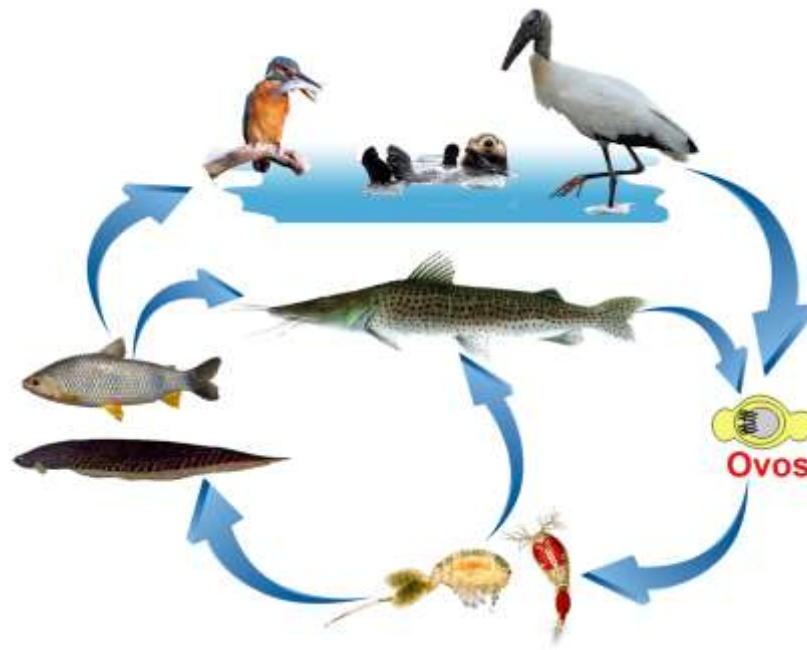


Figura 12. Ciclo de vida cestóides.

#### 2.4.6 Nematoda

O filo Nematoda compreende formas de vida livre que podem ser encontradas praticamente em qualquer ponto do planeta, e numerosas formas que se caracterizam por serem parasitos, nas quais, frequentemente são encontrados em peixes. Como característica estes animais tem um corpo alongado, cilíndrico, não segmentado, mais ou menos afilado nas extremidades e coberto por uma cutícula (EIRAS, 1994; EIRAS *et al.*, 2010).

A maioria dos nematóides é dióica, com dimorfismo sexual. Normalmente, o macho é menor que a fêmea e possui um par de espículas copulatórias na extremidade posterior (Figuras 13 e 14). A fertilização é interna, sendo que a maioria das espécies é ovípara. E pelo fato de possuírem cutícula, necessitam de um processo de muda, que lhes permite o crescimento, sofrendo quatro mudas antes de atingir o estado adulto (HICKMAN *et al.*, 2004; EIRAS *et al.*, 2010).

Os peixes podem ser hospedeiros intermediários, definitivos e paratênicos no ciclo de vida dos nematoides, sendo hospedeiros definitivos tanto peixes, quanto aves e mamíferos. Este ciclo pode ser mais ou menos complexo e envolver vários hospedeiros (ANDERSON, 2000), sendo raramente monóxeno (Figura 15) (EIRAS, 1994).

A patogenia em peixes é de um modo geral, pouco significativa, sendo que as formas que se encontram extraintestinalmente são mais patogênicos do que os que se situam no tubo digestório, e a severidade das lesões depende muitas vezes da espécie de hospedeiro e parasito (EIRAS *et al.*, 2010).

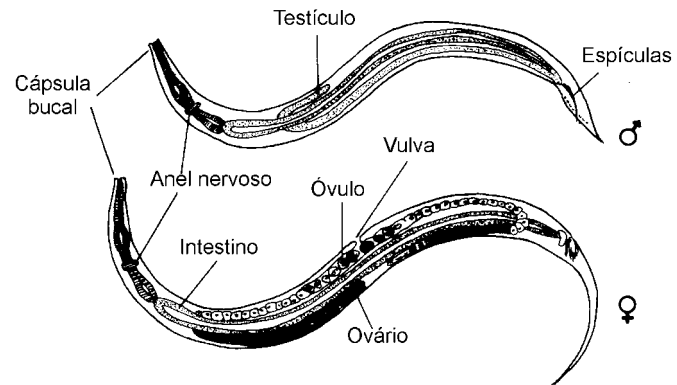


Figura 13. Nematoides macho e fêmea (HICKMAN *et al.*, 2004).

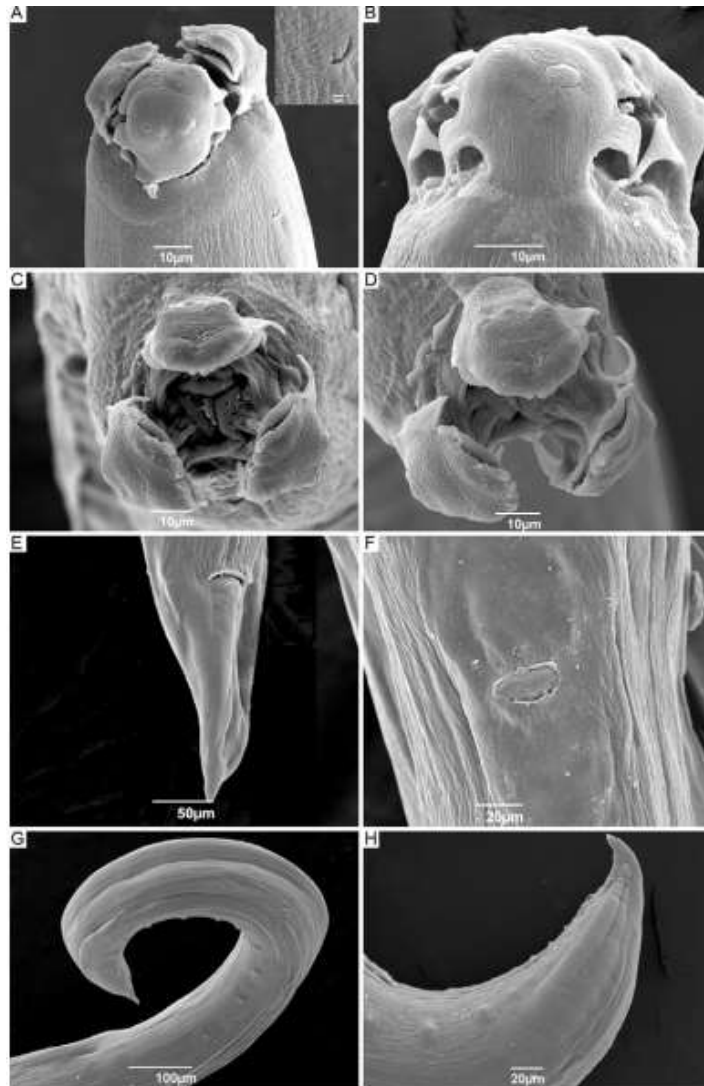


Figura 14. *Raphidascaris (Sprenstascaris) lanfrediae*, microscopia eletrônica, parte anterior do corpo (a), lábios laterais com projeções e papila (b), vista apical dos lábios com projeções (c, d), cauda fêmea vista ventro-lateral (e), vulva da fêmea (f), parte posterior macho (g, h) (MELO *et al.*, 2011).

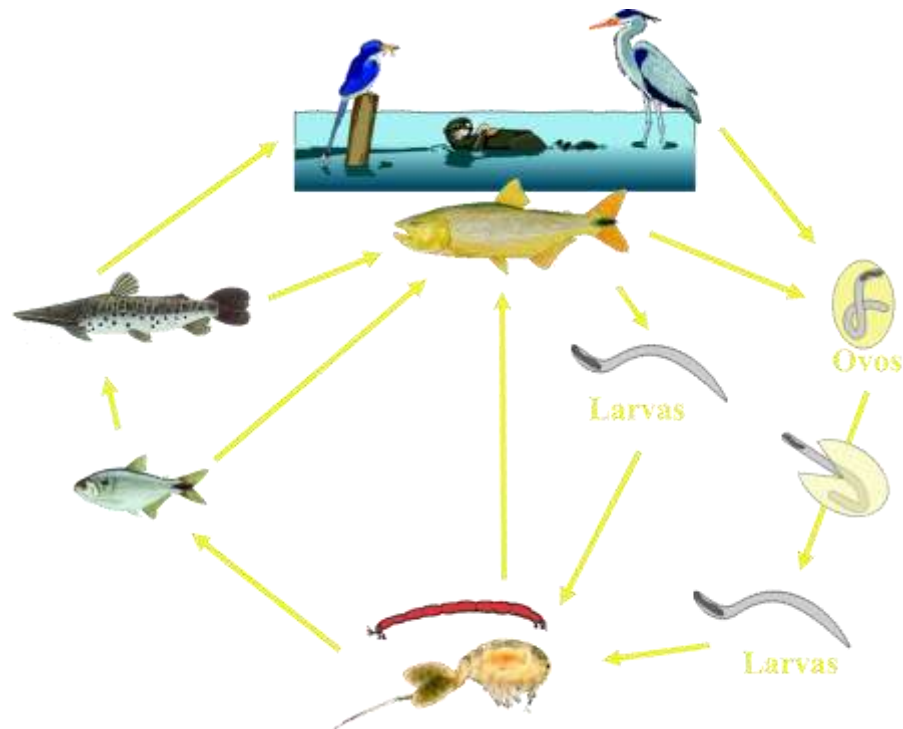


Figura15. Ciclo de vida nematóides.

#### 2.4.7 Acanthocephala

Os acantocéfalos são helmintos invertebrados que possuem uma probóscide espinhosa que caracteriza e distingue este grupo. Esta probóscide é cilíndrica e invaginável, com fileiras de espinhos curvos utilizados para fixar no intestino do hospedeiro. São pseudocelomados e não têm boca e sistema digestório e, portanto, devem absorver seus nutrientes através da parede do corpo (Figuras 16 e 17). Os sexos são separados, sendo que, normalmente, as fêmeas são maiores. Os acantocéfalos são exclusivamente endoparasitos de vertebrados quando adultos e parasitam os invertebrados durante o estágio larval (HICKMAN *et al.*, 2004, THATCHER, 2006).

O número de espécies é superior a mil, das quais mais da metade são parasitos de peixes, sejam marinhos ou de água doce (TARASCHEWSKI, 2008). De acordo com Amin (1987), os acantocéfalos que parasitam os peixes pertencem às classes Palaeacanthocephala, Eoacanthocephala e Polyacanthocephala, sendo a maioria inclusa nas duas primeiras.

O ciclo de vida dos acantocéfalos é heteroxeno, envolvendo dois hospedeiros. A cópula ocorre no intestino do hospedeiro definitivo (EIRAS *et al.*, 2010). A patogenia



depende da espécie, do número e do tamanho dos parasitos, além do porte do hospedeiro. Depende também da penetração da probóscide: se superficial, atingindo apenas a mucosa, ou se penetra nas camadas internas do intestino (PAVANELLI *et al.*, 2008).

Um aspecto bastante interessante e que tem sido estudado especialmente nos últimos anos diz respeito à possibilidade de serem bioindicadores, devido à capacidade que os acantocéfalos têm de acumular metais pesados (SURES, 2004).

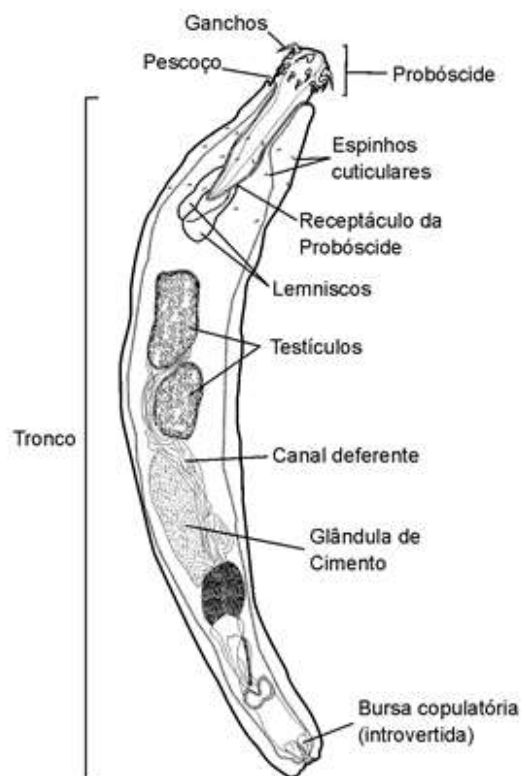


Figura 16. Estrutura do corpo de acantocéfalo macho.

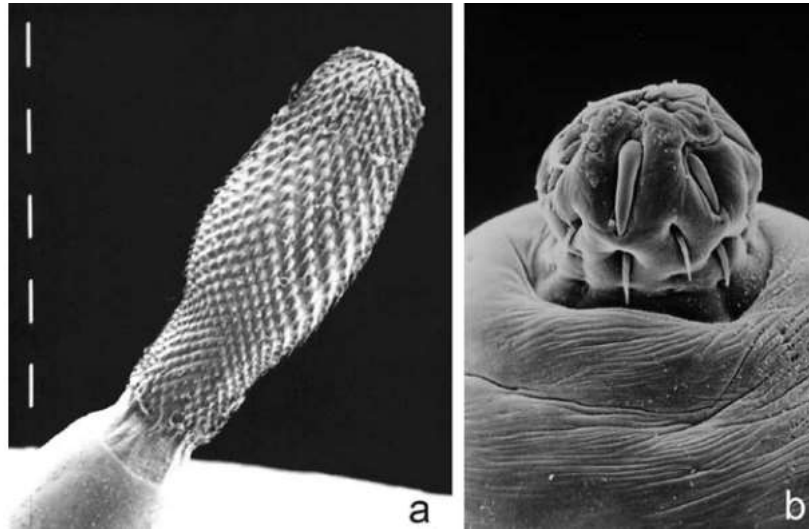


Figura 17. Probóscide de *Paracavisoma impudica* parasito de *Oxydoras kneri* (a), *Neoechinorhynchus curemai* parasito de *Prochilodus lineatus* (EIRAS *et al.*, 2010).

#### 2.4.8 Crustacea

São parasitos de peixes marinhos e de água doce e algumas espécies extremamente importantes na piscicultura, pois podem provocar elevadas mortalidades, devido a dificuldade de seu tratamento e erradicação (EIRAS *et al.*, 2010). Entre os principais crustáceos parasitos de peixes estão os copépodes, branquiúros e isópodos.

##### 2.4.8.1 Copepoda

Copépodes são crustáceos, geralmente com menos de 3 mm de comprimento, que formam uma importante parte do zooplâncton. Como tal, eles servem como alimento para muitas espécies de peixes. Quando parasitos de peixes podem ser observados em qualquer lugar da superfície dos hospedeiros, nas narinas e brânquias, sendo considerados ectoparasitos (EIRAS, 1994).

Geralmente apenas as fêmeas são parasitos e o macho morre depois da cópula. Por isso os machos são pouco modificados morfológicamente em relação aos espécimes de vida livre, pois não necessitam das modificações morfológicas relacionadas com o parasitismo (EIRAS *et al.*, 2010).

As três famílias parasitas mais comumente encontradas no Brasil são da família Ergasilidae, Vaigamidae e Lernaeidae (Figuras 18 e 19) (THATCHER, 2006).

O ciclo de vida dos copépodes geralmente é monoxeno e apresenta importantes variações relacionadas com o parasitismo, em especial o número de fases de náuplios, que é bastante variada, embora muitas vezes ocorra uma redução em relação às formas de vida livre. É importante destacar que esta fase não é infectante, porém, em alguns casos, evolutivamente, tem a vantagem de ser uma fase curta, favorecendo as fases de copepoditos, que podem ser infectantes (EIRAS *et al.*, 2010).

Devido a sua fixação nas brânquias podem causar oclusão parcial ou completa do vaso eferente das lamelas secundárias por trombose ou pressão, bem como fusão mais ou menos acentuada das lamelas provocando uma redução da superfície respiratória, verificando-se intensa produção de muco pelas brânquias (EIRAS, 1994; TAKEMOTO *et al.*, 2010). E quando presentes no tegumento causam lesões que viabilizam a entrada de fungos e bactérias (THATCHER, 2006).

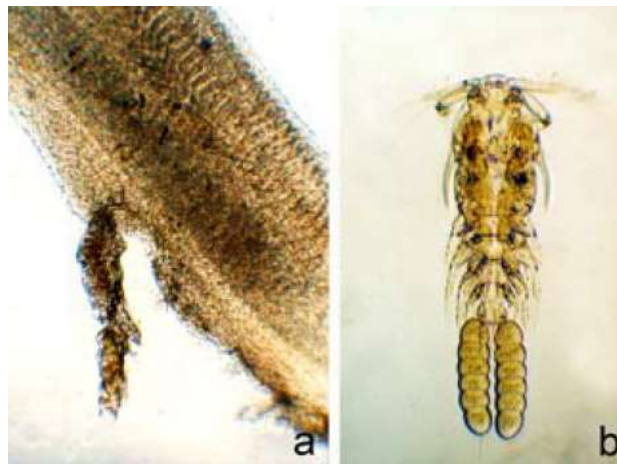


Figura 18. Ergasilidae aderido ao filamento branquial (a), Vaigamidae (b) (EIRAS *et al.*, 2010).



Figura 19. *Lernaea cyprinacea* em *Astyanax altiparanae* (EIRAS *et al.*, 2010).

#### 2.4.8.2 Branchiura

Crustáceos parasitos de peixes dulcícolas e marinhos, que originalmente haviam sido enquadrados como copépodes, mas na realidade são bem diferentes. Compreendem uma única família (Argulidae), com quatro gêneros – *Argulus*, *Dolops*, *Chonopeltis* e *Dipteropeltis* – com cerca de 210 espécies (MOLLER *et al.*, 2007). No Brasil, são mais comuns *Argulus* e *Dolops*, enquanto *Dipteropeltis* ocorre muito raramente (EIRAS *et al.*, 2010). Em *Argulus* e *Dipteropeltis*, o primeiro par de maxilas é modificado para formar duas estruturas em forma de ventosas e em *Dolops* elas são preênseis e terminam em fortes garras (Figura 20) (THATCHER, 2006).

Caracterizam-se por terem o corpo achatado dorsoventralmente, e coberto por uma carapaça convexa, fundida na cabeça. Podem medir cerca de 5 a 30 mm, fixam-se em brânquias, câmaras branquiais ou superfície do corpo sendo um dos maiores ectoparasitos de peixes conhecidos. Ambos os sexos são parasitos e a transmissão é direta, uma vez que eles nadam ativamente em direção a um peixe e o atacam. Aliás, todos abandonam o hospedeiro para efetuar a postura dos ovos (embora mais raramente a cópula possa ocorrer também sobre o peixe), sendo esta a única ocasião em que não estão em contato com o peixe.

No ato da alimentação, perfuram a pele de seus hospedeiros com suas peças bucais e injetam uma secreção anticoagulante e digestiva. A boca dos argulídeos é uma estrutura tubular com mandíbulas cortantes próxima ao ápice, na qual provocam lesões. A gravidade da parasitose depende, sobretudo, da intensidade da infestação. Por outro lado, numerosas infecções secundárias, provocadas por agentes patogênicos oportunistas, podem ocorrer. (THATCHER, 2006; EIRAS *et. al.*, 2010).



Figura 20. *Dolops reperta* – fêmea (vista ventral) (THATCHER, 2006).

#### 2.4.8.3 Isopoda

São crustáceos com corpo achatado dorsoventralmente, cuja morfologia geral não difere muito da dos seus parentes de vida livre. Há várias espécies parasitas de peixes dulcícolas e marinhos e todas são ectoparasitos (Eiras *et al.*, 2010). Estes parasitos são encontrados principalmente na superfície corporal dos peixes, na cavidade bucal e câmara branquial, outras podem-se aprofundar nos tecidos do hospedeiro vivendo no interior de bolsas com orifícios por onde eles têm contato com o meio externo (Figura 21) (EIRAS, 1994).

Os isópodes parasitos são hermafroditas protrândricos, desenvolvendo-se primeiro como machos e depois como fêmeas. A patologia provocada pelos isópodes varia de acordo com sua espécie, localização e seu tamanho (EIRAS *et al.*, 2010). Espécimes de grandes dimensões parasitando a câmara branquial causam destruição e compressão dos filamentos das brânquias causando dificuldades respiratórias. A fixação com seus pés modificados causam a destruição de células epiteliais e lesões tegumentares podendo diminuir a

capacidade de natação dos hospedeiros, assim como parasitos que se fixam próximo aos olhos podem provocar hemorragias oculares. Não existem registros de grandes prejuízos determinados por estes parasitos nos peixes de cultivo do Brasil (PAVANELLI *et al.*, 2008).



Figura 21. Isópoda na câmara branquial de *Hoplias malabaricus* (PAVANELLI *et al.*, 2008).

### Referências

ANDERSON, R.C. **Nematode Parasites of Vertebrates: Their Development and Transmission**. 2 ed. Cabi Publishing, 2000.

ARAÚJO, A.; FERREIRA, L. F. Homens e parasitos: a contribuição da paleoparasitologia para a questão da origem do homem na América. **Revista USP**, v.34, p.58-69, 1997.

BAER, J. G. **Ecology of Animal Parasites**. University of Illinois Press: Urbana, 1952.

BARNES, R.S.K.; CALOW, P.; OLIVE, P.J.W. **Os Invertebrados: Uma nova síntese**. São Paulo: Editora Atheneu, p. 526-528, 1995.

BAUER, O. N. Parasitic diseases of cultured fishes and methods of their prevention and treatment. In: DOGIEL, V. A.; PETRUSHEVSKI, G. K.; POLYANSKI, Y. I. (Ed.) **Parasitology of fishes, English translation by Z. Kabata (1970)**, Neptune, N. J.: T.F.H. Publishers, 1961.

BOEGER, W. A.; PEREIRA, J. JR. Platyhelminthes. In: RIBEIRO-COSTA, C. S.; ROCHA, R. M. (Ed.) **Invertebrados: manual de aulas práticas**. Ribeirão Preto: Holos, 2002, p. 51-62.

- BOWER, S. M. Parasitic diseases of shellfish. In: WOO, P.T.K. (Ed.) **Fish Diseases and Disorders: Protozoan and Metazoan Infections**. Cabi Publishing, Wallingford, Oxon, 2006. p.642.
- BROUDEUR, J.; VET, L.E.M. Usurpation of host behavior by a parasitic wasp. **Animal Behaviour**, v.48, p. 187-192, 1994.
- BUCHMANN, K.; BRESCIANI, J. Monogenea (Phylum Plathyelminthes). In: WOO, P.T.K. (Ed.) **Fish Diseases and Disorders: Protozoan and Metazoan Infections**. Cabi Publishing, Wallingford, Oxon, 2006, p. 294-341.
- BULLARD, S.A.; OVERSTREET, R.M. Digeneans as enemies of fishes. In: EIRAS, J.C.; SEGNER, WAHLI, H. T.; KAPOOR, B.G. (Ed.) **Fish Diseases**. Science Publishers, Enfield (NH), 2008, p. 817-975.
- BURRESON, E. M. Phylum Annelida: Hirudinea as vectors and diseases agents In: WOO, P.T.K. (Ed.) **Fish Diseases and Disorders: Protozoan and Metazoan Infections**. Cabi Publishing, Wallingford, Oxon, 2006, p. 566-591.
- BROOKS, D. R.; MCLENNAM, D. A. *Parascript: Parasites and the Language of Evolution*, Smithsonian Institution Press, Washington, 1993.
- CANNING, E.U.; OKAMURA, B. Biodiversity and evolution of the Myxozoa. **Advances in Parasitology**, v. 56, p. 43-131, 2004.
- CLAYTON, D. H.; BUSH, S. E.; GOATES, B. M.; JOHNSON, K. P. Host defense reinforces host–parasite cospeciation. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v.15, p. 694–699, 2003.
- CHENG, T. C. **General Parasitology**. New York and London, Academic Press, 1973.
- COMBES, C. **Parasitism: The ecology and evolution on intimate interactions**. Chicago: The University Chicago Press, 2001.
- CONE, D.K.; BURT, M.D.B. The host specificity of *Urocleidus adspectus* (Mueller, 1938) (Monogenea: Ancyrocephalinae). **Journal Parasitology**, v. 75, p.702-706, 1982.
- CONWAY, M. S. Parasites and the fossil record. **Parasitology**, v. 82, p. 489-509, 1981.

CURTIS, L. A. Vertical distribution of an estuarine snail altered by a parasite. **Science**, v. 235, p. 1509-1511.

DAY, J.F.; EDMAN, J.D. Malaria renders mice susceptible to mosquito feeding when gametocytes are most infective. **Journal Parasitology**, v. 69, p. 163-170, 1983.

DOGIEL, V. A. Ecology of the parasites of freshwater fishes. In: DOGIEL, V. A.; PETRUSHEVSKI, G. K.; POLYANSKI, Y. I. (Eds) **Parasitology of fishes**, English translation by Z. Kabata (1970), Neptune, N. J.; T.F.H. Publishers, 1961.

EIRAS, J. C.; REGO, A. A. Histopatologia em peixes resultante de infecções parasitárias. **Publicações do Instituto de Zoologia. Dr. Augusto Nobre**, v. 208, p. 1-12, 1989.

EIRAS, J. C. **Elementos de Ictioparasitologia**. Porto, Fundação Engenheiro António de Almeida, 1994.

EIRAS, J. C., PAVANELLI, G. C.; MACHADO M. H. Infection of *Oxidoras kneri* Bleeker (Pisces: Doradidae) by the Acanthocephalan *Paracavisoma impudica* (Diesing, 1851) Kritcher, 1957. **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz**, v. 90, p. 629-631, 1995.

EIRAS, J. C. An overview on the myxosporean parasites in amphibians and reptiles. **Acta Parasitology**, v. 50, p. 267-275, 2005.

EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes**. 2ª ed. Maringá: Editora EDUEM, 2006.

EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G. C. **Diversidade dos Parasitos de Peixes de Água Doce do Brasil**. Maringá: Editora Clichetec, 2010.

ESCH, G. W.; FERNÁNDEZ, J. C. **A Functional Biology of Parasitism. Ecological and Evolutionary Implications**. Chapman & Hall: London, 1993.

FEIST, S.W. Myxozoan diseases. In: In: EIRAS, J.C.; Segner, WAHLI, H., T.; KAPOOR, B.G. (Ed.) **Fish Diseases**. Science Publishers, Enfield (NH), v.2, p.614-682, 2008.

FEIST, SW; LONGSHAW, M. Phylum Myxozoa. In: WOO, P.T.K. (Ed.), **Fish Diseases and Disorders: Protozoan and Metazoan Infections**. Cabi Publishing, Wallingford, Oxon, 2006, p. 230-296.



- FRITZ, R.S. Selections for host modification by insect parasitoids. **Evolution**, v. 36, p. 283-288, 1982.
- GALAZZO, D. E.; DAYANANDAN, S.; MARCOGLIESE, D. J.; MCLAUGHLIN, J. D. Molecular systematics of some North American species of *Diplostomum* (Digenea) based on rDNA-sequence data and comparisons with European congeners. **Canadian Journal of Zoology**, v.30, p. 2207-2217, 2002.
- HAYWARD, C. J. Monogenea Polyopisthocotylea (ectoparasitic flukes). In: RHODE, K. (Ed.) **Marine Parasitology**. CSIRO Publishing, Melbourne, 2005. p. 55-63.
- HICKMAN, C. P. JR.; ROBERTS, L. S.; LARSON, A. **Princípios Integrados de Zoologia**. Trad. Marques, A. C. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2004.
- HOLMES, J. C.; BETHEL, W. M. Modification on intermediate host behaviour by parasites, In: CANNING, E. U.; WRIGHT, C. A. (Ed.) **Behavioural Aspects of Parasite Transmission**. Academic Press, London, 1972. p. 123-149.
- JOHNSON, K. P.; YOSHIZAWA, K.; SMITH, V.S. Multiple origins of parasitism in lice. **Proceedings Biological Sciences**, v. 271, p. 1771–1776.
- KEARN, G.C. The site of development of the monogenean *Calicotylekroyeri*, a parasite of rays. **Journal of the Marine Biological Association of the UK**, v.67, p. 77-78, 1987.
- KRITSKY, D. C.; LEIBY, P. D.; KAYTON, R. J. A rapid stain technique for the haptor bars of *Gyrodactylus* species (Monogenea). **Journal Parasitology**, v. 64, p. 172-174, 1978.
- KRULL, W. H; MAPES, C. R. Digeneans: Plagiorchiformes and Opisthorchiformes. In: GERALD, J.; SCHMIDT, D.; ROBERTS, L. S. (Ed.) **Foundations of Parasitology**, Mc Graw Hill, Higher Education, 2009, p. 288.
- LOM, J.; DYKOVÁ, I. Myxozoan genera: definition and notes on taxonomy, life-cycle terminology and pathogenic species. **Folia Parasitology**, v. 53, p. 1-36, 2006.
- LOWENBERGER, C.A; RAU, M.E. *Plagiorchis elegans*: emergence, longevity and infectivity of cercarie, and host behavioural modifications during cercarial emergence. **Parasitology**, v.109, p.65-72, 1994.

- MACHADO, P. M.; TAKEMOTO, R. M.; PAVANELLI, G.C. *Diplostomum* (*Austrodiplostomum*) *compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes, Digenea) metacercaria in fish from the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. **Parasitology Research**, v. 97, p.436-444, 2005.
- MARTINS, M. L.; FUJIMOTO, R. Y.; NASCIMENTO, A. A.; MORAES, F. R. Ocorrência de *Diplostomum* sp. Nordmann, 1832 (Digenea: Diplostomidae) em *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) proveniente do reservatório de Volta Grande, MG, Brasil. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, v. 21, p. 263-266, 1999.
- MEÊUS, T.; RENAUD, F. Parasites within the new phylogeny of eukaryotes. **Trends Parasitology**, v. 18, p. 247-251, 2002.
- MELO, M. DE F. C.; SANTOS, J. N.; GIESE, E. G.; SANTOS, E.G.N.; SANTOS, C. P. (*Raphidascaaris* (*Sprentascaaris*) *lanfrediae* sp. nov. (Nematoda: Anisakidae) from the fish *Satanoperca jurupari* (Osteichthyes: Cichlidae). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro**, v. 106, p. 553-556, 2011.
- MICCHALAKIS, Y. Parasitism and the evolution of life-history traits. In: THOMAS, F.; GUÉGAN, J. F.; RENAUD, F. (Ed.) **Ecology e Evolution of Parasitism**. New York: Oxford University Press, 2009, p. 19-20.
- MOORE, J.; GOTELLI, N. J. A phylogenetic perspective on the evolution of altered host behaviours: a critical look at the manipulation hypothesis, In: Barnard, C. J.; BEHNKE, J. M. (Ed.) **Parasitism and host behavior**. London, 1990. p. 193-233.
- MOORE, J. Parasites and behaviour of biting flies. **Journal Parasitology**, v. 79, p.1-16, 1993.
- MOORE, J. The behavior of parasitized animals. **Bioscience**, v.45, p. 89-96, 1995.
- NEEDHAM, T.; WOOTTEN, R. The parasitology of teleosts. In: Roberts, R. J. (Ed.) **Fish Pathology**. London, 1978. p. 144-182.
- NEVES, D. P. **Parasitologia Humana**. 11<sup>a</sup> ed. Rio de Janeiro: Atheneu, 2001.
- MOLLER, H.; ANDERS, K. **Diseases and Parasites of Marine Fish**. H. MOLLER. (Ed.) Kiel, p. 365, 1986.

MOLLER, O.S.; OLESEN, J.; WALOSZEK, D. Swimming and cleaning in the free-swimming phase of *Argulus* larvae (Crustacea: Branchiura) – Appendage adaptation and functional morphology. **Journal Morphology**, v. 268, p. 1-11, 2007.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Ed. Guanabara Koogan S. A, 1988, p. 434.

PAVANELLI, G. C.; MACHADO, M. H. Proteocefalídeos parasitos de peixes em especial pimelodídeos, no rio Paraná, Brasil. **Revista Unimar**, v. 13, p. 163-175, 1991.

PAVANELLI, G. C.; MACHADO, M. H., TAKEMOTO, R.M. Fauna helmíntica de peixes do rio Paraná, região de Porto Rico, Paraná. In: VAZZOLER, A. E. A. M., AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. (Ed.) **A planície de inundação do Alto Rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Maringá, EDUEM, 1997. p. 307-329.

PAVANELLI, G. C.; EIRAS, J. C.; TAKEMOTO, R. M. **Doenças de peixes: profilaxia, diagnóstico e tratamento**. 3ª ed. Maringá: Eduem, 2008.

PESSÔA, S. B.; MARTINS, A. V. **Parasitologia Médica**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 1978.

PHILLIPS, S. M. Basic Principles and Concepts II: Immunology and Pathology. In: GERALD, J.; SCHMIDT, D.; ROBERTS, L. S. (Ed.) **Foundations of Parasitology**, Mc Graw Hill, Higher Education, 2009. p. 25.

POULIN, R. Evolution of Parasite Life History Traits: Myths and Reality. **Parasitology Today**, v. 2, p. 342-345, 1995a.

POULIN, R. “Adaptive” changes in the behavior of parasite animals: a critical review. **International Journal for Parasitology**, v. 65, p. 283-302, 1995b.

POULIN, R., MORAND, S. **Parasite Biodiversity**. Washington: Smithsonian Books, 2004. p. 1-10.

POULIN, R. **Evolutionary Ecology of Parasites**. 2ª ed. Reino Unido, Princeton University Press, 2007.

PRICE, P.W. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 1980. p. 237.

REGO, A. A.; PAVANELLI, G. C. *Jauella glandicephalus* gen. n., sp. n. e *Megathylacus brooksi* sp. n. cestóides patogênicos para o Jaú, *Paulicea luetkeni*, peixe pimelodideo. **Brazilian Journal of Biology**, v. 45, p. 643-652, 1985.

RICKLEFS, R. E. **A economia da natureza**. 5ª ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S. A. 503 p., 2009.

ROBERG, E. P. Coevolution and speciation. In: ROBERG, E. P (Ed.) **Marine Parasitology**. Cabi Publishing Wallingford, Oxon, 2005. p. 327-339.

ROHDE, K. **Ecology of Marine Parasites**. 2ª ed. Cab International: Wallingford, Oxon, UK, 1993.

ROHDE, K. Aspidogastrea. In: MADDISON, D. R.; MADDISON, W. P. 'Tree of Life'. Disponível em: <<http://tolweb.org/tree?group=Aspidogastrea&contgroup=Platyhelminthes>>. Acesso em: 15 març. 1999.

ROHDE, K. PARASITISM. In: LEVIN, S. (Ed.) **Encyclopedia of Biodiversity**. 2001. p. 463-484, Academic Press: New York.

ROHDE, K. Helminth Parasites. In: **Marine Parasitology**. Cabi Publishing Wallingford, Oxon, 2005, p. 47-116.

ROTHSCHILD, M.; CLAY, T. **Fleas, Flukes & Cuckoos**, Collins: London, 1952.

SCHMIDT, G. D.; ROBERTS, L. S. **Foundations of Parasitology**. 8ª Ed. Mc Graw Hill, Higher Education, 191 p., 2009.

SEPPÄLÄ, O. **Host manipulation by parasites: adaptation to enhance transmission?** Jyväskylä: University of Jyväskylä, 2005, p. 27.

SURES, B. Host–parasite interactions in polluted environments. **Journal of Fish Biology**, v. 73, p. 2133–2142, 2008.

SWIFT, J. Introduction to Parasitology In: GERALD, J.; SCHMIDT, D.; ROBERTS, L. S. (Ed.) **Foundations of Parasitology**. Mc Graw Hill, Higher Education, 2009, p. 1-9.

TAKEMOTO, R. M.; LIZAMA, M. DE LOS A. P.; GUIDELLI, G. M.; PAVANELLI, G. C. Parasitos de peixes de águas continentais. In: RANZANI-PAIVA, M. J. T.; TAKEMOTO, R.

M.; LIZAMA, M. DE LOS A. P (Ed.) **Sanidade de organismos aquáticos**. São Paulo, Editora Varela, 2004, p. 179-197.

TALIAFERRO, W. Basic Principles and Concepts I: Parasite Systematics, Ecology, and Evolution. In: GERALD, J.; SCHMIDT, D.; ROBERTS, L. S (Ed.) **Foundations of Parasitology**. Mc Graw Hill, Higher Education, 2009. p. 19.

TARASCHEWSKI, H. Host–parasite interactions in Acanthocephala: a morphological approach. **Advances in Parasitology**, v. 46, p. 1-179, 2008.

THATCHER, V. E. Patologia de peixes da Amazônia Brasileira. Aspectos gerais. **Acta Amazônica**, v. 11, p. 125-140, 1981.

THATCHER, V. E. **Amazon Fish Parasites**. 2<sup>a</sup> ed. Sofia-Moscow, Pensoft Publishers, 2006.

THOMPSON, J. N. Concepts of coevolution. **Trends Ecology Evolution**, v. 4, p. 179-183, 1989.

TINSLEY, R. C. Parasitism and hostile environments. In: THOMAS, F.; GUÉGAN, J. F.; RENAUD, F. (Ed.) **Parasitism & Ecosystems**. New York: Oxford University Press, 2005, p. 221.

WHITFIELD, P. J. Trematoda: Form, Function, and Classification of Digeneans. In: Gerald, J.; SCHMIDT, D.; ROBERTS, L. S (Ed.) **Foundations of Parasitology**, 2009, p. 229.

WHITTINGTON, I. D. Monogenea Monopisthocotylea (ectoparasitic flukes). In: RHODE, K. (Ed.) **Marine Parasitology**. CSIRO Publishing, Melbourne, 2005, p. 63-72.

VANCE, S.A. Morphological and behavioural sex reversal in mermithi infected mayflies. **Proceedings of the Royal Society London Biology**, v.263, p. 907-912, 1996.

ZRZAVY, J. The interrelationships of metazoan parasites: a review of phylum and higher-level hypotheses from recent morphological and molecular phylogenetic analyses. **Folia Parasitology**, v. 48, p. 81-103, 2001.



## **CAPÍTULO 2**

### **Composição e Estrutura da Comunidade Endoparasitária de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil**

Artigo elaborado e formatado conforme as normas para publicação científica no periódico Parasitology Research. Normas da revista anexo.

## ANEXO 1

### *Instructions for Authors*

#### Manuscript Submission

Submission of a manuscript implies: that the work described has not been published before; that it is not under consideration for publication anywhere else; that its publication has been approved by all co-authors, if any, as well as by the responsible authorities – tacitly or explicitly – at the institute where the work has been carried out. The publisher will not be held legally responsible should there be any claims for compensation.

#### Permissions

Authors wishing to include figures, tables, or text passages that have already been published elsewhere are required to obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format and to include evidence that such permission has been granted when submitting their papers. Any material received without such evidence will be assumed to originate from the authors.

#### Online Submission

Authors should submit their manuscripts online. Electronic submission substantially reduces the editorial processing and reviewing times and shortens overall publication times. Please follow the hyperlink “Submit online” on the right and upload all of your manuscript files following the instructions given on the screen.

#### Costs of Colour Illustrations

Online publication of color illustrations is always free of charge.

For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs of EUR 950 / US\$ 1150 (+ local tax) per article, irrespective of the number of figures in it.

#### Title page

#### Title Page

The title page should include:

The name(s) of the author(s)

A concise and informative title

The affiliation(s) and address(es) of the author(s)



The e-mail address, telephone and fax numbers of the corresponding author

#### Abstract

Please provide an abstract of 150 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

#### Keywords

Please provide 4 to 6 keywords which can be used for indexing purposes.

#### Text

#### Text Formatting

Manuscripts should be submitted in Word.

Use a normal, plain font (e.g., 10-point Times Roman) for text.

Use italics for emphasis.

Use the automatic page numbering function to number the pages.

Do not use field functions.

Use tab stops or other commands for indents, not the space bar.

Use the table function, not spreadsheets, to make tables.

Use the equation editor or MathType for equations.

Save your file in docx format (Word 2007 or higher) or doc format (older Word versions).

Manuscripts with mathematical content can also be submitted in LaTeX.

[LaTeX macro package \(zip, 182 kB\)](#)

#### Headings

Please use no more than three levels of displayed headings.

#### Abbreviations

Abbreviations should be defined at first mention and used consistently thereafter.

#### Footnotes

Footnotes can be used to give additional information, which may include the citation of a reference included in the reference list. They should not consist solely of a reference citation, and they should never include the bibliographic details of a reference. They should also not contain any figures or tables.

Footnotes to the text are numbered consecutively; those to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data). Footnotes to the title or the authors of the article are not given reference symbols.

Always use footnotes instead of endnotes.

#### Acknowledgments

Acknowledgments of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the reference list. The names of funding organizations should be written in full.

#### Scientific style

Please always use internationally accepted signs and symbols for units, SI units.

#### References

##### Citation

Cite references in the text by name and year in parentheses. Some examples:

Negotiation research spans many disciplines (Thompson 1990).

This result was later contradicted by Becker and Seligman (1996).

This effect has been widely studied (Abbott 1991; Barakat et al. 1995; Kelso and Smith 1998; Medvec et al. 1999).

##### Reference list

The list of references should only include works that are cited in the text and that have been published or accepted for publication. Personal communications and unpublished works should only be mentioned in the text. Do not use footnotes or endnotes as a substitute for a reference list.

Reference list entries should be alphabetized by the last names of the first author of each work.

##### Journal article

Gamelin FX, Baquet G, Berthoin S, Thevenet D, Nourry C, Nottin S, Bosquet L (2009) Effect of high intensity intermittent training on heart rate variability in prepubescent children. *Eur J Appl Physiol* 105:731-738. doi: 10.1007/s00421-008-0955-8

Ideally, the names of all authors should be provided, but the usage of “et al” in long author lists will also be accepted:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325–329

##### Article by DOI

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med.* doi:10.1007/s001090000086

#### Book

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics.* Blackwell, London

#### Book chapter

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York, pp 230-257

#### Online document

Cartwright J (2007) Big stars have weather too. IOP Publishing PhysicsWeb. <http://physicsweb.org/articles/news/11/6/16/1>. Accessed 26 June 2007

#### Dissertation

Trent JW (1975) *Experimental acute renal failure.* Dissertation, University of California

Always use the standard abbreviation of a journal's name according to the ISSN List of Title Word Abbreviations, see

[www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php](http://www.issn.org/2-22661-LTWA-online.php)

For authors using EndNote, Springer provides an output style that supports the formatting of in-text citations and reference list.

[EndNote style \(zip, 3 kB\)](#)

#### Tables

All tables are to be numbered using Arabic numerals.

Tables should always be cited in text in consecutive numerical order.

For each table, please supply a table caption (title) explaining the components of the table.

Identify any previously published material by giving the original source in the form of a reference at the end of the table caption.

Footnotes to tables should be indicated by superscript lower-case letters (or asterisks for significance values and other statistical data) and included beneath the table body.

#### Artwork and Illustrations Guidelines

For the best quality final product, it is highly recommended that you submit all of your artwork – photographs, line drawings, etc. – in an electronic format. Your art will then be produced to the highest standards with the greatest accuracy to detail. The published work will directly reflect the quality of the artwork provided.

Electronic Figure Submission

Supply all figures electronically.

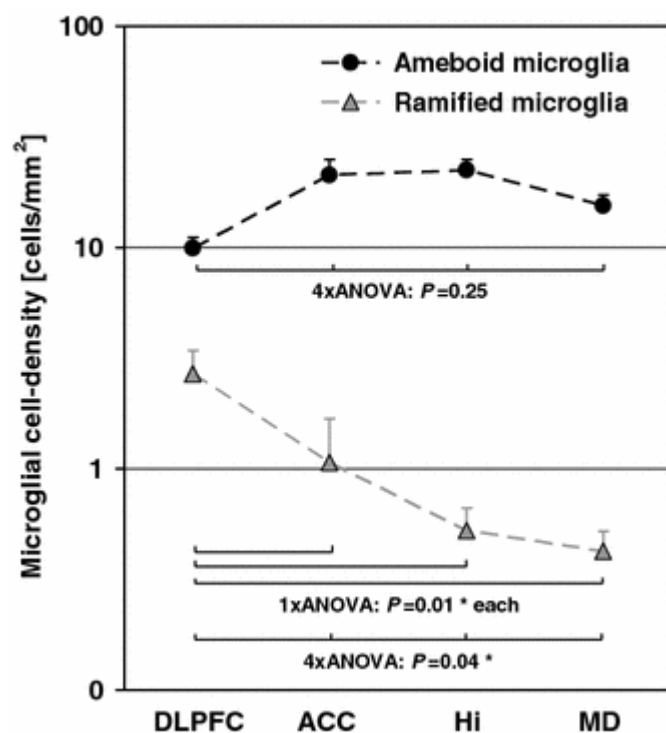
Indicate what graphics program was used to create the artwork.

For vector graphics, the preferred format is EPS; for halftones, please use TIFF format. MS Office files are also acceptable.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Name your figure files with "Fig" and the figure number, e.g., Fig1.eps.

Line Art



Definition: Black and white graphic with no shading.

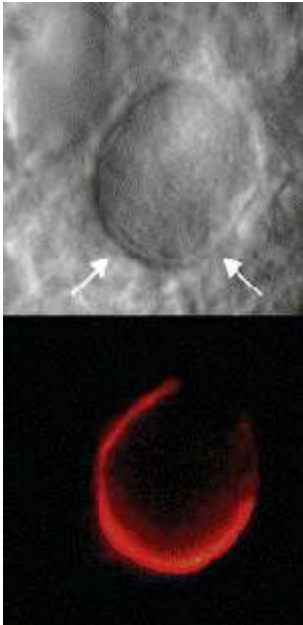
Do not use faint lines and/or lettering and check that all lines and lettering within the figures are legible at final size.

All lines should be at least 0.1 mm (0.3 pt) wide.

Scanned line drawings and line drawings in bitmap format should have a minimum resolution of 1200 dpi.

Vector graphics containing fonts must have the fonts embedded in the files.

Halftone Art

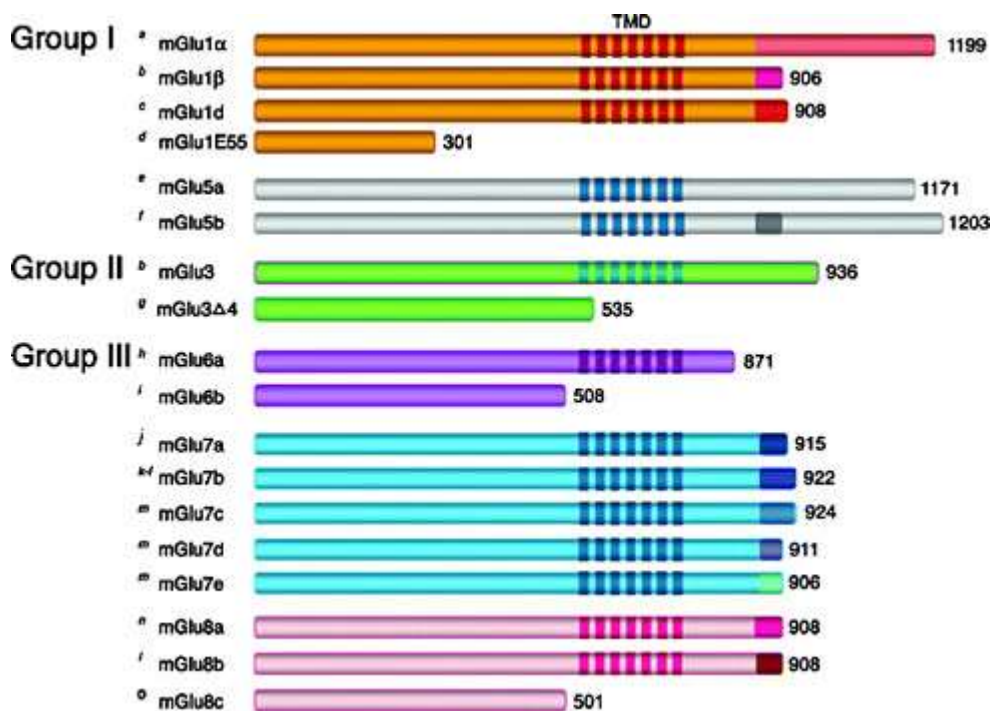


Definition: Photographs, drawings, or paintings with fine shading, etc.

If any magnification is used in the photographs, indicate this by using scale bars within the figures themselves.

Halftones should have a minimum resolution of 300 dpi.

Combination Art



Definition: a combination of halftone and line art, e.g., halftones containing line drawing, extensive lettering, color diagrams, etc.

Combination artwork should have a minimum resolution of 600 dpi.

## Color Art

Color art is free of charge for online publication.

If black and white will be shown in the print version, make sure that the main information will still be visible. Many colors are not distinguishable from one another when converted to black and white. A simple way to check this is to make a xerographic copy to see if the necessary distinctions between the different colors are still apparent.

If the figures will be printed in black and white, do not refer to color in the captions.

Color illustrations should be submitted as RGB (8 bits per channel).

## Figure Lettering

To add lettering, it is best to use Helvetica or Arial (sans serif fonts).

Keep lettering consistently sized throughout your final-sized artwork, usually about 2–3 mm (8–12 pt).

Variance of type size within an illustration should be minimal, e.g., do not use 8-pt type on an axis and 20-pt type for the axis label.

Avoid effects such as shading, outline letters, etc.

Do not include titles or captions within your illustrations.

## Figure Numbering

All figures are to be numbered using Arabic numerals.

Figures should always be cited in text in consecutive numerical order.

Figure parts should be denoted by lowercase letters (a, b, c, etc.).

If an appendix appears in your article and it contains one or more figures, continue the consecutive numbering of the main text. Do not number the appendix figures, "A1, A2, A3, etc." Figures in online appendices (Electronic Supplementary Material) should, however, be numbered separately.

## Figure Captions

Each figure should have a concise caption describing accurately what the figure depicts. Include the captions in the text file of the manuscript, not in the figure file.

Figure captions begin with the term **Fig.** in bold type, followed by the figure number, also in bold type.

No punctuation is to be included after the number, nor is any punctuation to be placed at the end of the caption.

Identify all elements found in the figure in the figure caption; and use boxes, circles, etc., as coordinate points in graphs.

Identify previously published material by giving the original source in the form of a reference citation at the end of the figure caption.

#### Figure Placement and Size

When preparing your figures, size figures to fit in the column width.

For most journals the figures should be 39 mm, 84 mm, 129 mm, or 174 mm wide and not higher than 234 mm.

For books and book-sized journals, the figures should be 80 mm or 122 mm wide and not higher than 198 mm.

#### Permissions

If you include figures that have already been published elsewhere, you must obtain permission from the copyright owner(s) for both the print and online format. Please be aware that some publishers do not grant electronic rights for free and that Springer will not be able to refund any costs that may have occurred to receive these permissions. In such cases, material from other sources should be used.

#### Accessibility

In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your figures, please make sure that

All figures have descriptive captions (blind users could then use a text-to-speech software or a text-to-Braille hardware)

Patterns are used instead of or in addition to colors for conveying information (color-blind users would then be able to distinguish the visual elements)

Any figure lettering has a contrast ratio of at least 4.5:1

#### Electronic Supplementary Material

Springer accepts electronic multimedia files (animations, movies, audio, etc.) and other supplementary files to be published online along with an article or a book chapter. This feature can add dimension to the author's article, as certain information cannot be printed or is more convenient in electronic form.

#### Submission

Supply all supplementary material in standard file formats.

Please include in each file the following information: article title, journal name, author names; affiliation and e-mail address of the corresponding author.

To accommodate user downloads, please keep in mind that larger-sized files may require very long download times and that some users may experience other problems during downloading.

#### Audio, Video, and Animations

Always use MPEG-1 (.mpg) format.

#### Text and Presentations

Submit your material in PDF format; .doc or .ppt files are not suitable for long-term viability.

A collection of figures may also be combined in a PDF file.

#### Spreadsheets

Spreadsheets should be converted to PDF if no interaction with the data is intended.

If the readers should be encouraged to make their own calculations, spreadsheets should be submitted as .xls files (MS Excel).

#### Specialized Formats

Specialized format such as .pdb (chemical), .wrl (VRML), .nb (Mathematica notebook), and .tex can also be supplied.

#### Collecting Multiple Files

It is possible to collect multiple files in a .zip or .gz file.

#### Numbering

If supplying any supplementary material, the text must make specific mention of the material as a citation, similar to that of figures and tables.

Refer to the supplementary files as “Online Resource”, e.g., “... as shown in the animation (Online Resource 3)”, “... additional data are given in Online Resource 4”.

Name the files consecutively, e.g. “ESM\_3.mpg”, “ESM\_4.pdf”.

#### Captions

For each supplementary material, please supply a concise caption describing the content of the file.

#### Processing of supplementary files

Electronic supplementary material will be published as received from the author without any conversion, editing, or reformatting.

#### Accessibility



In order to give people of all abilities and disabilities access to the content of your supplementary files, please make sure that

The manuscript contains a descriptive caption for each supplementary material

Video files do not contain anything that flashes more than three times per second (so that users prone to seizures caused by such effects are not put at risk)

After acceptance

Upon acceptance of your article you will receive a link to the special Author Query Application at Springer's web page where you can sign the Copyright Transfer Statement online and indicate whether you wish to order OpenChoice, offprints, or printing of figures in color.

Once the Author Query Application has been completed, your article will be processed and you will receive the proofs.

Open Choice

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springer's online platform SpringerLink.

Springer Open Choice

Copyright transfer

Authors will be asked to transfer copyright of the article to the Publisher (or grant the Publisher exclusive publication and dissemination rights). This will ensure the widest possible protection and dissemination of information under copyright laws.

Open Choice articles do not require transfer of copyright as the copyright remains with the author. In opting for open access, the author(s) agree to publish the article under the Creative Commons Attribution License.

Offprints

Offprints can be ordered by the corresponding author.

Color illustrations

Online publication of color illustrations is free of charge. For color in the print version, authors will be expected to make a contribution towards the extra costs.

Proof reading

The purpose of the proof is to check for typesetting or conversion errors and the completeness and accuracy of the text, tables and figures. Substantial changes in content, e.g., new results, corrected values, title and authorship, are not allowed without the approval of the Editor.

After online publication, further changes can only be made in the form of an Erratum, which will be hyperlinked to the article.

#### Online First

The article will be published online after receipt of the corrected proofs. This is the official first publication citable with the DOI. After release of the printed version, the paper can also be cited by issue and page numbers.

Does Springer provide English language support?

Manuscripts that are accepted for publication will be checked by our copyeditors for spelling and formal style. This may not be sufficient if English is not your native language and substantial editing would be required. In that case, you may want to have your manuscript edited by a native speaker prior to submission. A clear and concise language will help editors and reviewers concentrate on the scientific content of your paper and thus smooth the peer review process.

The following editing service provides language editing for scientific articles in all areas Springer publishes in.

Use of an editing service is neither a requirement nor a guarantee of acceptance for publication.

Please contact the editing service directly to make arrangements for editing and payment.

#### For Authors from China

文章在投稿前进行专业的语言润色将对作者的投稿进程有所帮助。作者可自愿选择使用Springer推荐的编辑服务，使用与否并不作为判断文章是否被录用的依据。提高文章的语言质量将有助于审稿人理解文章的内容，通过对学术内容的判断来决定文章的取舍，而不会因为语言问题导致直接退稿。作者需自行联系Springer推荐的编辑服务公司，协商编辑事宜。

#### 理文编辑

#### For Authors from Japan

ジャーナルに論文を投稿する前に、ネイティブ・スピーカーによる英文校閲を希望されている方には、Edanz社をご紹介します。サービス内容、料金および申込方

法など、日本語による詳しい説明はエダズグループジャパン株式会社の下記サイトをご覧ください。

### エダズグループ ジャパン

For Authors from Korea

영어 논문 투고에 앞서 원어민에게 영문 교정을 받고자 하시는 분들께 Edanz 회사를 소개해 드립니다. 서비스 내용, 가격 및

신청 방법 등에 대한 자세한 사항은 저희 Edanz Editing Global 웹사이트를 참조해 주시면 감사하겠습니다.

### Edanz Editing Global

Integrity of research and reporting

Ethical standards

Manuscripts submitted for publication must contain a declaration that the experiments comply with the current laws of the country in which they were performed. Please include this note in a separate section before the reference list.

Conflict of interest

All benefits in any form from a commercial party related directly or indirectly to the subject of this manuscript or any of the authors must be acknowledged. For each source of funds, both the research funder and the grant number should be given. This note should be added in a separate section before the reference list.

If no conflict exists, authors should state: The authors declare that they have no conflict of interest.

Composição e Estrutura da Comunidade Endoparasitária de *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) da planície de inundação do alto rio Paraná, Brasil

## RESUMO

A ausência de estudos relacionados à ecologia parasitária de *Ageneiosus inermis*, associada à hipótese de que a composição e a estrutura dos endoparasitos de *A. inermis* sofrem interferências intrínsecas e extrínsecas da relação parasito-hospedeiro-ambiente, propiciaram a realização deste trabalho, em que avaliou os efeitos e descreveu a comunidade componente de endoparasitos de 49 hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, entre março de 2010 a fevereiro de 2013. Quarenta (81,63%) abrigavam pelo menos uma espécie de endoparasito, totalizando 14 espécies pertencentes a quatro taxa: Cestoda, Digenea, Nematoda e Acanthocephala, composta tanto por espécies autogênicas quanto alogênicas. O cestóide *Gibsoniela* sp. foi a espécie dominante. A riqueza desta comunidade componente foi considerada alta com diversidade  $H_b = 2,080$ . Embora o par de cestóides *Gibsoniela* sp. - *A. brevifilis* tenham ocorrido em grandes populações formando enovelamento no intestino de *A. inermis*, não houve competição entre estas, pois apresentaram uma correlação positiva com abundâncias significativamente correlacionadas. As boas condições de saúde dos hospedeiros mesmo frente a estas altas intensidades de cestóides poderiam ser respondidas pela coevolução. A diversidade de endoparasitos não diferiu entre os subsistemas fluviais da planície de inundação, nem entre o tamanho, sexo e Kn dos hospedeiros. A baixa patogenicidade, a falta de competição interespecífica, confirmados pelo fator de condição relativo (Kn) do hospedeiro e pelo teste de associações interespecíficas, associados ao padrão agregado corroboram com a hipótese que maiores níveis de agregação dos parasitos tendem a apresentar uma variação inversamente proporcional à patogenicidade dos mesmos.

**Palavras-chave:** Região neotropical, Osteichthyes, água doce, parasitismo em peixes, ecologia parasitária, manduvê.

Composition and Structure Community of endoparasite *Ageneiosus inermis* (Linnaeus, 1766) (Siluriformes: Auchenipteridae) from the upper Paraná River floodplain, Brazil

### ABSTRACT

The absence of studies on the ecology of parasitic *Ageneiosus inermis*, associated with the hypothesis that the composition and structure of endoparasites of *A. inermis* suffer intrinsic and extrinsic interference of host-parasite-environment relationship, enabled the realization of this work, which evaluated the effects and described the community component endoparasites of 49 hosts collected in the floodplain of the upper Paraná River, between March 2010 to February 2013. Forty (81.63%) harbored at least one species of endoparasit, amounting to 14 species belonging to four taxa: Cestoda, Digenea, Nematoda and Acanthocephala, composed of both autogenic as allogenic species. The cestode *Gibsoniela* sp. was the dominant specie. The richness of this community component was considered high diversity with  $H_b = 2.080$ . Although the pair of cestodes *Gibsoniela* sp. - *A. brevifilis* have occurred in large populations formed folding in the gut of *A. inermis*, there was no competition between these, they present a positive correlation with abundances significantly correlated. The good health conditions of the hosts even against these high intensities of cestodes could be answered by coevolution. The diversity of endoparasites did not differ between the subsystems of the river flood plain, neither between the size, sex and Kn hosts. Low pathogenicity, lack of interspecific competition, confirmed by the relative condition factor (Kn) of the host and the test of interspecific associations, associated with the aggregate pattern corroborate the hypothesis that higher levels of aggregation of parasites tend to exhibit a variance inversely proportional the pathogenicity thereof.

**Keywords:** Neotropical region, Osteichthyes, freshwater, parasitism in fish, parasite ecology, manduvê.

## 1. Introdução

Parasitismo é um modo muito comum de vida e, provavelmente um meio dominante de obter alimento entre os organismos (Price 1977). Segundo Poulin e Morand (2004), mais de 10% das espécies de metazoários foram descritas como parasitos. Mêeus e Renaud (2002) estimam representar mais da metade dos organismos viventes. Os parasitos dependem intimamente da relação que têm com seus hospedeiros, tornando mais complexa a sua adaptação ao ambiente comparativamente a organismos de vida livre (Rothschild e Clay 1952).

Dispõem de um macro-ambiente (habitat do hospedeiro), na qual está indiretamente relacionado e de um micro-ambiente (o hospedeiro), que é usado como habitat direto (Dogiel 1961). Os parasitos ocorrem em vários tipos de ambiente desde que a sua espécie de hospedeiro esteja presente, embora, possa haver diferenças genéticas e fisiológicas entre as populações de uma mesma espécie hospedeira, estes representam basicamente habitats homogêneos (Holmes e Price 1986).

O grau de diversidade biológica é continuamente utilizado como um indicador da saúde do sistema ecológico, sendo que ecossistemas saudáveis têm uma estrutura trófica mais complexa, com muitas espécies participando da teia alimentar. Assim, comunidades parasitárias de peixes podem fornecer informações importantes sobre as condições dos ecossistemas devido à relação com o hospedeiro e desse com os ambientes aquáticos. Assim, eles são frequentemente usados como bioindicadores de estresse ambiental. (Rooney e Mccann 2012).

A avaliação da influência dos parasitos na saúde dos peixes, assim como mudanças na diversidade, prevalência, riqueza e abundância dos parasitos, podem indicar alterações quali-quantitativas no estado de conservação dos ambientes aquáticos, apresentando maior potencial como indicadores de estresses ambientais que os próprios peixes (Landsberg et al. 1998).

O estudo dos parasitos de peixes, é extremamente importante já que contribui para o conhecimento da biodiversidade e para o entendimento da relação parasito-hospedeiro, ainda é bastante incipiente no Brasil. A fauna de peixes neotropicais de água doce é a mais diversificada e rica do mundo, com cerca de 4.035 espécies já descritas (Eiras et al. 2010), sendo que a grande maioria, 2.587, ocorre nos rios brasileiros (Buckup et al. 2007).

Esta biodiversidade não pode ser abordada apenas como uma questão de inventário de espécies, mas também como o estudo das relações entre os parasitos e seus respectivos

hospedeiros em função de seus vários aspectos, tanto ecológicos como filogenéticos (Poulin e Morand 2004).

Dentre os ecossistemas mais produtivos e de elevada biodiversidade, destacam-se as planícies de inundação (Opperman et al. 2010). A planície de inundação do alto rio Paraná, merece destaque, pois representa a última área natural relativamente bem preservada onde ainda existe um ecossistema do tipo “rio-planície de inundação”. Por possuir uma considerável variabilidade de habitats aquáticos e terrestres, este sítio ainda conserva uma grande diversidade de espécies terrestres e aquáticas. Os pulsos de inundação são considerados a principal função de força que regula a estrutura das comunidades e o funcionamento desse tipo de ecossistema. (Neiff 1990).

As Sete Quedas representavam uma barreira natural que separava duas regiões ictiofaunísticas distintas no rio Paraná: o alto Paraná e Paraná-Plata (Médio e Baixo Paraná) (Bonetto 1986). Após o fechamento da barragem da usina hidrelétrica de Itaipu esta barreira foi construída para aproximadamente 150 km a jusante. Como consequência, mais de 15 espécies de peixes do Médio e Baixo Paraná invadiram a extensão superior (Agostinho et al. 2004). Entre as espécies que se dispersaram rio acima na extensão do Médio Paraná e alcançaram a planície de inundação do alto rio Paraná quando o reservatório de Itaipu submergiu as Sete Quedas, está *Ageneiosus inermis* (Linnaeus 1766), anteriormente identificada como *Ageneiosus brevifilis* Valenciennes, 1840 (Ferraris Jr. 2003). Comumente conhecido como “palmito” ou “manduvê” é um peixe siluriforme, pertencente à família Auchenipteridae, é amplamente distribuído em várias bacias da América do Sul (Graça e Pavanelli 2007). De hábito carnívoro, sua dieta inclui principalmente peixes e microcrustáceos, vivendo ao longo dos rios, nos remansos entre as corredeiras (Hahn et al. 2004).

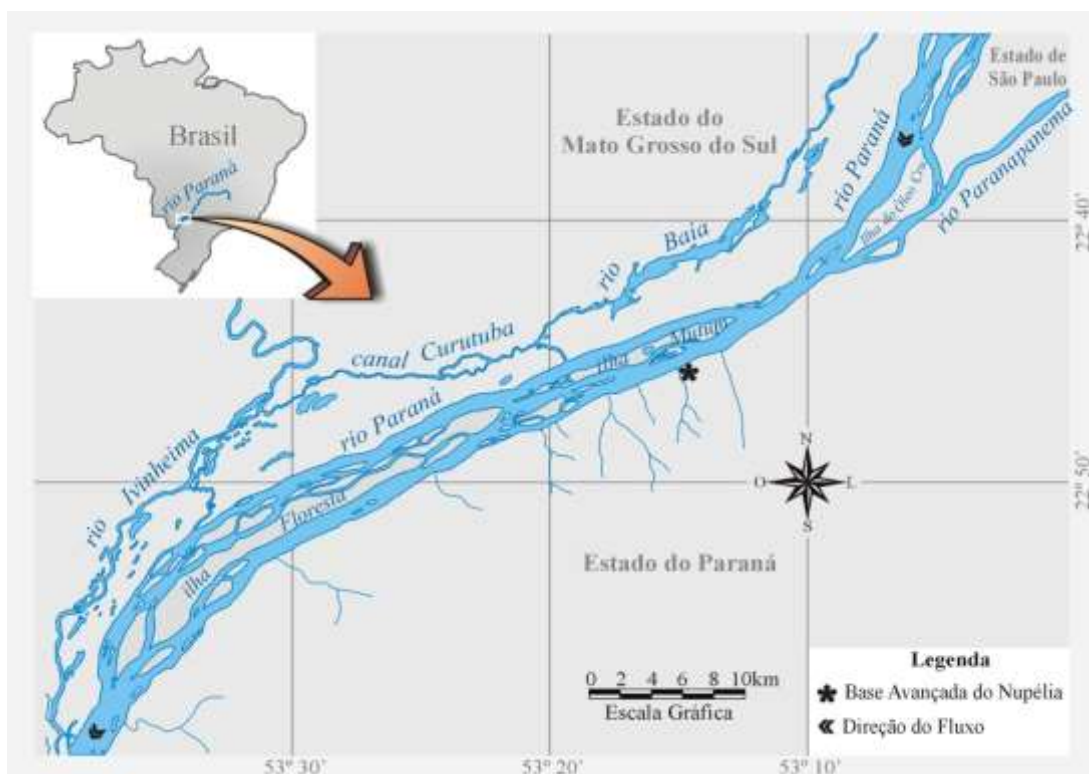
Dos estudos realizados em águas continentais da América do Sul relacionados à ecologia de parasitos de peixes, (Takemoto e Pavanelli 1994; 2000; Machado et al. 2000; Guidelli et al. 2003; Karling et al. 2012), entre outros, até o presente momento, nenhum se trata de *A. inermis*. Estudos que envolvem endoparasitos deste hospedeiro estão relacionados a taxonomia. Por exemplo, Eiras et al. (2010) e Takemoto et al. (2009) registram a ocorrência de cestóides e nematóides no Brasil e na planície de inundação do alto rio Paraná, respectivamente; Chemes e Takemoto (2011), ocorrência de cestóides e digenéticos na Argentina. Já Pertierra (2009); Chambrier e Vaucher (1999); Rego (1984; 1992) e Curran (2008) descrevem novas espécies de cestóides e digenéticos específicas deste peixe.

Baseando-se na hipótese que a composição e a estrutura dos endoparasitos de *A. inermis* sofrem interferências intrínsecas e extrínsecas da relação parasito-hospedeiro-ambiente, este trabalho avalia e descreve a comunidade componente de endoparasitos de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, com o intuito de avaliar a relação do parasitismo com fatores bióticos como o comprimento padrão e o sexo dos hospedeiros, seus relacionamentos interespecíficos, similaridade e a possível influência do parasitismo no bem estar do hospedeiro.

## 2. Material e métodos

### 2.1. Caracterização da área de estudo

A área estudada faz parte da planície de inundação do alto rio Paraná - ( $22^{\circ}43'S$  e  $53^{\circ}10'O$ ), onde se encontra o Laboratório Avançado de Pesquisas da Universidade Estadual de Maringá – Nupélia (Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura) (Figura 1). Os pontos de amostragem correspondem aos utilizados pelo projeto PELD – CNPq (Projetos Ecológicos de Longa Duração) – Sítio 6, estão separados em três subsistemas: rios Paraná, Baía e Ivinheima.



**Figura 1.** Planície de inundação do alto rio Paraná MS/PR.



## 2.2. Coleta de *Ageneiosus inermis*

No total, quarenta e nove espécimes de *Ageneiosus inermis* (Figura 2) foram coletados trimestralmente entre março de 2010 a fevereiro de 2013 em três subsistemas diferentes da planície de inundação do alto rio Paraná: rios Paraná, Baía e Ivinheima, por meio de redes de espera de diferentes malhagens. Os peixes foram sacrificados por meio de anestesia profunda com benzocaína 10%: 3 g de benzocaína dissolvido em 10 ml de álcool para 30 l de água (Eiras et al. 2006). Foram registrados: data de amostragem, o comprimento padrão, peso total, sexo e estágio de maturação gonadal de cada peixe. Os espécimes foram depositados na Coleção Ictiológica do Nupélia / UEM.



**Figura 2.** *Ageneiosus inermis* (Linnaeus 1766). Fonte: Wikipeixes

## 2.3 Coleta, fixação, conservação e identificação dos parasitos

Após as despescas, identificação taxonômica e obtenção dos dados biométricos dos hospedeiros, foi realizada incisão longitudinal na superfície ventral dos indivíduos e todos os órgãos foram retirados e separados. A cavidade visceral e cada órgão foram examinados sob estereomicroscópio para a coleta dos endoparasitos.

A metodologia de fixação dos endoparasitos foi diferenciada entre os grupos de parasitos seguindo as recomendações de Eiras et al. (2006).

A identificação dos endoparasitos seguiu Moravec (1998); Thatcher (2006); Kohn et al. (2007); Eiras et al. (2010), além de artigos específicos da área.

#### 2.4 Análises estatísticas

Para todas as espécies de parasitos coletados foram calculados os índices parasitários e foram realizadas análises estatísticas com o objetivo de caracterizar a comunidade endoparasitária. A prevalência (P), intensidade média (IM) e abundância média (AM) de infecção dos parasitos foram obtidas de acordo com Bush et al. (1997).

A dominância de espécie foi estimada pelo índice de Berger-Parker (Magurran 2004), onde  $d = N_{\text{máx.}}/N_t$ , em que:  $N_{\text{máx.}}$  refere-se ao número máximo de indivíduos da espécie mais abundante e  $N_t$  representa o número total de indivíduos na amostra.

A classificação quanto à distribuição das espécies de endoparasitos na população de *A. inermis* foi calculada por meio do Índice de Dispersão (ID) e do Índice de Green (IG). O Índice de dispersão foi testado pela estatística  $d$  ( $d > 1,96$  = distribuição agregada;  $d < -1,96$  = distribuição uniforme;  $d < 1,96$  = distribuição casual). O grau de agregação foi medido pelo índice de Green, que varia de 0 (ao acaso) a 1 (agregação máxima) (Ludwig e Reynolds 1988).

O teste Qui-quadrado com a correção de Yates foi utilizado para determinar as possíveis associações interespecíficas entre os pares de espécies co-ocorrentes (Ludwig e Reynolds 1988). Covariação das abundâncias dos parasitos foram testadas através do coeficiente de correlação por postos de Spearman “rs”.

A existência de correlação entre o comprimento padrão dos hospedeiros e a prevalência de infecção de cada espécie de parasito foi testada pelo coeficiente de correlação de Pearson “r”, com prévia transformação angular dos dados de prevalência ( $\arcsin \sqrt{x}$ ) e separação das amostras de hospedeiros em sete classes de comprimento padrão. O coeficiente de correlação “rs” por postos de Spearman foi utilizado para determinar possíveis correlações entre o comprimento padrão dos hospedeiros e a abundância de infecção de cada espécie de parasito e entre o fator de condição relativo ( $Kn$ ), também foi utilizado para avaliar possíveis correlações entre a diversidade de espécies (índice de Brillouin) e o comprimento padrão e  $Kn$  do hospedeiro, respectivamente. (Zar 2010).

O teste  $G$  de loglikelihood, com uso da tabela de contingência 2x2, foi utilizado para avaliar a influência do sexo dos hospedeiros na prevalência de infecção de cada espécie de endoparasitos. A prova não-paramétrica de Mann-Whitney (U) com aproximação normal  $Z$  foi utilizada para determinar a influência do sexo dos hospedeiros na abundância de infecção

de cada espécie de parasito e para determinar diferenças entre o Kn de indivíduos parasitados e não-parasitados (Zar 2010).

O teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para verificar a influência dos estádios de maturidade gonadal (imaturo, início de maturação, maturação avançada, maduro, repouso e semi-esgotado) sobre a abundância de parasitismo e para averiguar se há diferenças significativas na abundância de infecção dos peixes coletados nos diferentes subsistemas. (Zar 2010).

O fator de condição relativo (Kn) foi calculado com base no peso (Wt) e comprimento padrão (Ls) de cada individuo hospedeiro. As constantes  $a$  e  $b$  da relação peso-comprimento foram utilizadas para estimar os valores teoricamente esperados do peso do corpo (We) pela utilização da fórmula  $We = a.Ls^b$ . Foi calculado, então, o fator de condição relativo (Kn) que corresponde ao quociente entre o peso observado e o peso teoricamente esperado para um dado comprimento, isto é,  $Kn = Wo/We$ , verificando após se ocorre alguma diferença no bem estar do hospedeiro parasitado e não parasitado (Le Cren 1951).

Os testes mencionados anteriormente foram aplicados somente para as espécies de parasitos com prevalência maior que 10% (Bush et al. 1990), e o nível de significância estatístico adotado foi  $p \leq 0,05$ .

A diversidade de cada infracomunidade foi calculada por meio do índice de diversidade de Brillouin (H) (Zar 2010).

A similaridade entre as espécies de parasitos que ocorrem nos três subsistemas estudados (Ivinheima, Baía e Paraná) foi determinado por meio do índice de similaridade de Sorenson. Este índice reflete a similaridade entre duas localidades baseando-se no número de espécies de endoparasitos comuns e o número total de espécies em cada área (Neraasen e Holmes 1975; Stone e Pence 1978).

$$S = (2C/A + B) \times 100$$

As análises estatísticas foram realizadas utilizando os programas BioEstat 5.0, GwBasic e Statistic 8.

### 3. Resultados

#### 3.1. Composição e estrutura da comunidade endoparasitária

Foram necropsiados 49 peixes provenientes dos três subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná. Deste total, 40 (81,63%) abrigavam pelo menos uma espécie de parasito. Ao todo, foram coletados e processados 555 helmintos, pertencentes a 14 espécies, divididos em quatro taxa: Cestoda, Digenea, Nematoda e Acanthocephala (Tabela 1). As espécies de maior prevalência foram: *Gibsoniela* sp. com 55,10% seguida de *Ageneiella brevifilis* e *Dadaytremoides parauchenipteri*, ambas com 36,73%.

Grande quantidade de plerocercóides de proteocefalídeos foi encontrada no mesentério de doze hospedeiros e identificados como *Monticellia spinulifera*. A identificação foi possível através da comparação da morfologia dos plerocercóides coletados com aqueles estudados por Falavigna (2002). Não foi possível quantificar estas larvas devido à quantidade elevada e a forma como estavam encistadas. Também houve uma espécie de acantocéfalo não identificado.

O índice de dominância de Berger-Parker ( $2,0632 \pm 0,4847$ ) demonstrou dominância para o cestóide *Gibsoniela* sp., com 269 espécimes coletados e pelo digenético *D. parauchenipteri*, seguido do cestóide *A. brevifilis* (Figura 3).

**Tabela 1.** Endoparasitos e níveis de parasitismo em 49 espécimes de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná no período entre março de 2010 a março de 2013 (Número de peixes infectados (NI); Número de parasitos coletados (NP); Prevalência (P%); Intensidade média (IM); Abundância média (AM); Amplitude de variação e sítio de infecção).

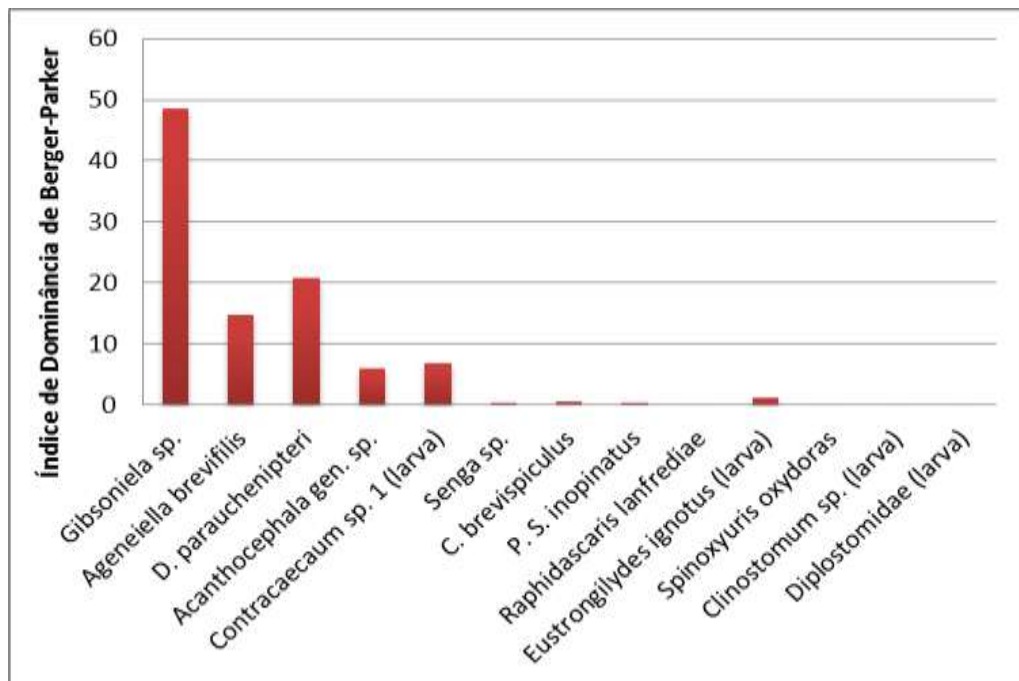
Grupo taxonômico	Estágio de desenvolvimento	NI	NP	P(%)	IM	AM	AV	Sítio de infecção
<b>CESTODA</b>								
<i>Gibsoniela</i> sp. (Woodland 1935)	Adulto	27	269	55,10*	9,96	5,48	1 – 75	Intestino
<i>Ageneiella brevipilis</i> Chambrier e Vaucher 1999	Adulto	18	82	36,73*	4,55	1,67	1 – 20	Intestino
<i>Senga</i> sp. Dollfus 1934	Adulto	1	2	2	2	0,04	2	Intestino
<i>Monticellia spinulifera</i> (Woodland 1935)	Plerocercóide	12	-	24,48	-	-	-	Encistado mesentérico
<b>DIGENEA</b>								
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i> Lunaschi 1989	Adulto	18	115	36,73*	6,38	2,34	1 – 23	Estômago e intestino
<i>Clinostomum</i> sp. Leidy 1856	Metacercária	1	1	2,04	1	0,02	1	-
Diplostomidae Poirier 1886	Metacercária	1	1	2,04	1	0,02	1	-

---

<b>NEMATODA</b>								
<i>Procamallanus (Spirocamallanus) inopinatus</i> Travassos, Artigas e Pereira 1928	Adulto	1	2	2,04	2	0,04	2	Intestino
<i>Cucullanus (Cucullanus) brevispiculus</i> Moravec, Kohn e Fernandes 1993	Adulto	2	3	4,08	1,5	0,06	1 - 2	Intestino
<i>Raphidascaris (Sprentascaris) lanfrediae</i> Melo <i>et al.</i> 2011	Adulto	1	1	2,04	1	0,02	1	Intestino
<i>Spinoxyuris oxydoras</i> Petter 1994	Adulto	1	1	2,04	1	0,02	1	Intestino
<i>Contraecaecum sp.1</i> Moravec, Kohn e Fernandes 1993	Larva	1	38	2,04	38	0,77	38	Encistado parede do estômago
<i>Eustrongylides ignotus</i> Jäegerskiöld 1909	Larva	2	7	4,08	3,5	0,14	2 - 5	Encistado mesentério
<b>ACANTHOCEPHALA</b>								
Acanthocephala	Adulto	6	33	12,24*	5,5	0,67	1 – 18	Intestino

---

\*Prevalência acima de 10%



**Figura 3.** Índice de Dominância de Berger-Parker para as espécies de endoparasitos de *A.inermis* da planície de inundaç o do alto rio Paran , coletados no per odo entre mar o de 2010 a fevereiro de 2013.

### 3.2. Padr o de dispers o e agrega o

A comunidade de metazo rios endoparasitos de *A. inermis*, apresentou o t pico padr o de distribui o agregada. Conforme o  ndice de Green Acanthocephala foi a esp cie que apresentou maior grau de agrega o (Tabela 2).

**Tabela 2.** Valores do  ndice de Dispers o (ID) e  ndice de agrega o Green (IG) estimado para as principais esp cies de endoparasitos de *Ageneiosus inermis* coletados na planície de inunda o do alto rio Paran , coletados no per odo entre mar o de 2010 a fevereiro de 2013.

Esp�cie de parasito	ID	<i>d</i>	IG	Distribui�o
<i>Gibsoniela</i> sp.	32,8725	46,42938	0,1189	Agregada
<i>Ageneiella brevifilis</i>	8,3257	18,5245	0,0904	Agregada
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	8,7090	19,1680	0,0676	Agregada
Acanthocephala	12,1502	24,4061	0,3484	Agregada

### 3.3 Associações interespecíficas

Das seis possíveis interações entre os endoparasitos, o par *Gibsoniela* sp. - *A. brevifilis* apresentaram-se positivamente associados e com a abundância significativamente correlacionada. No entanto, as associações entre *Gibsoniela* sp - *D. parauchenipteri* e *Gibsoniela* sp. – *Acanthocephala* gen. sp., apesar de não apresentarem uma associação significativa, suas abundâncias se correlacionaram positivamente.

Não houve uma associação estatisticamente significativa *D. parauchenipteri* – *Acanthocephala* (Tabela 3).

**Tabela 3.** Associações das espécies de parasitos de 49 espécimes de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná entre o período de março de 2010 a fevereiro de 2013 ( $X^2$  = Qui-quadrado com a correção de Yates; rs= coeficiente de correlação por postos de Spearman entre as abundâncias das espécies de cada par).

Espécies de parasito	Associação	$X^2$	rs	p
<i>Gibsoniela</i> sp. – <i>A.brevifilis</i>	+	7,7451*	0,5328	<0,0001*
<i>Gibsoniela</i> sp. – <i>D.parauchenipteri</i>	+	2,366	0,3693	0,0090*
<i>Gibsoniela</i> sp.- <i>Acanthocephala</i>	+	0,278	0,4102	0,0034*
<i>A. brevifilis</i> - <i>D.parauchenipteri</i>	+	1,347	0,1782	0,2205
<i>A. brevifilis</i> – <i>Acanthocephala</i>	+	0,168	0,2262	0,1181
<i>D.parauchenipteri</i> - <i>Acanthocephala</i>	-	0,004	-0,0482	0,7421

\*Valores significativos.

### 3.4 Comprimento-padrão

O comprimento padrão dos peixes analisados apresentou média de 31 cm (14,9-44,8), não foi possível medir um peixe. Dentre os parasitos que apresentaram prevalência maior que 10%, o coeficiente de correlação por postos de Spearman “rs” demonstrou haver correlação negativa e significativa entre o comprimento padrão de *A. inermis* com a abundância de *D. parauchenipteri* (Tabela 4). Por outro lado não houve correlação entre o comprimento padrão do peixe com a prevalência de *D. parauchenipteri* de acordo com o coeficiente de correlação de Pearson. A correlação entre o comprimento padrão do hospedeiro e a prevalência foi positiva e significativa para os cestóides *Gibsoniela* sp. e *A. brevifilis*.



Não foram observadas diferenças significativas em relação ao comprimento padrão do hospedeiro e a diversidade das infracomunidades dos endoparasitos ( $r_s=0,0569$ ;  $p=0,7008$ ).

**Tabela 4.** Valores do coeficiente de correlação “rs” por postos de Spearman para determinar possíveis correlações entre o comprimento padrão do hospedeiro e a abundância de parasitos e o coeficiente de correlação de Pearson “r” para correlacionar a prevalência de parasitismo e o comprimento padrão de 48 espécimes de *A.inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná no período entre março de 2010 a fevereiro de 2013 .

Espécies de parasito	rs	p	r	p
<i>Gibsoniela</i> sp.	0,1340	0,3637	0,8448	0,0167*
<i>Ageneiella brevifilis</i>	0,2580	0,0765	0,9007	0,0056*
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	-0,4470	0,0014*	0,1897	0,6838
Acanthocephala	0,1398	0,3432	0,3051	0,5058

\*Valores significativos.

### 3.5 Sexo

Dos peixes examinados, 28 eram fêmeas; 14 machos e 7 indeterminados. Os resultados não indicaram diferenças significativas com a prevalência e com a abundância de parasitos entre o sexo dos hospedeiros (Tabela 5).

Da mesma forma não houve correlação significativa entre o sexo e a diversidade dos parasitos ( $Z=0,5737$ ;  $p= 0,2831$ ).

**Tabela 5.** Valores do teste “G” Log-likelihood para verificar diferenças na prevalência de parasitismo entre hospedeiros machos e fêmeas e o Teste “U” de Mann-Whitney com aproximação normal “Z” para verificar diferenças na abundância de parasitismo entre hospedeiros machos e fêmeas de 42 espécimes de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná entre o período de março de 2010 a fevereiro de 2013 ( $p$ = nível de significância).

Espécie de parasito	G	p	Z	p
<i>Gibsoniela</i> sp.	0,1992	0,6554	0,7871	0,4312
<i>Ageneiella brevifilis</i>	0,0460	0,90>p>0,75	0,2668	0,7896

<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	0,0460	0,90>p>0,75	0,0534	0,9574
Acanthocephala	3,2884	0,0698	1,2006	0,2624

### 3.6 Estádios de maturação gonadal

Seis peixes não tiveram seu estágio de maturação gonadal identificado. Entre os demais, 14 estavam em estágio imaturo, um no início de maturação, 11 maturação avançada, cinco maduros, 10 repouso e dois semi-esgotados.

Apenas o Digenea *D. parauchenipteri* apresentou diferenças significativas dos valores de abundância entre o estágio de maturidade gonadal dos hospedeiros, com maiores médias de abundância no estágio imaturo. Os valores dos testes estatísticos encontram-se relacionados na Tabela 6.

**Tabela 6.** Valores do teste de Kruskal-Wallis “H” para verificar a influência dos estádios de maturidade gonadal sobre a abundância de parasitismo de 43 espécimes de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná entre o período de março de 2010 a fevereiro de 2013 (p= nível de significância).

Espécies de parasito	H	p
<i>Gibsoniela</i> sp.	5,7369	0,2197
<i>Ageneiella brevifilis</i>	7,8665	0,0966
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	11,7817	0,0191*
Acanthocephala	4,8632	0,3016

\*Valores significativos.

### 3.7 Fator de condição relativo (Kn)

O peso total dos peixes variou em média de 581,81g. O fator de condição relativo (Kn) dos peixes variou entre 0,9 a 1,4 (machos) e entre 0,9 a 1,5 (fêmeas).

O Kn dos peixes parasitados e não parasitados não diferiram significativamente (p>0,05) (Tabela 7), assim como o Kn não foi estatisticamente associado à abundância dos parasitos (Tabela 8).

A diversidade dos endoparasitos também não demonstrou correlação significativa com o Kn dos hospedeiros ( $r_s = 0,2041$ ;  $p = 0,1947$ ).

**Tabela 7.** Valores da prova “U” de Mann-Whitney, com aproximação normal “Z”, para verificar diferenças entre o fator de condição relativo entre indivíduos parasitados e não parasitados de 48 espécimes de *A. inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná no período entre março de 2010 a fevereiro de 2013 ( $p =$  nível de significância).

Espécies de parasito	Z	p
<i>Gibsoniela</i> sp.	0,1448	0,4424
<i>Ageneiella brevifilis</i>	0,5750	0,2826
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	0,5750	0,2826
Acanthocephala	1,0287	0,1518

**Tabela 8.** Valores da análise do coeficiente de correlação “rs” por postos de Spearman entre o fator de condição relativo e a abundância de parasitismo de 48 espécimes de *A.inermis* coletados na planície de inundação do alto rio Paraná no período entre março de 2010 a fevereiro de 2013 ( $p =$  nível de significância).

Espécies de parasito	rs	p
<i>Gibsoniela</i> sp.	-0,1536	0,2973
<i>Ageneiella brevifilis</i>	-0,2154	0,1414
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	-0,2067	0,1585
Acanthocephala	-0,2485	0,0885

### 3.8 Subsistemas

A diversidade das infracomunidades de endoparasitos apresentou um índice de Hb= 2,080. Não diferiu significativamente entre os subsistemas fluviais da planície de inundação ( $H = 3,1051$ ;  $p = 0,2117$ ).

### 3.9 Similaridade entre comunidades de endoparasitos nos três subsistemas

Por meio do cálculo do índice de similaridade de Sorenson pôde-se determinar uma média similaridade (50%) entre as comunidades parasitárias de *A. inermis* nos três subsistemas (Ivinheima, Baía e Paraná) (Tabela 9).

*Dadaytremoides parauchenipteri* ocorreu em maior abundância nos subsistemas Ivinheima e Paraná, apenas um espécime foi coletado no subsistema Baía. Já o cestóide pseudofilídeo, foi coletado apenas no Paraná, enquanto Acanthocephala apenas não ocorreu neste mesmo subsistema.

**Tabela 9.** Valores do Índice de similaridade de Sorenson para comparar a fauna endoparasitária de *A. inermis* coletados nos subsistemas: Ivinheima (lótico), Baía (lêntico) e Paraná (semilótico) da planície de inundação do alto rio Paraná.

Subsistemas	Ivinheima	Baía	Paraná
<b>Ivinheima</b>	–	50%	50%
<b>Baía</b>		–	50%
<b>Paraná</b>			–

## 4. Discussão

### 4.1 Composição da fauna endoparasitária

A elevada diversidade de habitats e organismos encontrados em planícies de inundação produz complexas interações ecológicas. As inundações periódicas provocam mudanças no ambiente, tais como modificações no habitat, oferta de alimento, no comportamento alimentar das espécies até na composição da parasitofauna do peixe (Machado et al. 1996).

O hábito alimentar dos peixes é um dos fatores mais importantes que explicam a composição de espécies nas infracomunidades endoparasitárias, já que a maioria é adquirida via alimentação. Entretanto, o habitat do qual o principal volume de alimento é adquirido é tão importante quanto a própria dieta (Mwita e Nkwengulila 2008). *Ageneiosus inermis* é essencialmente piscívoro, uma vez que se alimenta de várias espécies de peixes e também de microinvertebrados (Hahn et al. 2004). Este comportamento predatório o expõe a vários estágios infectantes de uma grande variedade de parasitos troficamente transmitidos

(Violante-Gonzales et al. 2010). A comunidade endoparasitária de *A. inermis* esteve composta tanto por espécies autogênicas (que maturam em vertebrados aquáticos) quanto espécies alogênicas (que maturam fora do ambiente aquático, em vertebrados terrestres) (Campos et al. 2009a). A presença de plerócercóides de *M. spinulifera* (Woodland 1935) (sin. *Spasskyellina spinulifera*) encontrados na fase adulta em *Pseudoplatystoma corruscans* (Falavigna 2002), de estágios larvais dos nematoides (*Contracaecum* sp.1 e *Eustrongylides ignotus*) e metacercárias (*Diplostomum* sp. e Diplostomidae gen. sp.) que maturam em aves piscívoras, indicam que ele também pode servir como presa, ou seja, ocupa uma posição intermediária na teia trófica, atuando tanto como hospedeiro intermediário ou paratênico para tais espécies na conclusão de seu ciclo de vida (Violante-González et al. 2010) e como hospedeiro definitivo, já que abriga espécimes adultos de cestoides, nematoides, acantocéfalos e digenéticos.

Ainda quanto à composição da fauna parasitária é oportuno destacar que das espécies encontradas neste estudo, *Gibsoniela* sp., *A. brevifilis*, *Contracaecum* sp 1, *P.(S.) inopinatus*, já haviam sido citadas para esse hospedeiro (Chambrier e Vaucher 1999; Takemoto et al. 2009; Eiras et al. 2010; Luque et al. 2011). No entanto, este é o primeiro registro de *A. brevifilis* no Brasil e de *Contracaecum* sp 1 e *P.(S.) inopinatus* para este hospedeiro na planície de inundação do alto rio Paraná.

O digenético *D. parauchenipteri*, pode ser considerado um parasito extremamente especialista, sendo que até o presente momento havia sido registrado somente em *Trachelyopterus galeatus* (Linnaeus 1766) (sin. *Parauchenipterus galeatus* Valenciennes 1840) em território argentino (Kohn et al. 2007). Contudo, não foi verificado registros deste parasito em *T. galeatus* coletados no Brasil. No novo habitat escolheu *A. inermis* como hospedeiro definitivo e a ele se adaptou. Porém, vale ressaltar que estas duas espécies de peixes registradas pertencem à mesma família, ou seja, são filogeneticamente relacionadas. Portanto, este é o primeiro registro de parasitos pertencentes ao gênero *Dadaytremoides* no Brasil e também primeiro registro em *A. inermis*.

Peixes de água doce no Brasil são usualmente parasitados por cestoides proteocefalídeos, no entanto, há alguns anos houve registros de cestoides pseudofilídeos em Characiformes: *Astyanax scabripinnis* (Jenys 1842) e *A. altiparanae* Garutti e Britski 2000, ambos relatos, em Campinas, estado de São Paulo (Rego 1997; Azevedo et al. 2007). Este é o primeiro registro do cestóide *Senga* sp. pertencente a Ordem Pseudophyllidea em peixes Siluriformes neste país, e é coletado pela primeira vez na planície de inundação do alto rio

Paraná. Porém, não foi possível identificá-los em nível específico por haver coletado apenas dois espécimes, apesar de assemelhar-se muito com *Senga besnardi* Dolfus 1934, assim como verificado por Rego (1997).

*Clinostomum* sp., Diplostomidae e *E. ignotus* apesar de serem generalistas, ainda não haviam registros para *A. inermis*. Acanthocephala, *M. spinulifera* (plerocercóide), *S. oxydoras*, *C. (C.) brevispiculus* e *R. (S.) lanfrediae*, também são registrados pela primeira vez neste hospedeiro, sendo *C. (C.) brevispiculus* e *R. (S.) lanfrediae* também registros de nova localização, na planície de inundação do alto rio Paraná.

#### 4.2 Estrutura da comunidade endoparasitária

A riqueza parasitária refere-se ao número de espécies de parasitos que estão presentes na comunidade (Lizama et al. 2008). As características ecológicas de um peixe hospedeiro, tais como tamanho, dieta e habitat, são considerados importantes determinantes da riqueza parasitária (Mwita e Nkwengulila 2008). Holmes (1990b) ressalta que a riqueza parasitária é maior em peixes que ocupam níveis tróficos intermediários, uma vez que abrigam parasitos tanto em estágio adulto como em estágios larvais. Neste estudo quatorze espécies de endoparasitos foram registradas em *A. inermis*, ocupando quatro micro-habitats, na qual o intestino foi o mais comumente ocupado.

A riqueza desta comunidade componente foi considerada alta, sendo que a infracomunidade mais complexa consistiu de seis diferentes espécies de parasitos, porém ocorreu em apenas um hospedeiro, enquanto que a maioria das infracomunidades variou entre uma e três espécies de parasitos por hospedeiro. Isto está relacionado ao fato de muitas espécies de parasitos terem ocorrido em baixa intensidade e prevalência. Para Poulin (2007) o número de espécies de parasitos nas infracomunidades pode variar entre os hospedeiros de acordo com o grau de sucesso de infecção do parasito. A probabilidade de ocorrência simultânea de todas as espécies disponíveis de parasitos em um indivíduo-hospedeiro pode ser considerada produto de suas respectivas prevalências, tem-se que a probabilidade desta ocorrência simultânea em qualquer infracomunidade de parasitos é menor quanto maior for a riqueza de espécies na população total de hospedeiros (Zuben 1997). Neste estudo cestóides proteocefalídeos *Gibsoniela* sp., *A. brevifilis* e o digenético *D. parauchenipteri* foram respectivamente as espécies dominantes desta infracomunidade, pois obtiveram os maiores valores de prevalência, também confirmada pelo Índice de Dominância de Berger-Parker. De acordo com Campos et al. (2009b), a dominância de certas espécies ou grupos de parasitos é

comum, e existem vários mecanismos que interferem a dominância. Neste estudo, provavelmente está relacionado com o hábito carnívoro deste hospedeiro, considerando que a maioria dos hospedeiros intermediários destes parasitos compõe sua dieta. Outra possível explicação seria a alta especificidade (Holmes, 1990a), já que *Gibsoniela* sp e *A. brevifilis* e o digenea *D. parauchenipteri* só foram registrados para este hospedeiro.

Apesar da alta riqueza, algumas espécies apresentarem baixa abundância e/ou prevalência, como *Senga* sp., *Clinostomum*, Diplostomidae, *P. (S.) inopinatus*, *R. (S.) lanfrediae*, *S. oxydoras*, *C. (C.) brevispiculus*, *E. ignotus* e *Contracaecum* sp1. Os nematoides dos gêneros *Contracaecum*, *Procamallanus* e *Eutrongylides* e as metacercárias Diplostomidae e *Clinostomum* sp. por possuírem baixa especificidade parasitária (Moravec 1998), são registrados para várias outras espécies de peixes de água doce, especialmente no que diz respeito planície de inundação do alto rio Paraná. Por exemplo, *P. (S.) inopinatus* já foi registrada em mais de 51 hospedeiros no Brasil, entre estes, dez são para esta planície de inundação (Martins et al. 2003; Takemoto et al. 2009; Eiras et al. 2010; Luque et al. 2011) inferindo a *A. inermis* ter a função de hospedeiro paratênico para estes parasitos, exceto para *P. (S.) inopinatus*, pois foi encontrado em fase adulta. No entanto, não se pode descartar a hipótese de uma infecção acidental, por meio de uma alimentação oportunista, o que sugere alterações na composição de sua dieta de acordo com a disponibilidade de presas no meio ambiente (Machado et al. 1996). Contudo, o baixo número de indivíduos encontrados não permite maior inferência acerca desses grupos.

O padrão de dispersão dos parasitos tem sido considerado de grande importância para a dinâmica populacional da relação hospedeiro-parasito (Zuben 1997). Poulin (2007) afirmou que a distribuição de parasitos é decorrente de processos que não são constantes e por esta razão é um acontecimento dinâmico, característico dos sistemas parasitários (Abdallah et al. 2005). Considera-se, que o padrão de distribuição agregada age para aumentar a regulação dependente da densidade, da abundância tanto de hospedeiros como de parasitos, além de reduzir o nível de competição interespecífica entre estes últimos (Zuben 1997). Anderson e Gordon (1982) sugerem que fatores como taxas de transmissão de parasitos e heterogeneidade na susceptibilidade das populações de hospedeiro ao parasito são os principais determinantes do nível de agregação exibido por qualquer população.

A distribuição agregada observada para os endoparasitos de *A. inermis* é semelhante a outros estudos realizados com peixes da planície de inundação (Machado et al. 2000;

Guidelli et al. 2003; Lizama et al. 2005; Yamada et al. 2007; Moreira et al. 2009; Lacerda et al. 2009). A baixa patogenicidade e a falta de competição interespecífica associados ao padrão agregado, confirmados pelo fator de condição relativo (Kn) do hospedeiro e pelo teste de associações interespecíficas, corrobora o relatado por Anderson e Gordon (1982), os quais sugerem que os níveis observados de agregação dos parasitos tendem a apresentar uma variação inversamente proporcional à patogenicidade do mesmo.

De acordo com Halvorsen (1976) e Pianka (1983), a competição é incomum entre parasitos, ocorrendo somente quando parasitos intestinais utilizam os mesmos recursos e estes estão limitados. Esta hipótese é apropriada para comunidades compostas por espécies com alta probabilidade de colonização e, portanto com populações relativamente altas (Holmes e Price 1986), como observado para as espécies de cestóides *Gibsoniela* sp. e *A. brevifilis*, que ocorreram simultaneamente em grandes populações, formando enovelamento no intestino de *A. inermis*. Porém, diferente do esperado, observou-se associação positiva entre estas espécies, inclusive com correlações positivas entre suas abundâncias, demonstrando que tenham as mesmas exigências ecológicas, como por exemplo, a utilização de hospedeiro intermediário em comum e que estes devem ser itens frequentes na dieta do hospedeiro. Isto reforça a ausência de competição, sugerido em padrões de agregação dos endoparasitos de acordo com Zuben (1997). Os cestóides compartilham micro-habitats e são conhecidos por absorver monossacarídeos (algumas vezes dissacarídeos) (Takemoto e Pavanelli 2000). Assim, é provável que espaço e alimento existam em abundância e é pouco provável que ocorra competição por estes recursos ou outros mecanismos de interferência citados por Holmes (1990b).

Os pares de espécies *Gibsoniela* sp. – *D. parauchenipteri* e *Gibsoniela* sp. – *Acanthocephala*, apesar de não obterem associações significativamente positivas, tiveram suas abundâncias correlacionadas significativa e positivamente.

Embora de não significativa, foi observada tendência uma correlação negativa (competição) entre *D. parauchenipeteri* e *Acanthocephala*, talvez pela baixa abundância do acantocéfalos, pois praticamente não co-ocorreram. Ou ainda, possa estar relacionada às estratégias de infecção e não a interação direta dessas espécies, já que costumam ocupar diferentes micro-habitats.



### 4.3 Comprimento padrão

O comprimento do hospedeiro pode ser considerado um reflexo de sua idade, e é considerado um dos fatores mais importantes na variação do tamanho da população de parasitos (Dogiel 1961). À medida que o peixe cresce (desenvolvimento ontogenético), ocorrem muitas alterações no seu comportamento e biologia, que podem influenciar em sua fauna parasitária (Takemoto et al. 1996). Fatores como a quantidade e tipo de alimento consumido, tamanho da presa, maior tempo de exposição, aumento na área de superfície do corpo e mudanças de hábitat, podem ser responsáveis pelo incremento na prevalência e abundância de infecção com o avanço da idade do hospedeiro (Hanek e Fernando 1978). Portanto, espera-se que hospedeiros de maior tamanho corporal sejam mais velhos e, via de regra, mais intensamente parasitados devido às maiores necessidades nutricionais (Mccormick e Nickol 2004).

A correlação positiva e significativa entre o comprimento padrão e a prevalência nos cestóides *Gibsoniela* sp. e *A. brevifilis* corroboram com essa hipótese, pois quanto maior o comprimento padrão do hospedeiro, maior a prevalência deste parasito. Peixes maiores podem ingerir uma quantidade maior de alimentos, elevando sua taxa de infecção. Ou ainda, essas variações podem ser devidas ao uso de diferentes habitats, conforme a idade, ou a melhorias na habilidade de locomoção (Wootton 1990). Correlações positivas entre comprimento do hospedeiro e prevalência de parasitos já haviam sido observadas na planície com cestóides proteocefalídeos em *Paulicea luetkeni* (= *Zungaro zungaro*) (Takemoto e Pavanelli 1994), *Proteocephalus microscopicus*, *Proteocephalus macrophallus* e *Sciadocephalus megalodiscus* em *Cichla monoculus* (= *Cichla kelberi*) (Machado et al. 2000), *Goezeella paranaensis*, *Spatulifer maringaensis* e *Mariauxiella piscatorum* em *Hemisorubim platyrhynchos* (Guidelli et al. 2003), e no digenético *Dadaytrema pacupeva* em *Metynniss lippincottianus* (Yamada et al. 2012).

Entretanto, foi encontrada correlação negativa e significativa entre o comprimento padrão com a abundância do digenético *D. parauchenipteri*, neste caso os peixes maiores possuíam uma menor abundância de infecção por este parasito. Como já mencionado, espera-se que o parasitismo tenha efeito cumulativo ao longo do desenvolvimento ontogenético do hospedeiro, embora este processo seja mais comum em ectoparasitos, em que a transmissão é direta (Lizama et al. 2005). Luque e Chaves (1999) sugerem que as generalizações sobre a influência do tamanho do hospedeiro devem ser evitadas. Parasitismo não deve necessariamente ser mais pronunciado em peixes maiores, devido à acumulação e longo

período de exposição à infecção. Correlações negativas podem ocorrer quando o peixe adquire os parasitos em uma idade mais jovem e eliminá-los quando adultos (Valtonen et al. 1990), pelas mudanças na ingestão de espécies forrageiras em diferentes populações de faixa etária e pela dinâmica da população de hospedeiros intermediários, onde pode ocorrer redução ou ausência de um hospedeiro intermediário ou de condições favoráveis ao parasitismo (Luque e Chaves 1999). Ou ainda, esta correlação negativa pode ser resultado do aumento da auto-imunidade do hospedeiro ao parasito ao longo do tempo (Nikolski 1963) .

Neste estudo *Ageneiosus inermis* não apresentou relação entre seu comprimento padrão e a diversidade das infracomunidades, sugerindo que sua dieta não variou conforme seu crescimento. Isto já também foi registrado em endoparasitos de *P. corruscans*, indicando homogeneidade em seu comportamento durante toda sua vida, e assim, permitindo um recrutamento uniforme ao longo de sua ontogenia (Machado et al. 1996).

#### 4.4 Sexo

Distinções no parasitismo em hospedeiros machos e fêmeas podem constituir um fator importante quando necessidades energéticas desiguais, diferentes hábitos alimentares ou diferenças fisiológicas ocorrem entre os sexos (González e Acuña 2000). A influência de fatores fisiológicos, como hormônios entre os mesmos, foi demonstrada por Paling (1965) e Moser (1992), na qual admitiram a hipótese de que certas espécies de parasitos tem maior facilidade de infecção em machos ou fêmeas. Porém, neste estudo, tal influência não foi verificada. Vários outros estudos relacionando o sexo do hospedeiro e a infracomunidade de endoparasitos já foram realizados, observaram que não houve influência do sexo do hospedeiro na intensidade e prevalência do parasitismo, como por exemplo, Moreira et al. (2009) e Lacerda et al. (2009).

Essa ausência de relação dos índices parasitários com o sexo do hospedeiro tem sido interpretada como consequência da similaridade dos parâmetros biológicos entre os dois sexos (Luque et al. 1996).

A independência dos valores de diversidade em relação ao sexo de *A. inermis* também foram observadas, evidenciando que as relações ecológicas do peixe (ocupação de habitat, estratégias reprodutivas e dieta) são semelhantes entre machos e fêmeas. Os mesmos resultados foram obtidos para outras espécies de peixes de água doce (Machado et al. 2000; Moreira et al. 2009).

#### 4.5 Estádio de maturação gonadal

O estágio de maturação gonadal está também entre os principais fatores que podem interferir diretamente sobre a constituição da sua fauna parasitária (Takemoto et al. 2005).

Na coleta dos peixes foi observada a ausência de peixes em estágio de reprodução. Apenas peixes em estágio maduro, que ainda não estavam no período de reprodução propriamente dito. Curtas migrações para a reprodução foram relatadas em *A. inermis* na Colômbia, mas até o presente momento nada foi registrado para as outras bacias da América do Sul. (Carolsfeld et al., 2003). Porém, não se deve descartar a hipótese de que neste período eles migrem para outros locais para a desova e voltem para se reestabelecer.

Lima et al. (2005), estudando isópodas ectoparasitos de *Scomberomorus brasiliensis* discutem que a preferência desses parasitos pelos hospedeiros mais jovens possivelmente ocorre por estes apresentarem mais recursos energéticos em relação aos maduros. Sendo que estes últimos possuem menos reservas energéticas devido à mobilização destas para a maturação gonadal e a reprodução (Chellappa et al. 1995; Huntingford et al. 2001). Neste estudo, tal evento foi observado para o endoparasito *D. parauchenipteri*, que teve sua maior abundância em *A. inermis* ainda imaturos. Como já mencionado, possivelmente este fato esteja relacionado a um aumento da auto-imunidade do hospedeiro ao parasito ao longo do tempo e/ou há uma mudança comportamental ou alimentar (Nikolski 1963).

#### 4.6 Fator de condição relativo ( $Kn$ )

O fator de condição relativo do peixe relacionado com os níveis de parasitismo têm sido muito utilizado nas últimas décadas, representando um indicador quantitativo do bem-estar do peixe, portanto, uma importante ferramenta para o estudo das interações parasito-hospedeiro (Yamada et al. 2008; Gudelli et al. 2011). A análise das variações desse indicador entre populações e indivíduos pode ser utilizada para evidenciar efeitos de diferentes fatores, como a qualidade do ambiente e recursos alimentares (Bolger e Connolly 1989) e também do efeito das espécies de parasitos sobre os seus hospedeiros, em ambientes naturais (Ranzani-Paiva et al. 2000). Trabalhos sobre o fator de condição de peixes parasitados mostram que o parasitismo pode ser relacionado a baixos valores (Tavares-Dias et al. 2000; Guidelli et al. 2011, Karling et al. 2012; Gomiero et al. 2012) a altos valores de  $Kn$  (Lacerda et al. 2009; Moreira et al. 2010), assim como podem também não apresentar correlação (Dias et al. 2004; Moreira et al. 2005; Tavernari et al. 2005; Campos et al. 2009b).

Bauer (1961) e Gibbs (1985) consideraram que os parasitos têm um efeito negativo sobre seus hospedeiros, que é refletido na queda da eficiência de manutenção da saúde, na reprodução e na conversão alimentar. Mas os possíveis efeitos que agentes patogênicos têm sobre os seus hospedeiros são difíceis de avaliar ou quantificar, principalmente em peixes sob condições naturais. Além disso, a ausência de peixes mais debilitados e susceptíveis ao parasitismo em ambientes naturais devido ao efeito da predação, principalmente por aves, pode influenciar e dificultar ainda mais esta definição.

A alta intensidade de cestoides (*Gibsoniela* sp. e *A. brevifilis*) relatada em vários hospedeiros neste estudo, formando bolos que possivelmente causariam uma obstrução do lúmen intestinal do hospedeiro, e também afetariam a eficiência absorptiva e digestiva do intestino desses peixes, ocasionando prejuízo nas taxas de crescimento e peso, além de expô-los a infecções secundárias, derivadas de outros patógenos. Portanto, devido a esses possíveis efeitos patológicos era de se esperar um decréscimo nos fatores de condição dos peixes (Britton et al. 2012). No entanto, o caso reportado neste estudo não apresentou correlação entre a presença do parasito a um processo patológico.

Resultados obtidos através do fator de condição relativo demonstraram que a maioria dos hospedeiros estavam com o tamanho e peso dentro do esperado em condições saudáveis. As boas condições de saúde dos hospedeiros mesmo frente a estas altas intensidades de cestoides poderiam ser respondidas pela coevolução (parasitismo ajustado), já que essas duas espécies são específicas deste hospedeiro. Coevolução é um termo que define a relação entre duas espécies, as quais passam por alterações genéticas em consequência da interação entre elas (Thompson 1989). Na relação parasito-hospedeiro, o processo de coevolução inicia-se com parasitos altamente virulentos e/ou hospedeiros altamente susceptíveis ao parasito. Com o passar das gerações, as altas taxas mutacionais dos parasitos permitem a seleção de populações menos virulentas, pois não há vantagens para o parasito prejudicar o hospedeiro ao ponto de ser ele mesmo prejudicado. Em ambientes naturais os parasitos normalmente não causam danos expressivos aos seus hospedeiros, sendo raros os registros de altas taxas de mortalidade (Whittington e Chisholm 2008). Obstruções causadas por nematoides *Rondonia rondoni* em *Piaractus mesopotamicus* já foram observadas por Rego e Vicente (1988), Dias et al. (2004) e Campos *et al.* (2009b), onde estas duas ultimas relataram não afetar o fator de condição de seus hospedeiros.

A falta de interação significativa entre o Kn e a diversidade da parasitofauna, indica mais uma vez que o fator de condição relativo dos peixes não sofreu efeito dos parasitos. Desta forma, é possível afirmar que a comunidade parasitária de *A. inermis* causa baixa patogenicidade ao hospedeiro.

#### 4.7 Subsistemas

Diversidade é formada de dois componentes inerentes as infrapopulações de parasitos: a riqueza parasitária (número total de espécies presentes em um infracomunidades) e a uniformidade (como dados de abundância estão distribuídos entre as espécies) (Ludwig e Reynolds 1988).

Segundo Bell e Burt (1991), o tipo de ambiente pode determinar a diversidade e a riqueza de helmintos endoparasitos, devido às variações espaciais na composição da fauna de invertebrados, hospedeiros intermediários. Flutuações nas características físicas e químicas do ambiente aquático também são importantes fatores que podem provocar alterações nas infrapopulações de parasitos de peixes na planície de inundação do alto rio Paraná (Pavanelli *et al.* 2004).

A planície de inundação do alto rio Paraná, apresenta habitats com características distintas. É formada por uma rede de drenagem que é constituída principalmente pelo rio Paraná, pelos canais secundários e afluentes. Entre os principais afluentes do rio Paraná estão, os rios Ivinheima e Baía (Souza-Filho e Stevaux 2004; Thomaz *et al.* 2004). Weichman e Janovy Jr. (2000) afirmaram que a distribuição e a abundância dos parasitos no sistema aquático podem ser afetadas pela movimentação dos peixes nos diferentes tributários. Quando os peixes locomovem-se livremente de um local para o outro, ocorre um cruzamento das comunidades parasitárias nestes locais, devido à sobreposição das populações hospedeiras. No entanto, quando o movimento dos peixes é restrito, a comunidade parasitária reflete as condições ecológicas de cada ambiente. Isto porque ambientes ecologicamente distintos fornecem oportunidades distintas de transmissão dos parasitos.

Ao compararmos às abundâncias de parasitismo entre os hospedeiros coletados nos subsistemas Paraná, Baía e Ivinheima, podemos notar que não diferiram significativamente, indicando uma possível semelhança comportamental das populações de hospedeiros ou ainda as interconexões de locais isolados como lagoas no período de cheia poderiam causar um

cruzamento das comunidades parasitárias nestes locais, devido à sobreposição das populações hospedeiras, como proposto por Weichman e Janovy Jr. (2000).

#### *4.8 Similaridade entre comunidades de endoparasitos nos três subsistemas*

Os estudos dos índices de similaridade são importantes como indicadores de relações ecológicas entre hospedeiros diferentes ou de diferentes populações de uma mesma espécie (Holmes e Podesta 1968; Leong e Holmes 1981; Pence et al. 1983; Holmes 1990a, Violante-González et al. 2010). Com relação aos subsistemas analisados, o índice de similaridade de Sorenson demonstrou uma média similaridade. Estas diferenças provavelmente tenham sido comprometidas pela presença de espécies de nematoides e digenéticos possivelmente acidentais. No entanto, as condições ambientais e biológicas locais geralmente implicam efeitos sobre a estrutura da comunidade parasitária, impedindo-as de serem idênticas (Violante-González et al. 2010). Isto sugere que a comunidade de cada subsistema é montada a partir de um pool de características das espécies parasitos disponíveis em cada local (Valtonen et al. 2001).

Podemos reiterar que os parasitos, os hospedeiros e ambientes, particularmente os sistemas aquáticos, formam um sistema complexo, em que cada um deles depende dos outros dois (Silva-Souza et al. 2006). Esta dependência mútua leva a expressões diversificadas a cada situação. O ambiente influencia o comportamento das infecções e no aparecimento ou desaparecimento das doenças parasitárias.

Contudo, todos os grandes grupos de organismos conhecidos (vírus, bactérias, protozoários, fungos, plantas e animais) apresentam espécies que desenvolveram adaptações para a vida parasitária, de forma que os parasitos são muito diversos na natureza.

Assim, o estudo de parasitos de peixes permite a obtenção de informações importantes não só a respeito dos hospedeiros, mas também do ambiente em geral (Takemoto et al. 2005).

## Referências

- Abdallah V D, Azevedo R K, Luque J L (2005) Ecologia da comunidade de metazoários parasitos do sairú *Cyphocharax gilbert* (Quoy & Gaimard, 1824) (Characiformes: Curimatidae) do rio Guandu, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Rev Bras Parasitol Vet* 14(4):154-159.
- Agostinho A A, Bini L M, Gomes L C, Júlio Jr H. F, Pavanelli C S, Agostinho C S (2004) Fish assemblages of the upper Paraná River Floodplain. In: Thomaz S M, Agostinho A A, Hahn N S (eds) *The upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, Ecology and Conservation*. 1ª ed. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 223-246.
- Anderson, R.M.; Gordon, D. M. (1982) Processes influencing the distribution of parasite numbers within host populations with special emphasis on parasite-induced host mortalities. *Parasitology*, 85: 373.
- Azevedo G B, Madi R R, Ueta M T (2007) Metazoários parasitas de *Astyanax altiparanae* (Pisces: Characidae) na Fazenda Rio das Pedras, Campinas, SP, Brasil. *Bioikos*, Campinas, 21(2): 89-96.
- Bauer O N (1961) Parasitic diseases of cultured fishes and methods of their prevention and treatment. In: V. A. Dogiel, G. K. Petrushevski; Y. I. Polyanski (eds) *Parasitology of fishes* English translation by Z. Kabata (1970), Neptune, N. J.: T.F.H. Publishers.
- Bell G, Burt A (1991) The comparative biology of parasite species diversity internal helminths of freshwater fish. *Journal Animal Ecology*, 60: 1047-1064.
- Bolger T, Connolly P L (1989) The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal Fish Bioogyl*, 34(2):171–182.
- Britton J R, Pegg J Baker D, Williams C F (2012) Do lower feeding rates result in reduced growth of a cyprinid fish infected with the Asian tapeworm? *Ecology Freshwater. Fish*, 21: 172–175.
- Bonetto A A (1986) The Paraná river system. In: Davies B R, Walker K F (eds) *The Ecology of River Systems*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, 541-555.

- Buckup P A, Menezes N A, Ghazzi M S A (2007) *Catálogo das espécies de peixes de água doce do Brasil*. Museu Nacional, Rio de Janeiro.
- Bush A O, Holmes J C (1986) Intestinal helminths of lesser scaup ducks: an interactive community. *Can J Zool*, 64: 142-152.
- Bush A O, Aho J M, Kennedy C R (1990) Ecological versus phylogenetics determinants of helminth parasite community richness. *Ecology and Evolution*, 4: 1-20.
- Bush A O, Lafferty K D, Lotz J M, Shostak A W (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis *et al.* 1982. *Journal Parasitology*, 83 (4): 575-583.
- Campos C M, Fonseca V E, Takemoto, R M, Moraes F R (2009a) Ecology of the parasitic endohelminth community of *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1776) (Siluriformes: Pimelodidae) from the Aquidauana River, Pantanal, State of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Braz Journal Biology*, 69 (1): 93-99.
- Campos C M, Takemoto R M, Fonseca V E, Moraes F R (2009b) Ecology of the parasitic endohelminth community of *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887) (Characiformes) from Aquidauana and Miranda Rivers, Pantanal, state of Mato Grosso do Sul, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 69 (1): 87-92.
- Carolsfeld J, Harvey, B Ross C, Baer, A (2003) *Migratory Fishes South of America : Biology, Fisheries and Conservation Status*. International Development Research Centre. World Fisheries Trust.
- Chambrier A de, Vaucher C (1999) Proteocephalidea et Monticelliidae (Eucestoda: Proteocephalidea) parasites de poissons d' eau douce au Paraguay, avec descriptions d' un genre nouveau et de dis espèces nouvelles. *Revue Suisse Zoology*, 106 (1): 165-240.
- Chellappa S (1995) Condition factor and hepatosomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *Journal Fish Biology*, 47: 775-787.
- Chemes S B, Takemoto R M (2011) Diversity of parasites from Middle Paraná system freshwater fishes, Argentina. *International Journal Biodiversity and Conservation*, 3 (7): 249-266.



- Curran S S (2008) Two new species of *Creptotrema* (Digenea: Allocreadiidae) from South America. *Revista Mexicana de Biodiversidade*, 79: 15-21.
- Dias P G, Furuya W M, Pavanelli G C, Machado M H, Takemoto R M (2004) Carga parasitária de *Rondonia rondoni*, Travassos, 1920 (Nematoda, Atractidae) e fator de condição do armado, *Pterodoras granulosus*, Valenciennes, 1833 (Pisces, Doradidae). *Acta Sci Biol Sci* 26: 151-156.
- Dogiel V A (1961) Ecology of the parasites of freshwater fishes. In: Dogiel V A, Petrushevski G K, Polyanski Y I (eds) *Parasitology of fishes*, English translation by Z. Kabata (1970), Neptune, N. J.: T.F.H. Publishers.
- Eiras J C, Takemoto R M, Pavanelli G C (2006) *Métodos de Estudo e Técnicas Laboratoriais em Parasitologia de Peixes*. 2ª ed. Maringá, Ed. EDUEM.
- Eiras J C, Takemoto R M, Pavanelli G C (2010) *Diversidade dos Parasitos de Peixes de Água Doce do Brasil*. Maringá, Editora Clichetec.
- Falavigna D L M (2002) *Aspectos do ciclo evolutivo de proteocefalídeos (Platyhelminthes: Cestoda) parasitas de peixes e microcrustáceos da planície de inundação do alto rio Paraná*. Tese, Universidade Estadual de Maringá.
- Ferraris Jr, C J (2003) Family Auchenipteridae (Driftwood catfishes). In: Reis R, Kullander, S O, Ferraris, Jr C J (Eds). *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre: EDIPUCRS, pp. 470-482.
- Gibbs H C (1985) Effects of parasites on animal and meat production. In: Gaafar S M, Howard W E, Marsh, R E (Eds) *World Animal Science: Parasites, Pests and Predators*. Elsevier, Holanda, pp. 7-27.
- Gomiero L M, Souza U P, Braga F M S (2012) Condition factor of *Astyanax intermedius* Eigenmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae) parasitised by *Paracymothoa astyanaxi* Lemos de Castro, 1955 (Crustacea, Cymothoidae) in the Grande River, Serra do Mar State Park-Santa Virgínia Unit, São Paulo, Brazil. *Brazilian Journal Biology*, 72 (2): 379-388.

- González M T, Acuña E (2000) E. Influence of host size and sex on the endohelminth infracommunities of the red rockfish *Sebastes capensis* off northern Chile. *Jornal Parasitology*, 86 (4): 854-857.
- Graça W F, Pavanelli C S (2007) *Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes*. EDUEM, Maringá, pp. 170-171.
- Guidelli G M et al. (2003) Endoparasite infracommunities of *Hemisorubim platyrhynchos* (Valenciennes, 1840) (Pisces: Pimelodidae) from the Baía River on the floodplain of the high Paraná River, Brazil: Specific composition and Ecological aspects. *Brazilian Journal Biology*, São Carlos, 63: 261- 268.
- Guidelli G M, Tavechio W L G, Takemoto R M, Pavanelli G C (2011) Relative condition factor and parasitism in anostomid fishes from the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. *Veterinary Parasitology*, 177: 145–151.
- Hahn N S, Fugi R, Andrian I F (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz S M, Agostinho A A, Hahn N S (eds.). *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers: Leiden; pp. 247-269.
- Halvorsen O (1976) Negative interaction amongs parasites. In: Kennedy C R (ed) *Ecological Aspects of Parasitology*. North-Holland Publishing, pp. 99-114.
- Hanek G, Fernando C H The role of season, habitat, host age, and sex on gill parasites of *Ambloplites rupestris* (Raf). *Canadian Journal of Zoology*, v.56, p.1251-1253, 1978.
- Holmes J C, Podesta P W (1968) The helminths of wolves and coyotes from the forested regions of Alberta. *Canadian Journal of Zoology*, 46: 1193-1204.
- Holmes J C, Price P W (1986) Communities of parasites. In: Anderson, D. J.; Kikkawa, J. (Eds). *Community ecology: pattern and process*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 187-213.
- Holmes J C (1990a) Helminth communities in marine fishes. In: Esch G, Bush A O, Aho J (eds) *Parasites communities: patterns and processes*. New York, Chapman and Hall, pp. 101-130.

- Holmes J C (1990b) Competition, contacts, and others factors restricting niches of parasitic helminths. *Ann Parasit Hum Comp*, Paris, 65: 69-72.
- Huntingford F A (2001) Energy reserves and reproductive investment in male three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus*. *Ecol Freshw Fish*, 10: 111-117.
- Karling L C, Isaac A, Affonso I P, Takemoto R M, Pavanelli G C (2012) The impact of a dam on the helminth fauna and health of a neotropical fish species *Salminus brasiliensis* (Cuvier 1816) from the upper Paraná River, Brazil. *Jornal Helminthology*, 87:245-251.
- Khalil L F, Jones A, Bray R A (Org.). (1994) *Keys to the cestodes parasites of vertebrates*. Cambridge: CAB International.
- Kohn A, Fernandes B M M, Cohen S C (2007). *South American trematodes parasites of fishes*. Rio de Janeiro: Imprinta Express.
- Lacerda A C F, Takemoto R M, Pavanelli G C (2009) Ecology of endoparasites of the fluvial stingray *Potamotrygon falkneri* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) from the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Jornal Biology*, 69 (2): 297-303.
- Landsberg J H, Blakesley B A, Reese R O, Mcrae G, Forstchen P R (1998) Parasites of fish as indicators of environmental stress. *Environmental Monitoring and Assessment*, 51: 211-232.
- Le Cren E D (1951) The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition of perch *Perca fluviatilis*. *Jornal of Animal Ecology*, 20 (2): 201-219.
- Leong T S, Holmes J C (1981) Communities of metazoan parasites in open water fishes of Cold Lake, Alberta. *Jornal Fish Biology*, 18: 693-713.
- Lima F C T, Malabarba L R, Buckup P A, Pezzi da Silva J F, Vari, R.P.; Harold, A.; Benine, R.; Oyakawa, O.T.; Pavanelli, C. S.; Menezes, N. A.; Lucena, C.A.S.; Malabarba, M.C.S.L.; Lucena, Z.M.S.; Reis, R.E., Langeani, F.; Cassati, L.; Bertaco, V.A. Genera incertae sedis in characidae. (2003) In: Reis, R.E.; Kullander, S.O.; Ferraris, C.J.Jr. (eds) *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS, Porto Alegre, pp. 729.
- Lima J T A X, Chellappa S, Thatcher V E (2005) *Livoneca redmanni* Leach (Isopoda, Cymothoidae) e *Rocinela signata* Schioedte e Meinert (Isopoda, Aegidae), ectoparasitos de

*Scomberomorus brasiliensis* Collete, Russo & Zavala-Camin (Osteichthyes, Scombridae) no Rio Grande do Norte, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 22 (4): 1104-1108. <http://dx.doi.org/10.1590/S0101-81752005000400041>. Acessado em 25/07/2013.

Lizama M de L A P, Takemoto R M, Pavanelli G C (2005) Influence of host sex and age on infracommunities of metazoan parasites of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Prochilodontidae) of the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Parasite*, 12: 299-304.

Lizama M de L A P, Takemoto R M, Ranzani-Paiva, M J T, Ayroza, L M S, Pavanelli G C (2007) Relação parasito-hospedeiro em peixes de pisciculturas da região de Assis, Estado de São Paulo, Brasil. *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1757). *Acta Sci Biol Sci*, 29 (2): 223-231.

Ludwig J A, Reynolds J F (1998) *Statistical Ecology: a Primer on Methods and Computing*. New York: Wiley-Interscience Publications, pp. 337.

Luque J L, Amato J F R, Takemoto R M (1996) Comparative analysis of the communities of metazoan parasites of *Orthopristis ruber* and *Haemulon steindachneri* (Osteichthyes: Haemulidae) from the south eastern Brazilian littoral: Structure and influence of the size and sex of hosts. *Revista Brasileira de Biologia*, 56: 279-292.

Luque J L, Chaves N D (1999) Ecologia da comunidade de metazoários parasitos da anchova *Pomatomus saltatar* (Linnaeus) (Osteichthyes, Pomatomidae) do litoral do estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16 (3): 711-723.

Luque J L, Aguiar J C, Vieira F M, Gibson D I, Santos C P (2011) Checklist of Nematoda associated with the fishes of Brazil. *Zootaxa*, 3082: 1-88.

Machado M H, Pavaneli G C, Takemoto R M (1996) Structure and diversity of endoparasitic infracommunities and the trophic level of *Pseudoplatystoma corruscans* and *Schizodon borelli* (Osteichthyes) of the high Paraná River. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 91, (4): 441-448.

Machado P M, Almeida S C, Pavaneli G C, Takemoto R M (2000) Ecological aspects of endohelminths parasitizing *Cichla monoculus* Spix, 1831 (Perciformes: Cichlidae) in the Paraná river near Porto Rico, State of Paraná, Brazil. *Comp Parasitol*, 67 (2) p.210-217.

Magurran A E. (2004) *Measuring biological diversity*. Oxford: Blackwell Publishing, pp. 256.

- Martins M L, Fenerick J Jr, Nomura D T, Braga F M S (2003). Prevalence, intensity and seasonality of *Ichthyouris voltagrandensis* (Nematoda: Pharyngodonidae) in *Myleus tiete* (Osteichthyes: Characidae) from Volta Grande reservoir, Minas Gerais State, Brazil. *B Inst Pesca*, São Paulo, 29(1): 39-46.
- Martins M L, Santos R dos S, Marengoni N G, Takahashi H K, Onaka E M (2009) Seasonality of *Eustrongylides* sp. (Nemataoda: Dioctophymatidae) larvae in fishes from Paraná river, South-western Brazil. *B Inst Pesca*, São Paulo, 35 (1): 29-37.
- Melo M de F C, Santos J N, Giese E G, Santos E G N, Santos C P (2011) *Raphidascaris (Sprentascaris) lanfrediae* sp. nov. (Nematoda: Anisakidae) from the fish *Satanoperca jurupari* (Osteichthyes: Cichlidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, Rio de Janeiro, 106 (5): 553-556.
- Mccormick A L, Nickol B B (2004) Postcyclic transmission and its effect on the distribution of *Paulisentis missouriensis* (Acanthocephala) in the definitive host *Semotilus atromaculatus*. *Jornal Parasitology*, 90 (1): 103-107.
- Moravec, F (1998) *Nematodes of freshwater fishes of the neotropical region*. Prague: Academia.
- Moreira S T, Ito K F, Takemoto R M, Pavanelli G C (2005) Ecological aspects of the parasites of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) (Siluriformes: Pimelodidae) in reservoirs of Paraná basin and upper Paraná floodplain, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 27: 317-322.
- Moreira L H A, Takemoto R M, Yamada F H, Ceschini T L, Pavanelli G C (2009) Ecological aspects of metazoan endoparasites of *Metynnis lippincottianus* (Cope, 1870) (Characidae) from Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Helminthologia*, 46 (4): 214 -219.
- Moreira L H A, Yamada F H, Ceschini T L, Takemoto R M, Pavanelli G C (2010) The influence of parasitism on the relative condition factor (Kn) of *Metynnis lippincottianus* (Characidae) from two aquatic environments: the upper Parana river floodplain and Corvo and Guairacá rivers, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*. Maringá, 32 (1): 83-86.
- Moser M, Hsieh J (1992) Biological tags for stock separation in pacific herring *Clupea harengus pallasii* in California. *Jornal Parasitology*, Lawrence, 78: 54-60.

- Mwita C, Nkwengulila G (2008) Determinants of the parasite community of clariid fishes from Lake Victoria, Tanzania. *Journal of Helminthology*, 82: 7-16.
- Neiff J J (1990) Ideas para la interpretacion ecologica del Paraná. *Interciencia*, 15 (6): 424-441.
- Neraasen T G, Holmes J C (1975) The circulation of the cestodes among three species of geese nesting on the Anderson River Delta. *Acta Parasitology. Pol.*, 23: 277-289.
- Nikolski G U (1963) *The ecology of fishes*. London: Academic Press.
- Opperman J J, Luster R, Mckenney B A, Roberts M, Meadows A W (2010) Ecologically functional floodplains: connectivity, flow regime, and scale. *J Am Water Resour. Assoc.*, 46: 211-226.
- Pavanelli G C, Takemoto R M, Guidelli G M, Lizama M de L A P, Machado P M, Tanaka L K, Isaac A, França J G, Carvalho S, Moreira S T, Ito K F (2004) Parasite fauna of fishes from the Upper Paraná River, Brazil. In: Agostinho A A, Rodrigues L, Gomes L C, Thomaz S M, Miranda L E (eds) *Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain*. Maringá: Eduem, pp. 193–197.
- Paling J E (1965) The population dynamics of the monogenean gill parasite *Discocotyle sagittata* Leuckart on Windermere trout, *Salmo trutta*, *L Parasitology*, 55: 667-694.
- Pence D B, Crum J M, Conti J A (1983) Ecological analysis of helminth population in the Black bear, *Ursus americanus*, from North America. *Journal Parasitology*, 69: 933-950.
- Pertierra G (2009) *Luciaella ivanovae* n. g., n. sp. (Eucestoda: Proteocephalidea: Peltidocotylineae), a parasite of *Ageneiosus inermis* (L.) (Siluriformes: Auchenipteridae) in Argentina. *Systematic Parasitology*, 73: 71-80.
- Pianka E R (1983) *Evolutionary Ecology*. Harper and Row Publishers, New York.
- Poulin R (1995) Phylogeny, ecology and the richness of parasite communities in vertebrates. *Ecological Monographs*, 65 (3): 283–302.
- Poulin R, Morand S (2004) *Parasite Biodiversity*. Washington: Smithsonian Books, pp. 1-10.

- Poulin R (2007) *Evolutionary Ecology of Parasites.* , 2<sup>a</sup> ed., Reino Unido, Princeton University Press.
- Price P W (1977) General concepts on the evolutionary biology of parasites. *Evolution* , 31: 405-420.
- Rego A A (1984) Proteocephalidea from amazonian freshwater fishes: new systematic arrangement for the species described by Woodland as *Anthobothrium* (Tetraphyllidea). *Acta Amazônica*, 14 (1-2): 86-94.
- Rego A A, Vicente J J (1988) Excursão científica à zona do Pantanal, Estado de Mato Grosso, para coletas de helmintos. *Cienc Cult*, 40 (1): 65-68.
- Rego A A (1992) Redescription of *Gibsoniela mandube* (Woodland, 1935)(Cestoda: Proteocephalidea), a parasite of *Ageneiosus brevifilis* (Pisces: Siluriformes), and reappraisal of the classification of the proteocephalideans. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. Rio de Janeiro, 87 (3): 417-422.
- Rego A A (1997) *Senga* sp., occurrence of a Pseudophyllid Cestode in a Brazilian freshwater fish. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*, 92 (5): 607.
- Rooney N, Mccann K S (2012) Integrating food web diversity, structure and stability. *Trends Ecology and Evolution*, 27 (1): 40-46.
- Rothschild M, Clay T (1952) *Fleas, Flukes & Cuckoos*, Collins, London.
- Silva-Souza A T, Shibatta O A, Matsumura-Tundisi T, Tundisi J G, Dupas F A (2006) Parasitas de peixes como indicadores de estresse ambiental e eutrofização. In: Tundisi, J. G.; Tundisi, T. M.; Galli, C. S. (eds) *Eutrofização na América do Sul: Causas, consequências e tecnologias de gerenciamento e controle*, pp. 373-386.
- Souza-Filho E E, Stevaux J C (2004) Geology and geomorphology of the Baía–Curutuba–Ivinheima river complex. In: Thomaz S M, Agostinho A A, Hahn N S *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden, Backhuys, pp. 1-29.
- Stone J E, Holmes J C (1978) Ecology of helminth parasitism in the bobcat from West Texas. *Journal of Parasitology*, 74: 214-227.

Takemoto R M, Pavanelli G C (1994) Ecological aspects of Proteocephalidean cestodes parasites of *Paulicea luetkeni* (Steindachner) (Osteichthyes: Pimelodidae) from Paraná river, Brazil. *Revista Unimar*, Maringá, PR, 16 (3): 17-26.

Takemoto R M, Amato J F R, Luque J L (1996) Comparative analysis of the metazoan parasite communities of leatherjackets, *Oligoplites palometa*, *O. saurus*, and *O. saliens* (Osteichthyes: Carangidae) from Sepetiba Bay, Rio de Janeiro, Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, Rio de Janeiro, 56 (4): 639-650.

Takemoto R M, Pavanelli G C (2000) Aspects of ecology of proteocephalid cestodes parasites of *Sorubim lima* (Pimelodidae) of the upper Paraná river, Brazil: I. Structure and influence of host's size and sex. *Revista Brasileira de Biologia*, Rio de Janeiro, 60 (4): 577-584.

Takemoto R M, Lizama M de L A P, Guidelli G M, Pavanelli G C, Moreira S T, Ito K, Lacerda A C F, Bellay S (2005) Fauna Parasitária de Peixes em Reservatórios. In: Rodrigues L.; Thomaz, S. M., Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. (Eds). *Biocenoses em reservatórios: padrões espaciais e temporais*. RiMa, pp. 269–280.

Takemoto R M, Pavanelli G C, Lizama M de L A P, Lacerda A C, Yamada F H, Moreira L H A, Ceschini T L, Bellay S (2009) Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 691-705.

Tavares-Dias M, Martins M L, Moraes F R, Kronka S N (2000) Condition factor, hepatosomatic and splenosomatic relation of freshwater fishes naturally parasitized. *Acta Scientiarum Biological Sciences*. 22: 533-537.

Tavernari F C, Bellay S, Takemoto R M, Guidelli G M, Lizama M de L A P, Pavanelli G C (2005) Ecological aspects of *Diplectanum piscinarius* (Platyhelminthes, Monogenea) parasite of gills of *Plagioscion squamosissimus* (Osteichthyes, Sciaenidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*, 27:225-229.

Thomaz S M, Pagioro T A, Bini L M, Roberto M C, Rocha R R A (2004) Limnological characterization of the aquatic environments and the influence of hydrometric levels. In: Thomaz S M, Agostinho A A, Hahn N S (eds) *The Upper Paraná River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation*. Backhuys Publishers Leiden, pp. 393.

Thompson J N (1989) Concepts of coevolution. *Trends Ecol Evol*, 4: 179-183.



- Valtonen E T, Rost M, Rahkonen R (1990) Seasonality of two gill monogeneans from two freshwater fish from an oligotrophic lake in northeast Finland. *International J Parasitol.*, 20 (1): 101-107.
- Valtonen E T, Pulkinen K, Poulin R, Julkunen M (2001) The structure of parasite component communities in brackish water fishes of the northeastern Baltic Sea. *Parasitology*, 122: 471-481.
- Violante-González J, Mendoza-Franco E F, Rojas-Herrera, A.; Guerrero S G (2010) Factors determining parasite community richness and species composition in black snook *Centropomus nigrescens* (Centropomidae) from coastal lagoons in Guerrero, Mexico. *Parasitol. Res.*, 107: 59- 66.
- Weichman M A, Janovy J (2000) Parasite community structure in *Pimephales promelas* (Pisces: Cyprinidae) from two converging streams. *Jornal of Parasitology*, 86 (3): 654- 656.
- Whittington I D, Chisholm L A (2008) *Diseases caused by Monogenea*. In: Eiras J C, Segner H, Wahli T, Kapoor B G (Eds) *Fish Diseases Enfield: Science Publishers*, pp. 682– 816.
- Wootton, R. J. (1990) *Ecology of teleost fishes*. London: Chapman and Hall.
- Yamada, F. H.; Takemoto, R. M.; Pavanelli, G. C. (2007) Ecological aspects of ectoparasites from the gills *Satanoperca pappaterra* (Heckel, 1840) (Cichlidae) from the (Heckel, 1840) (Cichlidae) from upper Paraná river floodplain, Brazil. *Acta Sci Biol Sci*. Maringá, 29 (3): 331-336.
- Yamada F H, Takemoto R M, Pavanelli G C (2008) Relação entre fator de condição relativo (Kn) e abundância de ectoparasitos de brânquias em duas espécies de ciclídeos da bacia do rio Paraná, Brasil. *Acta Sci Biol Sci*, Maringá, 30: 213-217.
- Yamada F H, Moreira L H A, Ceschini T L, Lizama M de L A P, Takemoto R M, Pavanelli G C (2012) Parasitism associated with length and gonadal maturity stage of the freshwater fish *Metynnis lippincottianus* (Characidae). *Neotropical Helminthology*, 6 (2): 247-256.
- Zar J H (2010) *Biostatistical analysis*. 5<sup>a</sup> ed. Prentice Hall, New Jersey.

Zelmer D A, Arai H P (1998) The contributions of host age and size to the aggregated distribution of parasites in yellow perch, *Perca flavescens*, from Garner Lake, Alberta, Canada. *Journal of Parasitology*, v.84 (1): 24-28.

Zuben C J V (1997) Implicações da agregação espacial de parasitas para a dinâmica populacional na interação hospedeiro-parasita. *Revista Saúde Pública*, 31(5) 523-530.