

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

THAMY SANTOS RIBEIRO

**Como os fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição dos parasitos  
de peixes**

Maringá, PR  
2016

THAMY SANTOS RIBEIRO

**Como os fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição dos parasitos  
de peixes**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais do Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Estadual de Maringá, como requisito parcial para obtenção do título de Doutora em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Coorientador: Dr. Nicolas Mouquet

Maringá, PR  
2016

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

R484c Ribeiro, Thamy Santos, 1987-  
Como os fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição dos parasitos de peixes / Thamy Santos Ribeiro.-- Maringá, 2016.  
94f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2016.  
Orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto.  
Coorientador: Dr. Nicolas Mouquet.

1. Parasitismo - Interação parasito-hospedeiro. 2. Parasitos - Interações - Peixes de água doce. 3. Diversidade funcional. 4. Parasitos de peixes de água doce - Distribuição. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. -577.857  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

THAMY SANTOS RIBEIRO

**Como os fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição dos parasitos de peixes**

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

COMISSÃO JULGADORA

Dr. Ricardo Massato Takemoto  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Marion Haruko Machado  
Universidade Estadual de Maringá (UEM)

Dr. Fabrício Hiroiuki Oda  
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar)

Prof.<sup>a</sup> Dr.<sup>a</sup> Geza Thais Rangel e Souza  
Instituto Federal de São Paulo

Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli  
Centro Universitário de Maringá (UniCesumar)

Aprovada em: 15 agosto de 2016.

Local de defesa: Auditório H-90, *campus* da Universidade Estadual de Maringá.

*Aos meus pais Irineu Alves dos Santos e Elita Aparecida Ribeiro, meu porto seguro, pelos exemplos de vida e pelo amor e apoio incondicionais.*

*À minha irmã Thais Santos Ribeiro, melhor amiga hoje e sempre, pela sua mensurável paciência e sua imensurável contribuição à minha jornada.*

**DEDICO**

## AGRADECIMENTOS

*A Deus.*

*Ao Dr. Ricardo Massato Takemoto, pela orientação, paciência e prontidão em atender a todos os questionamentos, além dos constantes incentivos, apoio e amizade.*

*Ao Professor Dr. Gilberto Cezar Pavanelli, por me dar oportunidade de compartilhar seu vasto conhecimento e experiência.*

*Aos amigos e colegas do laboratório de Ictioparasitologia, que transformaram horas de trabalho em momentos de alegria, incentivo e colaboração. Em especial agradeço ao Antonio, à Geza e ao Guilherme, amigos que, mesmo longe, sempre duplicaram minhas alegrias.*

*À secretária geral Sra. Aldenir Cruz Oliveira e à secretária Sra. Jocemara Celestino dos Santos, pela atenção dedicada aos assuntos burocráticos durante o curso.*

*À coordenadora da Biblioteca Setorial do Nupélia Sra. Maria Salete Ribelatto Arita e ao bibliotecário Sr. João Fábio Hildebrandt, por orientarem e facilitarem muito as pesquisas dentro da biblioteca e além.*

*À CAPES e ao CNPq, pela concessão das bolsas de doutorado e de Ciência sem Fronteiras.*

*Aos doutores Nicolas Mouquet e Bertrand Fournier, que ampliaram meus conhecimentos científicos e ecológicos.*

*A toda a minha família, que apesar da distância, sempre me apoiou e me incentivou.*

*À Anezia Batista de Assis, Mariana Suemy Ueda e Susan Thiemy Ueda, por todo o carinho e assistência que me prestaram.*

*Ao Bruno Hideo Ueda, pela imensa paciência, pela companhia e carinho nos momentos alegres ou difíceis.*

*“Quanto mais aumenta nosso conhecimento, mais evidente fica nossa ignorância”*

John F. Kennedy

## Como os fatores bióticos e abióticos influenciam a distribuição dos parasitos de peixes

### RESUMO

Para que os parasitos otimizem sua distribuição, eles devem distinguir variações em seus hospedeiros (o ambiente imediato) e em seus ecossistemas (o *habitat* do hospedeiro). Verificou-se como a distribuição dos parasitos é influenciada pelos caracteres funcionais dos hospedeiros e pelas variações abióticas, representadas pelos diferentes ambientes onde as interações parasito-hospedeiro foram observadas. Para isso, dados sobre as relações peixes-parasitos foram obtidos por meio de pesquisas de campo e por revisões bibliográficas na planície de inundação do alto rio Paraná e na bacia hidrográfica do rio Amazonas. Também, foram calculados os valores de Diversidade Funcional (DF) dos hospedeiros e a Diversidade Taxonômica (DT) dos parasitos e dos hospedeiros, com a eventual decomposição espacial destes índices, para demonstrar a variação ecossistêmica na distribuição das espécies. O uso de Modelos Lineares Generalizados (GLMs) demonstrou que os parasitos têm sensibilidade suficiente para responder a variações de ambos ambientes, tanto aos traços funcionais dos peixes quanto às características abióticas de cada ecossistema. Observou-se que a decomposição multi-facetada dos índices de diversidades é um instrumento adequado para o estudo de padrões macroecológicos da interação parasito-hospedeiro, tanto na escala ecossistêmica quanto na escala imediata. Inserir a DF, assim como dados que analisem os traços funcionais, amplia o conhecimento sobre como as relações ecológicas se estabelecem entre os parasitos e seus hospedeiros definitivos e intermediários. Desta maneira, a aplicação desta abordagem em diferentes grupos parasitários ajuda a compreender a percepção ambiental de cada táxon.

**Palavras-chave:** Diversidade Funcional. Heterogeneidade ambiental. Diversidade Taxonômica. Interações peixes-parasito.



## **How biotic and abiotic factors influence the fish parasite distribution**

### ***ABSTRACT***

For parasites to optimize their distribution, they must distinguish variations in their hosts (immediate environment) and in their ecosystems (the host habitat). The investigation of the distribution of the parasites is influenced by the functional character of the hosts and the abiotic variations, represented by the different environments where the host-parasite interactions were observed. For this, data on fish-parasite relationships were obtained through field research and literature reviews in the upper Paraná River floodplain and the basin of the Amazon River. It was also calculated the Functional Diversity (FD) values of the hosts and the Taxonomic Diversity (TD) of the parasites and hosts, possibly spatial decomposition of these indices to demonstrate the ecosystem variation in species distribution. Using Generalized Linear Models (GLMS) it was observed that the parasites are sensitive enough to respond to changes in both functional characteristics of the fish and the abiotic characteristics of each ecosystem. It was observed that the multi-faceted decomposition of diversity indices is an appropriate tool for the study of macroecological patterns of parasite-host interaction, both in the immediate and ecosystem scales. Insert the DF, as well as data to analyze the functional traits, expands the knowledge about the ecological relationships that are established between the parasites and their definitive and intermediate hosts. Thus, the application of this approach in different parasitic groups would help to understand the environmental awareness of each taxon.

**Keywords:** Functional Diversity. Environmental Heterogeneity. Taxonomic Diversity. Fish-parasite Interactions.

Tese elaborada e formatada conforme as normas das publicações científicas *Oecologia*. Disponível em: <[www.editorialmanager.com/oeco/default.aspx](http://www.editorialmanager.com/oeco/default.aspx)>e *Parasitology Research*. Disponível em: <[www.editorialmanager.com/pare/default.aspx](http://www.editorialmanager.com/pare/default.aspx)>

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO .....</b>	<b>9</b>
<b>2</b>	<b>PROCESSOS BIÓTICOS E ABIÓTICOS QUE INFLUENCIAM AS INTERAÇÕES PEIXES-DIPLOSTOMÍDEOS EM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NO PERÍODO DE SECA .....</b>	<b>16</b>
2.1	INTRODUÇÃO .....	17
2.2	MATERIAL E MÉTODOS .....	20
2.2.1	Área de estudo .....	20
2.2.2	Amostragem .....	21
2.2.3	Descritores de diversidade .....	22
2.2.4	Análise numérica.....	23
2.3	RESULTADOS .....	24
2.3.1	Taxonomia de hospedeiros e parasitos .....	24
2.3.2	Distribuição espacial .....	26
2.3.3	Influência dos traços funcionais dos hospedeiros na distribuição parasitária .....	27
2.4	DISCUSSÃO.....	28
2.4.1	Distribuição espacial .....	29
2.4.2	Distribuição de acordo com caracteres funcionais dos hospedeiros.....	30
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>32</b>
	APÊNDICE .....	40
<b>3</b>	<b>INFLUÊNCIA DOS CARACTERES FUNCIONAIS DOS PARASITOS E DOS HOSPEDEIROS NAS PROPRIEDADES DAS REDES DE INTERAÇÕES .....</b>	<b>45</b>
3.1	INTRODUÇÃO.....	46
3.2	MÉTODOS.....	48
3.2.1	Áreas de Estudo.....	48
3.2.2	Banco de Dados.....	49
3.2.3	Descritores dos Sistemas.....	50
3.2.4	Análise Numérica.....	51
3.3	RESULTADOS .....	51
3.3.1	Descritores dos sistemas.....	51
3.3.2	Variação dos índices de redes de interação .....	56
3.4	DISCUSSÃO.....	56
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>61</b>
	APÊNDICES.....	76
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>94</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Analisar onde as espécies ocorrem e as causas destas distribuições são considerações básicas da Ecologia, mas continuam sendo questões desafiadoras, pois cada espécie tem uma resposta singular frente às mudanças no ambiente. Isso se deve às complexas relações entre os diversos atributos ecológicos, tais como tolerâncias abióticas, capacidade de dispersão, história e interações bióticas, aspectos que variam no tempo e no espaço (LORTIE; BROOKER; CHOLER; KIKVIDZE; MICHALET; PUGNAIRE; CALLAWAY,2004; FERRIER; GUIBAN, 2006;ALGAR; KHAROUBA; YOUNG; KERR, 2009)

Nesse contexto, a análise da distribuição das espécies parasitárias torna-se mais complexa, pois deve-se considerar duas dimensões ecologicamente diferentes (THOMAS; BROWN; SUKHDEO; REANAUD,2002): 1) o *habitat* do hospedeiro, onde analisa-se a variabilidade do ecossistema em que os hospedeiros infectados habitam. Nesse sentido, o ecossistema pode ser mais ou menos rico em recursos, em predadores, em hospedeiros intermediários ou em espécies de parasitos; 2) o hospedeiro, que representa uma fonte imediata de heterogeneidade ambiental para os parasitos. Este ambiente pode variar com relação à idade, sexo ou sensibilidade ao parasitismo. Estas diversas fontes de heterogeneidade e suas interações contribuem para construir paisagens variáveis, dentro das quais os parasitos têm que perceber uma diversidade de sinais correlacionados a parâmetros ambientais específicos, sejam estes imediatos e/ou externos (VAN DEN WYNGAERT, VANHOLSBECK, SPAAK, IBELINGS 2014).

### 1.1 COMO OS FATORES ECOSSISTÊMICOS INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO

Para avaliar como a distribuição parasitária é afetada pelo *habitat* do hospedeiro são comumente utilizados os cálculos de riqueza, abundância e prevalência das espécies, comparando índices obtidos em diferentes locais (BUSH; LAFFERTY; LOTZ; SHOSTAK, 1997; BLASCO-COSTA; ROUCO; POULIN, 2015). Entretanto, outra possível abordagem seria comparar as diversidades de parasitos e de hospedeiros entre diferentes ambientes. O conceito de diversidade (sinônimo de biodiversidade e diversidade biológica) inclui tanto o número e composição de genótipos, espécies e tipos funcionais de um determinado sistema. No entanto, este índice é frequente e erroneamente equiparado à riqueza de espécies, enquanto os outros componentes da diversidade têm sido frequentemente subestimados (TILMAN, 2001).

O cálculo da Diversidade Taxonômica considera dados de riqueza e abundância média relativa das espécies analisadas, sendo, por isso, um índice muito informativo. A Diversidade Funcional, por sua vez, classifica as espécies pelas funções que cada espécie desempenha dentro da comunidade (PETCHEY; GASTON, 2006). E o cálculo destes índices pode ser realizado para qualquer espécie – tanto hospedeiros quanto parasitos.

Para calcular a composição e/ou a Diversidade Funcional vários índices foram propostos (MASON; MOUILLOT; LEE; WILSON, 2005; PAVOINE; DOLEDEC, 2005; LEPS; DE BELLO; LAVOREL; BERMAN, 2006; PETCHEY; GASTON, 2006; LAVOREL; GRIGULIS; MCINTYRE; WILLIAMS; GARDEN; DORROUGH; BERMAN; QUÉTIER; THÉBAULT; BONIS, 2008; VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008; RICOTTA; MORETTI, 2010, 2011), mas alguns trabalhos destacaram-se. Garnier, Cortez, Billès, Navas, Roumet, Debussche, Laurent, Blanchard, Aubry, Bellmann, Neill e Toussaint (2004) propuseram os chamados "valores médios ponderados dos caracteres dentro de uma comunidade" (CWM - *Community-Weighted Mean*), enquanto Pavoine e Doledec (2005) e Leps, de Bello, Lavorel, Berman (2006) consideraram o coeficiente de Rao como um índice eficiente da diversidade funcional.

Cada um destes dois índices descreve uma faceta da estrutura da comunidade e do funcionamento dos ecossistemas. Enquanto a CWM quantifica a média ponderada de uma determinada característica funcional dentro de uma determinada população, o coeficiente de Rao é uma medida da dispersão ou divergência desta característica na mesma população (VILLÉGER; MASON; MOUILLOT, 2008). Em outras palavras, enquanto a CWM resume adequadamente os valores dos traços funcionais dentro de um determinado nível ecológico, o coeficiente de Rao é melhor para analisar a dispersão, como esta característica se altera ao longo do mesmo nível ecológico.

Ambos CWM e o coeficiente de Rao têm sido amplamente adotados na pesquisa ecológica para resumir diferentes aspectos da composição característica da comunidade (para exemplos ver LAVOREL; GRIGULIS; MCINTYRE; WILLIAMS; GARDEN; DORROUGH; BERMAN; QUÉTIER; THÉBAULT; BONIS 2008; VANDEWALLE; DE BELLO; BERG; BOLGER; DOLÉDEC; DUBS; FELD; HARRINGTON; HARRISON; LAVOREL; SILVA; MORETTI; NIEMELA; SANTOS; SATTTLER; SOUSA; SYKES; VANBERGEN; WOODCOCK, 2010), e, por isso, a presente tese incorporou essas duas medidas em um enquadramento unificador.

Ao se calcular as Diversidades Taxonômica e Funcional utilizando o particionamento Rao, obtém-se uma estrutura matemática comum para estimar as diversidades, facilitando comparações entre resultados de diferentes pesquisas, que podem utilizar diversas espécies em vários locais e ambientes (KNEITEL; CHASE, 2004; DE BELLO; LAVERGNE; MEYNARD; LEPŠ; THUILLER, 2010).

Para compreender como os fatores abióticos afetam a distribuição dos parasitos, também pode-se utilizar os índices das redes de interações. Esta estrutura de redes existe em todas as escalas de organização biológica, desde genes que interagem por meio da regulação mútua até espécies que interagem em comunidades (LEE; RINALDI; ROBERT; ODOM; BAR-JOSEPH; GERBER; HANNETT; HARBISON; THOMPSON; SIMON; ZEITLINGER; JENNINGS; MURRAY; GORDON; REN; WYRICK; TAGNE; VOLKERT; FRAENKEL; GIFFORD; YOUNG, 2002; KRAUSE; FRANK; MASON; ULANOWICZ; TAYLOR, 2003; WAGNER, 2003). Os estudos nesta área buscam compreender a estrutura das relações entre as espécies de uma comunidade, mas o principal objetivo desta metodologia é ajudar a rastrear a origem e a evolução das relações, de modo a prever o potencial de sucesso de intervenções, tais como controles biológicos (ALBERT; JEONG; BARABÁSI, 2000; MEYERS; NEWMAN; MARTIN; SCHRAG, 2003).

Desta área de pesquisa dois conceitos foram principalmente utilizados: (i) Aninhamento, em que um grupo de espécies generalistas (ou seja, com muitas interações) interagem entre si, e espécies especialistas (com poucas interações) interagem preferencialmente com espécies generalistas e raramente umas com as outras (BASCOMPTE; JORDANO; MELIÁN; OLESEN, 2003); e (ii) a Modularidade, na qual as redes de interação exibem subconjuntos, dentro dos quais as espécies interagem mais entre elas do que com espécies fora destes agrupamentos (LEWINSOHN; INÁCIO; JORDANO; BASCOMPTE; OLESEN, 2006). Estes dois padrões não são mutuamente exclusivos, e são determinados principalmente pela conectividade (isto é, a proporção de número de interações real dividida pelo número de possíveis interações) (FORTUNA; STOUFFER; OLESEN; JORDANO; MOUILLOT; KRASNOV; POULIN; BASCOMPTE, 2010).

Cada um destes índices (Diversidade Taxonômica, Diversidade Funcional ou rede de interações) pode ser particionado em diferentes níveis ecológicos. Desta maneira, é possível acessar dados locais (por meio da partição  $\alpha$ ), regionais (partição  $\gamma$ ) ou comparar diferentes locais (partição  $\beta$ ).

## 1.2 COMO OS FATORES BIÓTICOS INFLUENCIAM A DISTRIBUIÇÃO DOS PARASITOS?

Ao compreender que a distribuição das espécies depende das relações entre os indivíduos e suas tolerâncias abióticas, percebe-se que não somente o ambiente do hospedeiro afeta os parasitos, mas também as características do seu ambiente mais imediato – o próprio hospedeiro e os órgãos parasitados. Essa perspectiva fornece embasamento teórico para explicar por que os parasitos infectam/infestam órgãos específicos do hospedeiro (BRÁZOVÁ; HANZELOVÁ; MIKLISOVÁ, 2012) ou até mesmo infectam/infestam diferentes regiões do mesmo órgão (KLAPPER; KUHN; MÜNSTER; LEVSEN; KARL; KLIMPEL, 2015).

O índice de Diversidade Funcional representa outra metodologia que responde essa pergunta de maneira satisfatória, mas ainda não foi aplicada à ecologia de parasitos. A classificação dos hospedeiros em grupos funcionais, não considerando a taxonomia dos grupos, pode revelar padrões ainda não observados por outros métodos analíticos. Nesse sentido, um parasito que infecta/infesta diversas espécies de hospedeiros – sendo considerado um generalista – pode, na verdade, ser específico a determinado grupo funcional.

Neste contexto de distribuição parasitária ao longo das diversas dimensões ecológicas, a presente tese buscou utilizar diferentes abordagens da ecologia de parasitos para avaliar como estas espécies respondem às heterogeneidades ambientais. Como os parasitos respondem aos caracteres funcionais dos hospedeiros e às características abióticas dos ecossistemas.

## REFERÊNCIAS

ALBERT, R.; JEONG, H.; BARABÁSI, A.L. Error and attack tolerance of complex networks. *Nature*, v. 406, n. 6794, p. 378-382, 2000.

ALGAR, A.C.; KHAROUBA, H.M.; YOUNG, E.R.; KERR, J.T. Predicting the future of species diversity: macroecological theory, climate change, and direct tests of alternative forecasting methods. *Ecography*, v. 32, p. 22–33, 2009.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J.; OLESEN, J.M. The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, v. 100, n. 16, p. 9383-9387, 2003.

BLASCO-COSTA, I.; ROUCO, C.; POULIN, R. Biogeography of parasitism in freshwater fish: spatial patterns in hot spots of infection. *Ecography*, v. 38, n. 3, p. 301-310, 2015.

BRÁZOVÁ, T.; VLADIMÍRA, H.; MIKLISOVÁ, D. Bioaccumulation of six PCB indicator congeners in a heavily polluted water reservoir in Eastern Slovakia: tissue-specific distribution in fish and their parasites. **Parasitology research** v. 111, n. 2, p. 779-786, 2012.

BUSH, A.O.; LAFFERTY, K.D.; LOTZ, J.M.; SHOSTAK, A.W. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. **The Journal of parasitology**, v. 83, n. 4, p. 575-583, 1997.

DE BELLO, F.; LAVERGNE, S.; MEYNARD, C.N.; LEPŠ, J.; THUILLER, W. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, v. 21, n. 5, p. 992-1000, 2010.

FERRIER, S.; GUISAN, A. Spatial modelling of biodiversity at the community level. **Journal of Applied Ecology**, v. 43, p. 393-404, 2006.

FORTUNA, M.A.; STOUFFER, D.B.; OLESEN, J.M.; JORDANO, P.; MOUILLOT, D.; KRASNOV, B.R.; POULIN, R.; BASCOMPTE, J. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? **Journal of Animal Ecology**, v. 79, n. 4, p. 811-817, 2010.

GARNIER, E.; CORTEZ, J.; BILLÈS, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; DEBUSSCHE, M.; LAURENT, G.; BLANCHARD, A.; AUBRY, D.; BELLMANN, A.; NEILL, C.; TOUSSAINT, J.P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. **Ecology**, v. 85, p. 2630-2637, 2004.

KLAPPER, R.; KUHN, T.; MÜNSTER, J.; LEVSEN, A.; KARL, H.; KLIMPEL, S. Anisakid nematodes in beaked redfish (*Sebastes mentella*) from three fishing grounds in the North Atlantic, with special notes on distribution in the fish musculature. **Veterinary parasitology**, v. 207, n. 1, p. 72-80, 2015.

KNEITEL, J.M.; CHASE, J.M. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, v. 7, n. 1, p. 69-80, 2004.

KRAUSE, A.E.; FRANK, K.A.; MASON, D.M.; ULANOWICZ, R.E.; TAYLOR, W.W. Compartments revealed in food-web structure. **Nature**, v. 426, n. 6964, p. 282-285, 2003.

LAVOREL, S.; GRIGULIS, K.; MCINTYRE, S.; WILLIAMS, N.S.; GARDEN, D.; DORROUGH, J.; BERMAN, S.; QUÉTIER, F.; THÉBAULT, A.; BONIS, A. Assessing functional diversity in the field—methodology matters! **Functional Ecology**, v. 22, n. 1, p. 134-147, 2008.



LEE, T.I.; RINALDI, N.J.; ROBERT, F.; ODOM, D.T.; BAR-JOSEPH, Z.; GERBER, G.K.; HANNETT, N.M.; HARBISON, C.T.; THOMPSON, C.M.; SIMON, I.; ZEITLINGER, J.; JENNINGS, E.G.; MURRAY, H.L.; GORDON, D.B.; REN, B.; WYRICK, J.J.; TAGNE, J.B.; VOLKERT, T.L.; FRAENKEL, E.; GIFFORD, D.K.; YOUNG, R.A. Transcriptional regulatory networks in *Saccharomyces cerevisiae*. **Science**, v. 298, n. 5594, p. 799-804, 2002.

LEPS, J.; DE BELLO, F.; LAVOREL, S.; BERMAN, S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. **Preslia**, v. 78, n. 4, p. 481–501, 2006.

LEWINSOHN, T.M.; INÁCIO PRADO, P.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J. Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, v. 113, n. 1, p. 174-184, 2006.

LORTIE, C.J.; BROOKER, R.W.; CHOLER, P.; KIKVIDZE, Z.; MICHALET, R.; PUGNAIRE, F.I.; CALLAWAY, R.M. Rethinking plant community theory. **Oikos**, v. 107, p. 433–438, 2004.

MASON, N.W.; MOUILLOT, D.; LEE, W.G.; WILSON, J.B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. **Oikos**, v. 111, n. 1, p. 112-118, 2005.

MEYERS, L.A.; NEWMAN, M.E.J.; MARTIN, M.; SCHRAG, S. Applying network theory to epidemics: control measures for *Mycoplasma pneumoniae* outbreaks. **Emerging infectious diseases**, v. 9, p. 2, n. 204-210, 2003.

PAVOINE, S.; DOLÉDEC, S. The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. **Environmental and Ecological Statistics**, v. 12, n. 2, p. 125-138, 2005.

PETCHEY, O.L.; GASTON, K.J. Functional diversity: back to basics and looking forward. **Ecologyletters**, v. 9, n. 6, p. 741-758, 2006.

RICOTTA, C.; MORETTI, M. Assessing the functional turnover of species assemblages with tailored dissimilarity matrices. **Oikos**, v. 119, n. 7, p. 1089-1098, 2010.

RICOTTA, C.; MORETTI, M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, v. 167, n. 1, p. 181-188, 2011.

THOMAS, F.; BROWN, S.P.; SUKHDEO, M.; RENAUD, F. Understanding parasite strategies: a state-dependent approach? **Trends in Parasitology** v. 18, n. 9, p. 387-390, 2002.

TILMAN, D. Functional diversity. In: LEVIN, S.A. (Ed.). **Encyclopedia of Biodiversity** Academic Press, 2001, v. 3, p. 109–120.

VAN DEN WYNGAERT, S.; VANHOLSBECK, O.; SPAAK, P.; IBELINGS, B.W. Parasite fitness traits under environmental variation: disentangling the roles of a chytrid's immediate host and external environment. **Microbial Ecology**, v. 68, n. 3, p. 645-656, 2014.

VANDEWALLE, M.; DE BELLO, F.; BERG, M.P.; BOLGER, T.; DOLÉDEC, S.; DUBS, F.; FELD, C.K.; HARRINGTON, R.; HARRISON, P.A.; LAVOREL, S.; SILVA, P.M.; MORETTI, M.; NIEMELA, J.; SANTOS, P.; SATTTLER, T.; SOUSA, J.P.; SYKES, M.T.; VANBERGEN, A.J.; WOODCOCK, B.A. Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. **Biodiversity and Conservation**, v. 19, n. 10, p. 2921-2947, 2010.

VILLÉGER, S.; MASON, N.W.; MOUILLOT, D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. **Ecology**, v. 89, n. 8, p. 2290-2301, 2008.

WAGNER, A. Does selection mold molecular networks? **Science Signaling**, v. 202, p. 1-3, 2003.

## 2 PROCESSOS BIÓTICOS E ABIÓTICOS QUE INFLUENCIAM AS INTERAÇÕES PEIXES-DIPLOSTOMÍDEOSEM UMA PLANÍCIE DE INUNDAÇÃO NO PERÍODO DE SECA

**Resumo:** Comunidades ecológicas são estruturadas por vários fatores que atuam em conjunto, como condições ambientais, processos de dispersão e conectividade entre os *habitats*. Neste contexto, a distribuição parasitária pode ser limitada por fatores abióticos, como seu ambiente indireto (o *habitat* do hospedeiro) e a paisagem (conectividade), bem como fatores bióticos, representados pelas características funcionais do hospedeiro - o *habitat* imediato dos parasitos. Desta maneira, para melhor compreender a distribuição dos hospedeiros, dos parasitos e das interações entre estas espécies, deve-se avaliar como as diversidades funcional e taxonômica variam entre diferentes locais, por meio de decomposições espaciais em nível regional (diversidade  $\gamma$ ), local (diversidade  $\alpha$ ) e *turnover* (diversidade  $\beta$ ). No entanto, poucos estudos têm considerado estes fatores da biodiversidade em conjunto. Para preencher esta lacuna, propomos um estudo de processos bióticos e abióticos para avaliar como diferentes fatores ecológicos limitam a distribuição de interações digenéticos-hospedeiro. De acordo com nossa hipótese, as características funcionais dos hospedeiros e as diferenças ambientais estruturam das interações parasito-hospedeiro. Os diplostomídeos de peixes foram coletados na planície de inundação do alto rio Paraná, composto por três subsistemas com diferentes condições

abióticas. Em cada subsistema, investigou-se a distribuição do parasito de duas maneiras. Primeiro investigamos como a diversidade taxonômica dos parasitos e a diversidade funcional dos hospedeiros estão espacialmente estruturadas. Em segundo lugar focamos nas interações observadas entre o hospedeiro e o parasito, investigando como a abundância parasitária está associada às características funcionais do hospedeiro. Os resultados indicaram que os fatores abióticos e os caracteres funcionais dos hospedeiros influenciaram a distribuição da diversidade taxonômica dos parasitos e das interações parasito-hospedeiro. Peixes exóticos pertencentes a níveis tróficos superiores apresentaram menores valores de abundância parasitária; os diplostomídeos especialistas foram menos abundantes em peixes exóticos de comprimentos maiores, enquanto a espécie generalista foi mais abundante em peixes exóticos de níveis tróficos inferiores. Com isso, enfatiza-se a necessidade de considerar decomposições espaciais  $\gamma$ ,  $\alpha$  e  $\beta$ , bem como os traços funcionais dos hospedeiros, para entender a distribuição de interações digenéticos-hospedeiro.

**Palavras-chave:** Biodiversidade, Ecologia parasitária, Filtragem ambiental, Diplostomídeos, Traços funcionais.

### **BIOTIC AND ABIOTIC PROCESSES THAT INFLUENCE FISH-EYEFLUKE INTERACTIONS ON A FLOODPLAIN DURING DRY SEASON**

**Abstract:** Ecological communities are structured by several factors working in conjunction, such as environmental conditions, dispersion processes and connectivity between habitats. In this context, the parasitic distribution may be limited by abiotic factors, such as its indirect environment (the host habitat) and landscape (connectivity) and biotic factors, represented by the functional characteristics of the host - the habitat of the parasites. Thus, to better understand the distribution of the hosts of the parasite and the interactions between these species, it should be to evaluate the functional and taxonomic diversity vary between different places, by means of spatial decompositions at the regional level ( $\gamma$  diversity), location ( $\alpha$  diversity) and turnover ( $\beta$  diversity). However, few studies have considered these factors of biodiversity together. To fill this gap, we propose a study of biotic and abiotic processes to assess how different ecological factors limit the distribution of digenetic-host interactions. According to our hypothesis, the functional characteristics of the host and environmental differences structure of host-parasite interactions. Eyeflukes of fish were collected in the upper Paraná River floodplain, composed of three subsystems with different abiotic conditions. In each subsystem, we investigated the distribution of the parasite in two ways. First we investigate how the taxonomic diversity of parasites and functional diversity of hosts are spatially structured. Secondly we focus on the interactions observed between the host and the parasite, investigating how the parasite abundance is associated with the functional characteristics of the host. The results indicated that the abiotic factors and the functional character of the hosts influenced the distribution of taxonomic diversity of parasites and parasite-host interactions. Exotic fish belonging to higher trophic levels had lower values of parasite abundance; the specialist eyeflukes were less abundant in exotic fish with longer lengths, while generalist species was more abundant in exotic fish from lower trophic levels. Thus, it emphasizes the need to consider spatial decomposition  $\gamma$ ,  $\alpha$  and  $\beta$ , as well as the functional features of the hosts, to understand the distribution of digenetic-host interactions

**Keywords:** Biodiversity, Parasite ecology, Environmental filtering, Eyefluke, Functional trait.

## 2.1 INTRODUÇÃO

Os parasitos habitam ambientes compostos de, pelo menos, duas dimensões ecológicamente diferentes, o hospedeiro e o *habitat* do hospedeiro (Thomas et al. 2002). A primeira dimensão representa uma fonte imediata de heterogeneidade ambiental para os parasitos, podendo representar um hospedeiro em fase reprodutiva ou não, herbívoro ou carnívoro, macho ou fêmea, migrador ou não (Poulin e Leung 2011; Locke et al. 2014). Os hospedeiros de níveis tróficos superiores, por exemplo, têm geralmente comprimentos maiores e, conseqüentemente, maiores chances de se infectar por meio do contato direto ou pela dieta, podendo representar *habitats* menos efêmeros do que indivíduos menores (MacArthur e Wilson 1967; He e Legendre 1996; Lomolino 2000; Cohen et al. 2003).

A segunda dimensão ambiental representa a variabilidade abiótica do ecossistema em que os hospedeiros infectados habitam, onde os parasitos e os peixes são afetados por variáveis abióticas, tais como temperatura, pH, fluxo de água, oxigênio dissolvido ou níveis fluviométricos (Hechinger e Lafferty 2005; Lizama et al. 2006; Karvonen et al. 2013). Estas diversas fontes de heterogeneidade e suas interações contribuem para construir paisagens variáveis, dentro das quais os parasitos têm que perceber uma diversidade de sinais correlacionados a parâmetros ambientais específicos, sejam estes imediatos e/ou externos (Van Den Wyngaert et al. 2014).

Vários estudos ao longo dos últimos anos têm-se centrado na compreensão dos mecanismos e processos que moldam a estrutura da biodiversidade ao longo de gradientes ambientais, tentando compreender o que torna as espécies vulneráveis às alterações ambientais e propor novas medidas de conservação (Díaz et al. 2007; Osuri et al. 2014). Entretanto, enfatiza-se que, ao avaliar a estrutura das comunidades parasitárias, deve-se considerar os gradientes ambientais bióticos e abióticos, assim como as interações entre estes fatores (Thomas et al. 2002). Sob essa perspectiva, índices como a Diversidade Taxonômica (DT) e a Diversidade Funcional (DF) podem ser usados, em conjunto ou não, para a obtenção das distribuições dos parasitos e/ou dos hospedeiros ao longo de diferentes dimensões ecológicas.

A DT considera dados de riqueza e abundância média relativa das espécies analisadas, enquanto a DF é mais diretamente relacionada às funções exercidas pelas espécies dentro da comunidade, permitindo uma compreensão mais mecanicista da espécie às mudanças ambientais (Díaz et al. 2007; Reiss et al. 2009). Este índice não depende da quantidade de espécies coletadas, mas sim da amostragem de diferentes grupos funcionais (Petchey e Gaston

2006) e teve bastante aceitação porque ambientes semelhantes ao redor do mundo agrupam organismos com funções ecológicas semelhantes, independente da origem ou das características corporais destas espécies (Mouchet et al. 2010). Este índice já foi aplicado em plantas (Janecek et al. 2013), besouros (Moretti et al. 2010), aves (Luck et al. 2013), e também para a interação entre diferentes grupos funcionais (Lavorel et al. 2013). Com esta abordagem, é possível avaliar os efeitos, em nível de comunidade, que as características funcionais dos hospedeiros exercem sobre os processos de distribuição parasitária (Mouillot et al. 2005; Mouritsen e Poulin 2005).

É possível acessar a composição e/ou a Diversidade Funcional por meio dos valores médios ponderados dos caracteres dentro de uma comunidade (CWM - *Community-Weighted Mean*) associados ao coeficiente de Rao. O primeiro índice, descrito por Garnier et al. (2004), resume, por meio de uma média ponderada, os traços funcionais dentro de uma população ou de uma comunidade (Villéger et al. 2008). O coeficiente de Rao, descrito por Pavoine e Doledec (2005) e posteriormente modificado por Jost (2007), é uma medida da dispersão que nos informa como esta característica se altera ao longo desta mesma população ou comunidade avaliada (Villéger et al. 2008). Ao se calcular as Diversidades Taxonômica e Funcional utilizando o particionamento Rao obtém-se uma estrutura matemática comum para estimar as diversidades, facilitando comparações entre resultados de diferentes pesquisas, que podem utilizar diversas espécies em vários locais e ambientes (Kneitel e Chase 2004; De Bello et al. 2010). Além disso, este valor possibilita a utilização de características não quantificáveis (como capacidade migratória ou formação de cardume), e adiciona informações importantes para vincular a diversidade parasitária à ecologia dos hospedeiros (Poulin 2011; Ricotta e Moretti 2011).

Estas medidas de biodiversidade podem ser decompostas espacialmente a partir de um local ( $\alpha$  diversidade) a uma escala regional ( $\gamma$  diversidade), considerando também a variação entre um ambiente e outro ( $\beta$  diversidade ou *turnover*) (Lande 1996; Jost 2007; Ricotta e Szeidl 2009). Esta decomposição espacial permite relacionar cada tipo de *habitat* ao seu respectivo índice de diversidade, facilitando a compreensão de processos ecológicos como padrões de dispersão e o nível de conectividade do *habitat* (Sasal et al. 1997; Loreau 2000; Spasojevic e Suding 2012).

Apesar da quantidade de informações obtidas por meio da DT ou da DF, nenhum estudo avaliou como a DF e a DT dos parasitos e de seus hospedeiros variam em resposta aos gradientes ambientais. Assim, este estudo teve como objetivo compreender como a DT de

larvas Diplostomidae e as interações entre estes parasitos e seus hospedeiros variaram em resposta a diferentes ambientes bióticos e abióticos no período de seca de 2011. Para isso, investigou-se uma metacomunidade de peixes de água doce e seus parasitos (larvas Diplostomidae) coletados em três localidades com diferentes níveis de impactos ambientais, todos pertencentes à planície de inundação do alto rio Paraná, no Brasil. Estas larvas representam um grupo de parasitos com um ciclo de vida complexo, usando gastrópodes como os primeiros hospedeiros intermediários, seguido por peixes ou anfíbios; seus adultos parasitam vertebrados, especialmente aves, que são infectados ao ingerir os hospedeiros intermediários (Dogiel 1961), representados pelos peixes neste caso. Os digenéticos têm grande importância ecológica por alterarem a dinâmica ecológica de seus hospedeiros, castrando ou aumentando as taxas de predação de indivíduos infectados (Kuris 1973; Sousa e Gleason 1989; Lafferty 1993; Hechinger e Lafferty 2005).

Três hipóteses foram verificadas sobre a distribuição das interações parasito-hospedeiro: 1) a diversidade das espécies está ligada à complexidade do ambiente. Assim, espera-se que as regiões com menos impactos ambientais irão apresentar maiores valores de  $DT\alpha$  e de  $DF\alpha$  de hospedeiros infectados e maior  $DT\alpha$  de parasitos e de interações. Como detalhado abaixo, as alterações ambientais da área de estudo estão relacionadas à construção das represas de Porto Primavera e de Itaipu; 2) como interações parasito-hospedeiro dependem do *habitat* do hospedeiro (ecossistema), e os níveis de alterações ambientais variam entre os subsistemas analisados, espera-se um *turnover* (diversidade  $\beta$ ) de interações mais elevado entre os subsistemas do que entre os diferentes pontos de coleta dentro do mesmo subsistema; 3) interações parasitárias também dependem do ciclo de vida do parasito. Como os diplostomídeos tornam-se sexualmente maduros em aves piscívoras, e estas não são capazes de se alimentar de peixes de grande porte, espera-se um aumento da abundância destes parasitos em hospedeiros com menor comprimento.

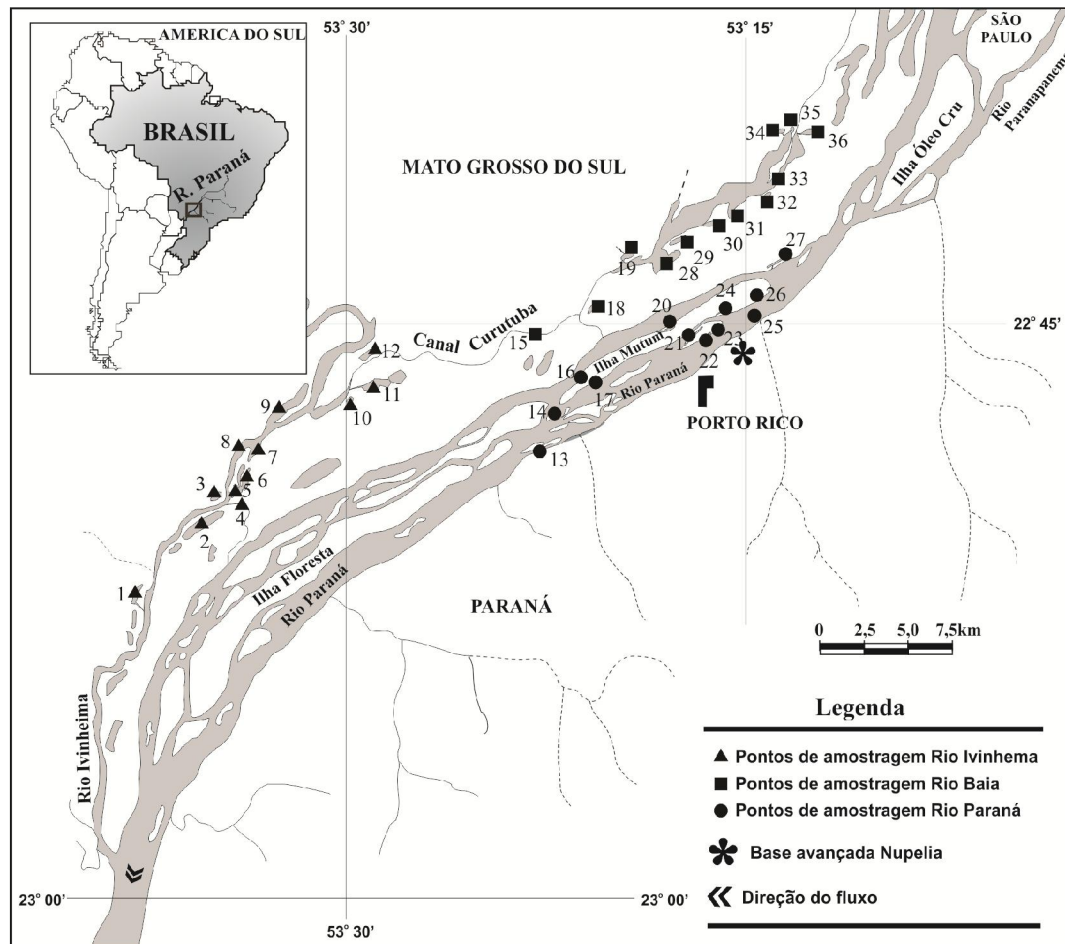
## 2.2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.2.1 Área de estudo

A planície de inundação do alto rio Paraná está localizada no estado de Mato Grosso do Sul (22°43'S, 53°10'O), entre dois reservatórios, imediatamente a jusante da barragem de Porto Primavera e cerca de 200 km a montante a barragem de Itaipu (Fig. 1). Esta área é a última parte do Rio Paraná sem represamento dentro do Brasil (Roberto et al. 2009; Mantovano et al. 2015).

Esta planície é dividida em três subsistemas, Ivinhema, Baía e Paraná, cada um com suas próprias características abióticas. Rio Baía é um sistema semi-lótico típico, com condições limnológicas intermediárias entre o rio Paraná e lagoas. As diferenças no subsistema Ivinhema são devido à grande quantidade de fósforo, que é, em média, duas vezes maior que os valores registrados no rio Paraná (28 a 132 $\mu\text{g dm}^3$ ), provavelmente devido à falta de barragens neste rio (Universidade Estadual de Maringá 2008). No entanto, apesar de cada subsistema representar uma área espacialmente distinta, toda a área está ligada por canais (Fig. 1).

Destes subsistemas, o Paraná é o mais impactado, apresentando diversas represas em seu curso, com barragens que variam de 482 a 2250  $\text{km}^2$  (Stevaux et al. 2009). Estas barragens, apesar de ausentes no trecho da planície de inundação, interferem nos ambientes a jusante (Agostinho et al. 2004a,b). O subsistema menos impactado é o Ivinhema, fato suportado por Agostinho et al. (2004b), quando os autores observaram que espécies de peixes migratórios, que são altamente afetadas por barragens e praticamente ausentes nas seções represadas da bacia do rio Paraná, são comumente capturados em Ivinhema. Ao mesmo tempo, altas densidades de ovos e larvas confirmam a importância deste rio como locais de desova (Silva et al. 2015).



**Figura 1.** Pontos de coleta na planície de inundação do alto rio Paraná. 1. Lagoa Peroba; 2. Lagoa Ventura; 3. Lagoa Zé do Paco; 4. Canal Ipoitã; 5. Lagoa Boca do Ipoitã; 6. Lagoa Patos; 7. Lagoa Capivara; 8. Rio Ivinhema; 9. Lagoa Finado Raimundo; 10. Lagoa Jacaré; 11. Lagoa Sumida; 12. Lagoa do Cervo; 13. Canal Cortado; 14. Lagoa das Pombas; 15. Canal Curutuba; 16. Lagoa Manezinho; 17. Lagoa do Osmar; 18. Lagoa da Traíra; 19. Lagoa Guaraná; 20. Lagoa Bilé; 21. Lagoa Leopoldo; 22. Lagoa Genipapo; 23. Lagoa Clara; 24. Lagoa Pau Véio; 25. Rio Paraná; 26. Lagoa Pousada; 27. Lagoa das Garças; 28. Rio Baía; 29. Lagoa Fechada; 30. Lagoa Pousada das Garças; 31. Lagoa dos Porcos; 32. Lagoa Aurélio; 33. Canal Baía; 34. Lagoa Maria Luiza; 35. Lagoa Gavião; 36. Lagoa da Onça.

### 2.2.2 Coleta dos peixes e parasitos

Os peixes foram coletados em junho de 2011, no sítio 6 do Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD). O mesmo material foi previamente utilizado em Souza (2014). O mês de coleta foi escolhido com base no ciclo de vida Diplostomidae, especialmente o estágio cercarial. Considerando que as cercárias são liberadas nos meses de altas temperaturas (dezembro a março) e que estas cercárias levam em média três meses para o seu pleno desenvolvimento para a próxima fase de desenvolvimento, inferiu-se que o desenvolvimento metacercárias estaria completo em junho (Ostrowski-Núñez 1982; Dias et al. 2003; Souza et al. 2008).



Redes com diversos tamanhos de malhas foram colocadas durante 24 horas em 36 pontos de amostragem em todos os três subsistemas (Ivinhema, Baía e Paraná, Fig.1). Os pontos de coleta foram distribuídos em todos os ambientes aquáticos da planície de inundação para maximizar o número de *habitats* amostrados. Todas as redes foram verificadas a cada oito horas. Todos os peixes capturados foram analisados para assegurar a amostragem de peixes de tamanhos diferentes.

Após a coleta, os peixes foram sacrificados por anestesia profunda com cloridrato de benzocaína, medidos (cm) e identificados em nível de espécie de acordo com Graça e Pavanelli (2007). Em adição ao comprimento do hospedeiro, as características funcionais presentes na literatura foram obtidas: (i) a origem das espécies (nativas ou exóticas); (ii) a categoria trófica; (iii) o *habitat* dos peixes (bentopelágico ou pelágico); (iv) se o peixe tem cuidado parental ou não (Agostinho 1997; Hahn et al. 1998, 2004; Luiz et al. 1998; Agostinho e Julio 1999; Suzuki et al. 2004). A categoria trófica dos peixes baseou-se em um índice fornecido pelo FishBase (Froese e Pauly 2014), que considera o *habitat* e os itens alimentares encontrados no estomago dos animais em diversos estudos. Este índice varia de 1 a 5, sendo os maiores valores relacionados aos predadores de topo.

Para a coleta dos parasitos, a cavidade orbital dos peixes foi examinada macroscopicamente e a córnea, o cristalino, o saco conjuntival e a retina foram examinados sob estereomicroscópio. As membranas oculares foram removidas e examinadas antes do corte, para evitar a contaminação entre os sítios de infecção. Os parasitos foram coletados e mantidos em solução salina 0,9% para posterior fixação e coloração, seguindo metodologia apresentada em Eiras et al. (2006).

Para o grupo parasitário apenas a DT foi utilizada, informações confirmadas por análises genóticas (Souza 2014) – o principal motivo para o uso dos dados, considerado a credibilidade da identificação específica das larvas baseada em aspectos morfológicos e moleculares. Devido à fase de desenvolvimento inicial nenhuma característica funcional foi considerada para diferenciar as espécies de larvas.

### 2.2.3 *Descritores de diversidade*

Para a comunidade de hospedeiros, foi calculada a Diversidade Taxonômica (DT, a Diversidade Funcional (DF) e as médias ponderadas da comunidade (CWM - *Community-Weighted Mean*) de cada um dos atributos funcionais. Para a comunidade de parasitos,

calculou-se a DT e a abundância. A interação parasito-hospedeiro foi baseada na presença de infecção (se um indivíduo parasitário ocorreu em um indivíduo hospedeiro).

Cada um dos descritores da comunidade de peixes e parasitos (DT, DF, abundância dos parasitos e interações) foi calculado em diferentes níveis – do hospedeiro e do ecossistema – utilizando o particionamento Rao, seguido pela correção Jost (Jost 2007; De Bello et al. 2010), como se segue:

$$(1) Q_{\alpha} = \frac{1}{1 - \sum d_{ij} p_i p_j}$$

onde  $d_{ij}$  é a distância entre as espécies  $i$  e  $j$ , e  $p_i$   $p_j$  são as abundâncias relativas das espécies  $i$  e  $j$ .

Ao medir a  $DF_{\alpha}$ ,  $d_{ij}$  foi calculada usando a distância Gower, que permite a utilização de diferentes tipos de variáveis e a posterior comparação entre os resultados. Para  $DT_{\alpha}$ , uma distância de 1 é atribuída a todos os pares de espécies. A diversidade gama ( $DF_{\gamma}$ ,  $DT_{\gamma}$ ) foi calculada com a mesma fórmula, reunindo todas as comunidades locais.

O cálculo da diversidade beta ( $DF_{\beta}$ ,  $DT_{\beta}$ ) não considera a equação acima, pois é definida como a diferença entre a diversidade gama e a diversidade alfa de todas as comunidades locais. Este valor representa uma medida de similaridade entre as comunidades locais, e o beta proporcional (beta prop) é a proporção de beta na diversidade gama, ou o quanto o valor de *turnover* contribui para a diversidade gama ( $\beta_{prop} = \beta/\gamma$ ). Neste trabalho a diversidade beta foi calculada para comparar os diferentes subsistemas e para comparar os diferentes pontos de coleta em cada rio.

#### 2.2.4 Análise numérica

Para verificar como a diversidade dos parasitos está distribuída ao longo dos três subsistemas, comparou-se a  $DT_{\alpha}$  dos parasitos e a  $DT_{\alpha}$  das interações entre os diferentes rios por meio de um Modelo Linear Generalizado (GLM – *General Linear Model*).

Para verificar se as interações parasito-hospedeiro variaram mais entre os subsistemas que entre os pontos de coleta dentro do mesmo subsistema, os valores de diversidade  $\beta_{prop}$  foram comparados (considerando que maiores valores de  $\beta_{prop}$  indicam menor similaridade na diversidade analisada).

Para verificar se a abundância dos diplostomídeos varia entre diferentes grupos funcionais, utilizou-se um GLM.

Para todos os Modelos Lineares Generalizados utilizou-se o critério de informação de Akaike para a seleção dos melhores modelos, assumiu-se uma distribuição Gaussiana e

consideraram-se significativos valores de  $p$  menores que 0,05. Para realizar a análise, o banco de dados de peixe-parasito foi definido como uma matriz binária, com linhas representando os peixes/hospedeiros e colunas representando o número de parasitos observado em cada espécime de peixe. Todas as análises foram realizadas com R-3.1.2 (R Development Core Team, 2012) usando os pacotes "bipartite" e "vegan".

## 2.3 RESULTADOS

### 2.3.1 Taxonomia de hospedeiros e parasitos

A coleta de peixes resultou em 837 indivíduos, mas apenas 30,5% dos espécimes de peixes encontraram-se parasitados (255 indivíduos). As espécies de hospedeiros não foram consideradas individualmente, sendo divididas em cinco grupos funcionais (Tabelas 1 a 5 – Material Suplementar). Desta maneira, baixos valores de abundância, prevalência ou intensidade (índices calculados para cada espécie de acordo com Bush et al. (1997)) não foram utilizados na análise.

Um total de 4168 metacercárias foi recolhido e separado em dois grupos: 1) os especialistas, que foram encontrados em apenas uma espécie de hospedeiro - *Diplostomum* sp.B, C, D e E, *Austrodiplostomum* sp1, *Sphinctrodiplostomum musculosum* Dubois, 1936 - e 2) o generalista, *Austrodiplostomum strowskiae* Dronen, 2009 (Tabela 1). De acordo com Souza (2014), o morfotipo *Austrodiplostomum* é composto de duas espécies, uma divisão mantida neste trabalho. Apenas dois tipos morfológicos, *Diplostomum* sp. D e *Sphinctrodiplostomum*, ocorreram simultaneamente nas mesmas espécies hospedeiras (três espécimes de *Steindachnerina insculpta* (Fernández-Yépez 1948)).

**Tabela 1.** Índices parasitológicos para as metacercárias de diplostomídeos coletados em peixes da planície de inundação do alto rio Paraná, em junho de 2011. Prevalência (%) = prevalência; IM = Intensidade Média ( $\pm$ desvio padrão); AM = Abundância Média ( $\pm$  desvio padrão).

Parasito	Hospedeiros	N	Prevalência (%)	IM	AM
	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	37	8,11	2,7( $\pm$ 1,69)	0,22( $\pm$ 0,88)
	<i>Cichla kelberi</i>	37	54,05	3,8( $\pm$ 2,80)	2,05( $\pm$ 2,85)
	<i>Crenicichla britski</i>	1	100,00	1,0( $\pm$ 0,00)	1( $\pm$ 0,00)
	<i>Geophagus proximus</i>	14	64,29	4,8( $\pm$ 3,26)	3,07( $\pm$ 3,60)
	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	3	66,67	1,0( $\pm$ 0,00)	0,67( $\pm$ 0,57)
	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	34	5,88	4,0( $\pm$ 3,00)	0,24( $\pm$ 1,20)
<i>Austrodiplostomumostrowskiae</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	1	100,00	19,0( $\pm$ 0,00)	19,0( $\pm$ 0,00)
	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	6	66,67	281,5( $\pm$ 105,5)	93,83( $\pm$ 149,19)
	<i>Prochilodus lineatus</i>	42	2,38	9,0( $\pm$ 0,00)	0,21( $\pm$ 0,00)
	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	106	8,49	1,6( $\pm$ 1,26)	0,13( $\pm$ 0,57)
	<i>Satanoperca pappaterra</i>	1	100,00	3,0( $\pm$ 0,00)	3,0( $\pm$ 0,00)
	<i>Schizodon borellii</i>	41	12,20	1,8( $\pm$ 0,75)	0,22( $\pm$ 0,65)
	<i>Sorubim lima</i>	25	28,00	2( $\pm$ 1,98)	0,56( $\pm$ 1,41)
<i>Austrodiplostomum</i> spA	<i>Rhinelepis aspera</i>	4	50	1,5( $\pm$ 0,5)	0,75( $\pm$ 1,0)
<i>Diplostomum</i> spA	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	26	34,62	25,6( $\pm$ 21,84)	8,8( $\pm$ 18,0)
<i>Diplostomum</i> spB	<i>Hoplerythrinus uniteniatus</i>	7	14,29	32,0( $\pm$ 0,00)	4,6( $\pm$ 12,09)
<i>Diplostomum</i> spC	<i>Steindachnerina insculpta</i>	20	19,05	1,5( $\pm$ 0,86)	0,29( $\pm$ 0,71)
<i>Diplostomum</i> spD	<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i>	28	64,29	178,6( $\pm$ 233,9)	114,8( $\pm$ 209,90)
<i>Sphincterodiplostomum musculosum</i>	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	4	75,00	7,0( $\pm$ 4,5)	5,25( $\pm$ 5,73)
	<i>Steindachnerina insculpta</i>	20	85,71	15,0( $\pm$ 18,05)	12,9( $\pm$ 18,83)

### 2.3.2 Distribuição espacial

O Modelo Linear Generalizado (GLM) demonstrou que a  $DT\alpha$  dos parasitos esteve homogeneamente distribuída ao longo da planície de inundação do alto rio Paraná ( $p>0,05$ ) (Tabela 2).

A partição alfa da DT de hospedeiros, da DF dos hospedeiros e da DT das interações foram menores no subsistema Paraná, enquanto os maiores valores de  $DT\alpha$  de interações e de DF dos peixes parasitados foram observados no subsistema Ivinhema (Tabela 2).

Apesar destas diferenças nos valores médios da partição alfa, o GLM demonstrou que apenas a DF dos peixes parasitados apresentou diferença significativa entre os três subsistemas amostrados, com maior amplitude funcional dos peixes encontrados no subsistema Ivinhema ( $t=2,36$ ;  $p=0,03$ ) (Tabela 2).

A partição gama dos índices de diversidade, indicada para toda a planície e para cada um dos subsistemas (Tabela 2), apresentou um resultado similar à partição alfa. O subsistema Paraná apresentou menor DF dos hospedeiros e menor DT de interações. No subsistema Ivinhema observaram-se altos valores de DF gama de peixes, enquanto o subsistema Baía apresentou altos valores de DT de parasitos e de interações.

Os valores de diversidade beta indicaram uma grande diferença entre os pontos de coleta dentro dos subsistemas. Por meio dos valores de  $\beta_{prop}$  é possível observar que a partição beta contribuiu muito para a estruturação da diversidade regional. Em alguns casos, principalmente em relação à DT de interações, a diversidade beta contribuiu em mais de 80% da diversidade gama (Tabela 2).

Os resultados apresentados na Tabela 2 demonstram que as espécies de parasitos estavam presentes nos três subsistemas da planície de inundação do alto rio Paraná. Entretanto, a abundância de cada espécie parasitária variou entre os subsistemas, sendo a espécie generalista (*Austrodiplostomumostrowskiae*) mais abundante no subsistema Paraná ( $t=0,32$ ,  $p=0,02$ ) e com abundância reduzida no Ivinhema ( $t=-2,20$ ,  $p=0,04$ ). A abundância dos parasitos especialistas não foi significativamente diferente entre os subsistemas ( $p>0,05$ ), mas apresentaram uma tendência a maiores níveis de abundância no Ivinhema, o subsistema menos impactado.

**Tabela 2.** Partições alfa, beta e gama para os índices de Diversidade Taxonômica (DT) e Diversidade Funcional (DF) dos hospedeiros (peixes), DT dos parasitos e DT das interações da planície de inundação do alto rio Paraná no mês de Junho/2011. O Modelo Linear Generalizado (GLM) indica se os valores de diversidade alfa de cada subsistema diferem entre si; a partição Beta indica o *turnover* entre os pontos de coleta dentro de cada subsistema.

Índice de diversidade	Local	Alfa médio	GLM		Gama	Beta	Beta prop
			t	p			
DT peixes	Planície de inundação	4,63	-	-	25,04	20,41	81,50
	Rio Paraná	2,83	-1,12	0,10	14,73	11,89	80,76
	Rio Baía	8,27	1,90	0,07	17,15	8,88	51,75
	Rio Ivinhema	6,49	1,98	0,06	21,32	14,83	69,55
DF peixes	Planície de inundação	1,16	-	-	1,22	0,06	4,97
	Rio Paraná	1,11	-2,91	0,08	1,20	0,10	7,97
	Rio Baía	1,18	1,55	0,14	1,21	0,03	2,77
	Rio Ivinhema	1,20	2,36	0,03*	1,23	0,03	2,37
DT parasitos	Planície de inundação	1,25	-	-	2,65	1,40	52,92
	Rio Paraná	1,14	0,84	0,45	1,40	0,26	18,79
	Rio Baía	1,38	1,29	0,21	2,69	1,31	48,73
	Rio Ivinhema	1,24	0,50	0,62	1,31	0,08	5,73
DT das interações	Planície de inundação	1,83	-	-	14,97	13,15	87,78
	Rio Paraná	1,82	0,32	0,73	7,81	5,99	76,74
	Rio Baía	2,27	0,59	0,56	10,10	7,83	77,50
	Rio Ivinhema	2,34	0,75	0,46	8,56	6,22	72,68

**Legenda:** DT=Diversidade Taxonômica; DF=Diversidade Funcional; beta prop=beta proporcional; \*=valor estatisticamente significativo ( $p<0,05$ ).

### 2.3.3 Influência dos traços funcionais dos hospedeiros na distribuição parasitária

Os resultados do GLM indicaram que a DT dos parasitos foi influenciada pelo nível trófico e pela origem das espécies, sendo que a menor diversidade parasitária foi observada em hospedeiros exóticos e de predadores. De maneira similar, o GLM selecionou o nível trófico e o hábito do peixe como preditores da DT de interações, com peixes pelágicos de posições tróficas inferiores apresentando maior diversidade de interações com os diplostomídeos (Tabela 3).

**Tabela 3.** Traços funcionais dos hospedeiros que explicam a distribuição da diversidade taxonômica dos parasitos e das interações parasito-hospedeiro, e da abundância dos parasitos especialistas e generalistas no mês de Junho/2011. Preditores retidos nos melhores modelos da análise GLM, utilizando o critério de informação de Akaike e distribuição Gaussiana. Características do hospedeiro como possíveis preditores: comprimento total médio do corpo, origem, nível trófico, hábito e cuidado parental.

Traços funcionais	Diversidade Taxonômica			
	Parasitos		Interações	
	t	p	t	P
Nível trófico	-1,99	0,06	-1,62	0,12
Não nativo	-2,33	0,03*	-	-
Pelágico	-	-	3,36	<0,01*
	Abundância			
	Especialistas		Generalista	
Comprimento	-2,64	0,02*	-	-
Não nativo	-2,66	0,03*	5,96	0,03*
Nível trófico	-	-	-2,16	0,04*

**Legenda:** \*Valor estatisticamente significativo ( $p < 0,05$ ); Generalista=*Austrodiplostomum ostrowskiae*. Especialistas = *Austrodiplostomum* sp.; *Diplostomum* sp.B; *Diplostomum* sp. C; *Diplostomum* sp. D; *Diplostomum* sp. E; *Sphincterodiplostomum* sp.

Com relação à distribuição parasitária, observou-se que a abundância dos parasitos especialistas (*Diplostomum* sp.B, C, D e E), *Austrodiplostomum* sp1, *Sphincterodiplostomum* sp.) pôde ser predita com base no comprimento total médio e na origem do hospedeiro. Os resultados indicaram que peixes nativos e de menor comprimento apresentaram maior abundância dos parasitos específicos. De maneira díspar, o parasito generalista (*Austrodiplostomum ostrowskiae*) foi mais abundante em peixes exóticos e de níveis tróficos inferiores (Tabela 3).

## 2.4 DISCUSSÃO

A busca dos determinantes da biodiversidade e da sua variação em diferentes ambientes continua a ser um objetivo central da ecologia moderna (Kamiya et al. 2014). Entretanto, reconhecer os fatores ecológicos que afetam a distribuição parasitária é um desafio, visto que este grupo é influenciado por diferentes fontes de heterogeneidade ambiental: abióticas (representadas pelo ecossistema em que a população de hospedeiro vive), biótico (características do próprio hospedeiro) e as interações entre esses fatores (Thomas et al. 2002; Poulin e Morand 2014).

Os resultados demonstram a importância de se utilizar a decomposição espacial e as multi-facetadas da diversidade para compreender padrões macroecológicos da interação parasito-hospedeiro em diferentes escalas. Esta abordagem mostrou como as interações parasito-hospedeiro foram afetadas tanto pelo habitat do hospedeiro (ecossistema) quanto pelo

ambiente imediato do parasito(os caracteres do hospedeiro). Além disso, ao analisar a distribuição dos parasitos ao longo de gradientes ambientais ou dentro de grupos funcionais, e não apenas em uma espécie de hospedeiro, eliminam-se problemas de amostragem, comumente refletidos nos valores de prevalência ou intensidade.

#### *2.4.1 Distribuição espacial*

Esperava-se, inicialmente, que as regiões menos impactadas iriam apresentar maiores valores de  $DT\alpha$  de parasitos e de interações. Entretanto observou-se que as espécies de parasitos estavam homogeneamente distribuídas ao longo dos três subsistemas, o que pode ser explicado pela alta conectividade da planície (Stevaux et al. 2013). Em um sistema onde os diversos canais permitem a comunicação entre os principais sistemas aquáticos, os hospedeiros intermediários (gastropodes e peixes) podem migrar de um subsistema para outro (Dias et al. 2006), permitindo a presença das espécies de parasitos em todos os rios. Outro importante fator que explicaria a homogeneidade da DT de parasitos na planície seria a alta capacidade de dispersão promovida pela capacidade de voo de seus hospedeiros definitivos – as aves (Paradis et al. 1998).

Considerando a partição  $\beta$  dos índices de diversidade analisados, observou-se grande variação entre os pontos de coleta dentro do mesmo subsistema. Este resultado pode ser explicado pelas peculiares condições ecológicas da planície de inundação do alto rio Paraná, que apresenta um complexo sistema hidrológico (Agostinho et al. 2004a).

A inundação da planície permite que todas as espécies aquáticas possam colonizar os diversos habitats, mas no período de seca há a formação de numerosas lagoas menos conectadas aos canais principais dos rios e mais sujeitas a processos locais, como turbulência provocada pelo vento ou “*inputs*” de pequenos tributários (Agostinho et al. 2000). Estes ambientes isolados podem, ao longo do período de seca, exibir características abióticas singulares, o que pode refletir na presença, ou não, de hospedeiros intermediários e/ou definitivos dos parasitos (Dias et al. 2003; Lizama et al. 2006). Análises futuras podem revelar se a partição beta dos índices de diversidade varia da mesma maneira em período chuvoso.

As diferenças entre os valores da abundância parasitária também responderam aos gradientes ambientais. Considerando-se o conceito de nicho, espécies generalistas são capazes de explorar uma ampla gama de condições ambientais (Futuyma e Moreno 1988; DeVictor et al. 2010), e vários estudos têm demonstrado que alterações ambientais favorecem a invasão de



espécies generalistas (Marvier et al. 2004; Klug et al. 2015). Essa perspectiva pode explicar a presença do parasito generalista nos habitats mais perturbados – subsistemas Paraná e Baía – onde distúrbios intensos impostos a montante são tolerados por algumas espécies parasitárias (Futuyma e Moreno 1988; Agostinho et al. 2004b; Klug et al. 2015).

Ao contrário das espécies generalistas, que suportam melhor as alterações e distúrbios, acredita-se que a especialização é uma resposta evolutiva para ambientes relativamente estáveis ao longo do tempo e espaço (Kassen 2002; Birand et al. 2012). Desta maneira, o ambiente menos alterado, representado pelo subsistema Ivinhema, promoveu condições ideais para maior abundância de parasitos especialistas, conhecidos por sua capacidade de utilizar melhor os recursos em locais menos afetados (Wilson e Yoshimura 1994). A maior competitividade nessas condições ideais também contribuiu para a redução de espécies generalistas neste ambiente menos impactado.

#### *2.4.2 Distribuição de acordo com caracteres funcionais dos peixes hospedeiros*

A segunda dimensão ambiental que influenciou a distribuição parasitária foi o grupo funcional do hospedeiro. Por este ponto de vista, o processo de filtragem ambiental seria determinado pelas funções ecológicas executadas pelo peixe, fatores estes que determinariam a riqueza e a abundância de diplostomídeos (Ezenwa et al. 2006; Poulin 2011), hipótese corroborada pelo presente estudo.

Conforme previsto, a abundância parasitária foi negativamente correlacionada ao comprimento do hospedeiro, entretanto apenas os parasitos especialistas apresentaram esta correlação. Os peixes são infectados por penetração ativa de cercárias de diplostomídeos, o que tornariam os peixes maiores mais vulneráveis devido à sua maior área de superfície externa (Poulin 2011). No entanto, as espécies de peixes pequenos podem ser facilmente infectadas devido à ausência de pele grossa ou escamas, que protege os peixes maiores da infecção ativa por esses parasitos (Locke et al. 2014). Peixes menores também podem habitar áreas costeiras rasas perto de populações de gastrópodes – hospedeiros intermediários dos quais os estágios infectantes são liberados, além de serem presas fáceis, o que garante o fechamento do ciclo parasitário (Hechinger e Lafferty 2005).

Outra explicação sobre esta correlação seria relacionada ao hospedeiro definitivo das larvas de diplostomídeo. Como os diplostomídeos tornam-se sexualmente maduros em aves piscívoras, e estas não são capazes de se alimentar de peixes de grande porte (Wang et al.

2016), as larvas deste parasito não poderiam terminar seu ciclo de vida se infectassem hospedeiros de grande comprimento.

O nível trófico dos hospedeiros esteve negativamente correlacionado à DT dos parasitos, à DT das interações e à abundância do diplostomídeo generalista. Esta associação seria relacionada à quantidade de predadores, visto que níveis tróficos intermediários são foco de muitos efeitos predatórios por espécies de níveis tróficos maiores, mediando muitas cadeias alimentares (Petchey et al. 2004). Essas características favorecem as interações predadores-presas mais frequentes e estáveis, garantindo a conclusão bem-sucedida do ciclo de vida do parasito. Outra explicação seria a menor suscetibilidade destes hospedeiros à extinção, visto que podem utilizar vários recursos para sua sobrevivência (Allesina et al. 2006). Investir em hospedeiros com riscos maiores de extinção colocaria em risco também a persistência da espécie do parasito no ambiente.

A influência deste traço funcional na acumulação e na transmissão parasitária está de acordo com a teoria do “Aumento da Transmissão Trófica do Parasito” (PITT - *Parasite Increased Trophic Transmission*) (Lafferty 1999). De acordo com esta teoria parasitos com ciclos de vida complexos derivaram de parasitos com ciclos de vida simples que, ancestralmente, exploravam apenas uma espécie de predador. Esta evolução melhoraria a estratégia de transmissão, porque, do ponto de vista do parasito, o uso de um "transportador" para os seus propágulos (hospedeiro intermediário) pode, em várias circunstâncias, aumentar a probabilidade de sucesso na transmissão (ou seja, atingindo um novo indivíduo do predador alvo) (Mouritsen e Poulin 2002).

Vários estudos observaram que o nível trófico foi positivamente correlacionado com a riqueza parasitária (Sasal et al. 1997; Luque e Poulin 2008; Poulin 2011), mas estes trabalhos consideraram o uso do peixe por parasitos adultos e nas fases larvais. Em casos nos quais ocorre transmissão trófica, os parasitos larvais adotam estratégias que aumentam suas chances de completar seu ciclo de vida, tais como a mudança de comportamento ou castração do hospedeiro intermediário (Lafferty 1993; Hechinger e Lafferty 2005). Como estas estratégias não são adotadas pelos estágios adultos – indivíduos que já atingiram seus hospedeiros definitivos – é muito importante reconhecer a fase de desenvolvimento parasitário para avaliar a ecologia destas espécies. Chen et al. (2008), por exemplo, observaram maior interação entre os hospedeiros de níveis tróficos inferiores e parasitos larvais – um resultado semelhante ao do presente estudo.

Maiores valores de abundância de *Austrodiplostomum ostrowskiae* em espécies não nativas poderiam sugerir que este diplostomídeo seja uma espécie invasora no rio Paraná, como já foi afirmado por diversos autores (Machado et al. 2005; Yamada et al. 2008; Zica et al. 2009). Entretanto, Lacerda et al. (2012) registraram abundância e prevalência muito maiores de *A. ostrowskiae* no rio Paraná que em outras bacias hidrográficas brasileiras. Desta maneira, parece mais provável que os peixes exóticos estejam atuando como hospedeiros mais apropriados a um parasito local, no caso *A. ostrowskiae*. Enquanto espécies não nativas muitas vezes perdem seus parasitos naturais nos locais invadidos, processo conhecido como “escape do inimigo” (Dobson e May 1986; Torchin et al. 2003), eles tendem a adquirir parasitos generalistas da fauna local (Poulin e Mouillot 2003), mecanismo conhecido como “spillback” (Kelly et al. 2009). De maneira oposta, a maior abundância dos parasitos especialistas em peixes nativos vai de encontro à Hipótese da Rainha Vermelha, onde a associação entre parasitos e seus hospedeiros resultam na especialização dos primeiros e em relações filogeneticamente restritas (Ehrlick e Raven 1964; Decaestecker et al. 2007).

Outra característica do hospedeiro que explicou a distribuição parasitária foi o hábito pelágico ou bentopelágico do peixe. A velocidade do fluxo de água tem uma estratificação vertical, com uma velocidade mais elevada na superfície do rio (MacCready 1999). Neste cenário, hospedeiros pelágicos são preferidos pelas larvas de diplostomídeos, uma vez que o fluxo lento da corrente facilita o encontro dessas larvas com o hospedeiro e conseqüentemente a penetração (Fingerut et al. 2003).

A decomposição multi-facetada dos índices de diversidades é um instrumento adequado para o estudo de padrões macroecológicos da interação larvas de diplostomídeo-peixes em diferentes escalas. Por meio desta metodologia foi possível demonstrar que as interações diplostomídeos-hospedeiro são afetadas por processos ecológicos, tanto na escala ecossistêmica quanto imediata. Desta maneira, a aplicação desta abordagem em diferentes grupos parasitários ajudaria a compreender a percepção ambiental de cada táxon.

## REFERÊNCIAS

- Agostinho CS (1997) Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler AEA, Agostinho AA, Hahn NS (eds) A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Eduem, Maringá, pp.179-208.
- Agostinho AA, Júlio HF (1999) Peixes da Bacia do Alto Rio Paraná. In Lowe-McConnell RH (eds) Estudos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo University Publisher, São Paulo, pp.374-400.

- Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE (2004a) Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain. Eduem, Maringá.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Gomes LC (2004b) Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *International Journal of Ecohydrology & Hydrobiology* 4(3):267-280.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Minte-Vera CV, Winemiller KO (2000) Biodiversity in the high Paraná River floodplain. In: Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds) *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, pp.89–118.
- Allesina S, Bodini A, Bondavalli C (2006) Secondary extinctions in ecological networks: bottlenecks unveiled. *Ecological Modelling* 194(1):150-161.
- Birand A, Vose A, Gavrilets S (2012) Patterns of species ranges, speciation, and extinction. *The American Naturalist* 179(1):1-21.
- Bush AO, Lafferty KD, Lotz JM, Shostak AW (1997) Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *The Journal of parasitology* 83(4):575-583.
- Chen HW, Liu WC, Davis AJ, Jordán F, Hwang MJ, Shao KT (2008) Network position of hosts in food webs and their parasite diversity. *Oikos*, 117(12):1847-1855.
- Cohen JE, Jonsson T, Carpenter SR (2003) Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100(4):1781-1786.
- De Bello F, Lavergne S, Meynard CN, Lepš J, Thuiller W (2010) The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. *Journal of Vegetation Science* 21(5):992-1000.
- Decaestecker E, Gaba S, Raeymaekers JA, Stoks R, Van Kerckhoven L, Ebert D, De Meester L (2007) Host–parasite ‘Red Queen’ dynamics archived in pond sediment. *Nature* 450(7171):870-873.
- DeVictor V, Clavel J, Julliard R, Lavergne S, Mouillot D, Thuiller W, Venail P, Villéger S, Mouquet N (2010) Defining and measuring ecological specialization. *Journal of Applied Ecology* 47(1):15–25.
- Dias MLGG, Eiras JC, Machado MH, Souza GTR, Pavanelli GC (2003) The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 (Digenea, Clinostomidae) on the floodplain of the high Paraná River, Brazil. *Parasitology Research* 89(6):506-508.
- Dias MLGG, Minte-Vera CV, Eiras JC, Machado MH, Souza GTR, Pavanelli GC (2006) Ecology of *Clinostomum complanatum* Rudolphi, 1814 (Trematoda: Clinostomidae) infecting fish from the floodplain of the high Paraná River, Brazil. *Parasitology research* 99(6):675-681.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K (2007) Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters.

- In Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF (eds) *Terrestrial ecosystems in a changing world*. Springer, Berlin Heidelberg, pp.81-91.
- Dobson AP, May RM (1986) Patterns of invasions by pathogens and parasites. In Mooney HA, Drake JA (eds) *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer, New York, pp.58-76.
- Dogiel VA (1961) Ecology of the parasites of freshwater fishes. In: Dogiel VA, Petrushevski GK, Polyansky YI. (eds). *Parasitology of fishes*. Olivier and Boyd, London, pp.1-47.
- Ehrlich PR, Raven PH (1964) Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution* 18(4):586-608.
- Eiras JC, Takemoto RM, Pavanelli GC (2006) *Methods of study and laboratorial techniques on ichthyoparasitology*. 2ed. Eduem, Maringá.
- Ezenwa VO, Price SA, Altizer S, Vitone ND, Cook KC (2006) Host traits and parasite species richness in even and odd-toed hoofed mammals, Artiodactyla and Perissodactyla. *Oikos* 115(3):526-536.
- Fingerut JT, Ann Zimmer C, Zimmer RK (2003) Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite. *Ecology* 84(9):2502-2515.
- Froese R, Pauly D (2014) *FishBase*. World Wide Web electronic publication. <[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org)>, version 16, September 2003.
- Futuyma DJ, Moreno G (1988) The evolution of ecological specialization. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19:207-233.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Graça WJ, Pavanelli CS (2007) Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Eduem, Maringá.
- Hahn NS, Agostinho AA, Gomes LC, Bini M (1998) Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná-Brasil) nos primeiros anos. *Interciência* 23:299–305.
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Leiden, Netherlands, Backhuys Publishers.
- He F, Legendre P (1996) On species-area relations. *American Naturalist* 148(4):719-737.
- Hechinger RF, Lafferty KD (2005) Host diversity begets parasite diversity: bird final hosts and trematodes in snail intermediate hosts. *Proceedings of Royal Society: Biological Sciences* 272(1567):1059-1066.

- Janeček Š, Bello F, Horník J, Bartoš M, Černý T, Doležal J, Dvorský M, Fajmon K, Janečková I P, Jiráská Š, Mudrák O, Klimešová J (2013) Effects of land-use changes on plant functional and taxonomic diversity along a productivity gradient in wet meadows. *Journal of Vegetation Science* 24(5):898-909.
- Jost L (2007) Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88(10):2427-2439.
- Kamiya T, O'Dwyer K, Nakagawa S, Poulin R (2014) What determines species richness of parasitic organisms? A meta-analysis across animal, plant and fungal hosts. *Biological Reviews*, 89(1):123-134.
- Karvonen A, Kristjánsson BK, Skúlason S, Lanki M, Rellstab C, Jokela J (2013) Water temperature, not fish morph, determines parasite infections of sympatric Icelandic three spine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology and Evolution* 3(6):1507-1517.
- Kassen R (2002) The experimental evolution of specialists, generalists, and the maintenance of diversity. *Journal of Evolutionary Biology* 15:173–90.
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM (2009) Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90(8):2047-2056.
- Klug PE, Reed RN, Mazzotti FJ, McEachern MA, Vinci JJ, Craven KK, Adams AAY (2015) The influence of disturbed habitat on the spatial ecology of Argentine black and white tegu (*Tupinambis merianae*), a recent invader in the Everglades ecosystem (Florida, USA). *Biological Invasions* 17(6):1785-1797.
- Kneitel JM, Chase JM (2004) Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters* 7(1):69-80.
- Kuris AM (1973) Biological control: implications of the analogy between the trophic interactions of insect pest-parasitoid and snail-trematode systems. *Experimental Parasitology* 33(2):365-379.
- Lacerda ACF, Takemoto RM, Tavares-Dias M, Poulin R, Pavanelli GC (2012) Comparative parasitism of the fish *Plagioscion squamosissimus* in native and invaded river basins. *Journal of Parasitology* 98(4):713-717.
- Lafferty KD (1993) The marine snail, *Cerithidea californica*, matures at smaller sizes where parasitism is high. *Oikos* 68(1):3-11.
- Lafferty KD (1999) The evolution of trophic transmission. *Parasitology Today* 15(3):111-115.
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5–13.
- Lavorel S, Storkey J, Bardgett RD, Bello F, Berg MP, Roux X, Moretti M, Mulder C, Pakeman RJ, Díaz S, Harrington, R (2013) A novel framework for linking functional diversity

of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, 24(5):942-948.

Lizama MAP, Takemoto RM, Pavanelli GC (2006) Influence of the seasonal and environmental patterns and host reproduction on the metazoan parasites of *Prochilodus lineatus*. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(4):611-622.

Locke SA, Marcogliese DJ, Valtonen ET (2014) Vulnerability and diet breadth predict larval and adult parasite diversity in fish of the Bothnian Bay. *Oecologia* 174(1):253-262.

Lomolino MV (2000) Ecology's most general, yet protean pattern: the species-area relationship. *Journal of Biogeography* 27(1):17-26.

Loreau M (2000) Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3:73-76.

Luck GW, Carter A, Smallbone L (2013) Changes in bird functional diversity across multiple land uses: interpretations of functional redundancy depend on functional group identity. *PLoS one*, 8(5), e63671.

Luiz EA, Agostinho AA, Gomes LC, Hahn NS (1998) Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. *Revista Brasileira de Biologia* 58:273-285.

Luque JL, Poulin R (2008) Linking ecology with parasite diversity in Neotropical fishes. *Journal of Fish Biology* 72(1):189-204.

MacArthur RH, Wilson EO (1967) *The theory of island biogeography* (Vol. 1). Mercer, US: Princeton University Press.

MacCready P (1999) Estuarine adjustment to changes in river flow and tidal mixing. *Journal of Physical Oceanography* 29(4):708-726.

Machado PM, Takemoto RM, Pavanelli GC (2005) *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes, Digenea) metacercariae in fish from the floodplain of the Upper Paraná River, Brazil. *Parasitology Research* 97(6):436-444.

Mantovano T, Arrieira RL, Schwind LTF, Bonecker CC, Lansac-Tôha FA (2015) Estrutura da comunidade de rotíferos ao longo de um trecho sob a influência de barragens na planície de inundação do alto rio Paraná. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 37(3):281-289.

Marvier M, Kareiva P, Neubert MG (2004) Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk Analysis* 24:869-77.

Moretti M, Cáceres M, Pradella C, Obrist MK, Wermelinger B, Legendre P, Duelli P (2010) Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33(4):760-771.

- Mouchet MA, Villegger S, Mason NW, Mouillot D (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24(4):867-876.
- Mouillot D, Šimková A, Morand S, Poulin R (2005) Parasite species coexistence and limiting similarity: a multiscale look at phylogenetic, functional and reproductive distances. *Oecologia* 146(2):269-278.
- Mouritsen KN, Poulin R (2002) Parasitism, community structure and biodiversity in intertidal ecosystems. *Parasitology* 124(07):101-117.
- Mouritsen KN, Poulin R (2005) Parasites boosts biodiversity and changes animal community structure by trait-mediated indirect effects. *Oikos* 108(2):344-350.
- Ostrowski-Núñez M (1982) The life histories of *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) Dubois, 1970 and *D. (A.) mordax* (Szidat and Nani, 1951) *n. comb.* in South America. *Zoologischer Anzeiger* 208:393-404.
- Osuri AM, Kumar VS, Sankaran M (2014) Altered stand structure and tree allometry reduce carbon storage in evergreen forest fragments in India's Western Ghats. *Forest Ecology Management* 329:375-383.
- Paradis E, Baillie SR, Sutherland WJ, Gregory RD (1998) Patterns of natal and breeding dispersal in birds. *Journal of Animal Ecology* 67:518-536.
- Pavoine S, Dolédec S (2005) The apportionment of quadratic entropy: a useful alternative for partitioning diversity in ecological data. *Environmental and Ecological Statistics* 12(2):125-138.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9(6):741-758.
- Petchey OL, Downing AL, Mittelbach GG, Persson L, Steiner CF, Warren PH, Woodward G (2004) Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. *Oikos* 104(3):467-478.
- Poulin R (2011) *Evolutionary ecology of parasites*. Princeton University press.
- Poulin R, Leung TLF (2011) Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. *Oecologia* 166(3):731-738.
- Poulin R, Morand S (2014) *Parasite biodiversity*. Smithsonian Institution.
- Poulin R, Mouillot D (2003) Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. *Journal of Biogeography* 30(6):837-845.
- Reiss J, Bridle JR, Montoya JM, Woodward G (2009) Emerging horizons in biodiversity and ecosystem functioning research. *Trends in Ecology & Evolution* 24(9):505-514.



- Ricotta C, Moretti M (2011) CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167(1):181-188.
- Ricotta C, Szeidl L (2009) Diversity partitioning of Rao's quadratic entropy. *Theoretical Population Biology* 76:299-302.
- Roberto MC, Santana NF, Thomaz SM (2009) Limnology in the Upper Parana River floodplain: large-scale spatial and temporal patterns, and the influence of reservoirs. *Brazilian Journal of Biology*, 69(2):717-725.
- Sasal P, Morand S, Guegan JF (1997) Determinants of parasite species richness in Mediterranean marine fish. *Marine Ecology Progress Series* 149:61-71.
- Silva PS, Makrakis MC, Miranda LE, Makrakis S, Assumpção L, Paula S, Dias JHP, Marques H (2015) Importance of reservoir tributaries to spawning of migratory fish in the upper Paraná River. *River Research and Applications* 31(3):313-322.
- Souza GTR (2014) Diversidade, especificidade e estrutura genética populacional de parasitos diplostomídeos em peixes dulcícolas neotropicais. PhD Thesis, Departamento de Biologia, Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, Brasil.
- Souza GTR, Machado MH, Dias MLGG, Yamada FH, Pagotto JPA, Pavanelli GC (2008) Composição e sazonalidade dos moluscos do alto rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como hospedeiros intermediários. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 30(2):309-314.
- Sousa WP, Gleason M (1989) Does parasitic infection compromise host survival under extreme environmental conditions? The case for *Cerithidea californica* (Gastropoda: Prosobranchia). *Oecologia* 80(4):456-464.
- Spasojevic MJ, Suding KN (2012) Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100(3):652-661.
- Stevaux JC, Martins DP, Meurer M (2009) Changes in regulated tropical rivers: The Paraná River downstream Porto Primavera dam, Brazil. *Geomorphology*, 113:230-238.
- Stevaux JC, Corradini FA, Aquino S (2013) Connectivity processes and riparian vegetation of the upper Paraná River, Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 46:113-121.
- Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Lizama MAP, Inada P (2004) Reproductive ecology of the fish assemblages. In Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) *The upper Paraná River and its floodplain*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Thomas F, Brown SP, Sukhdeo M, Renaud F (2002) Understanding parasite strategies: a state-dependent approach? *Trends in parasitology* 18(9):387-390.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421(6923):628-630.

Universidade Estadual de Maringá. Nupélia/PELD/CNPq. A planície de inundação do alto rio Paraná: Site 6 PELD/CNPq: Relatório anual (2008). Coordenação A.A. Agostinho, S.M. Thomaz, L. Rodrigues, L.C. Gomes. Maringá, 2002. 304 p., il.

Van Den Wyngaert S, Vanholsbeeck O, Spaak P, Ibelings BW (2014) Parasite fitness traits under environmental variation: disentangling the roles of a chytrid's immediate host and external environment. *Microbial Ecology* 68(3):645-656.

Villéger S, Mason NW, Mouillot D (2008) New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8):2290-2301.

Wilson DS, Yoshimura J (1994) On the coexistence of specialists and generalists. *American Naturalist* 692-707.

Yamada FH, Moreira LHDA, Ceschini TL, Takemoto RM, Pavanelli GC (2008) New occurrences of metacercariae of *Austrodiplostomum compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes: Digenea) eye flukes of fish from the Paraná Basin. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 17(3):163-166.

Zica EO, Santos KR, Ramos IP, Zanatta AS, Carvalho ED, Silva RJ (2009) First case of an infection of the metacercariae of *Austrodiplostomum compactum* (Lutz, 1928) (Digenea, Diplostomidae) in *Hypostomus regani* (Ihering, 1905) (Siluriformes: Loricariidae). *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 4(1):35-38.

Wang M, Zhou Z, Sullivan C (2016) A Fish-Eating Enantiornithine Bird from the Early Cretaceous of China Provides Evidence of Modern Avian Digestive Features. *Current Biology*, 26.9: 1170-1176.

## APÊNDICE

**Tabela 1. Grupo funcional dos hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná em Junho de 2011. A origem do peixe (nativo ou exótico) foi obtida em Agostinho e Julio (1999).**

Origem			
Nativos		Exóticos	
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	<i>Leporinus obtusidens</i>	<i>Astronotus crassipinnis</i>	<i>Sorubim lima</i>
<i>Ageneiosus inermis</i>	<i>Leptoplosternum pectorale</i>	<i>Auchenipterus osteomistax</i>	<i>Steindachnerina insculpta</i>
<i>Apareiodon affinis</i>	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	<i>Cichla kelberi</i>	<i>Trachydoras paraguayensis</i>
<i>Aphyocharax dentatus</i>	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	<i>Cichla</i> sp.	
<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Pimelodus maculatus</i>	<i>Clarias gariepinus</i>	
<i>Brycon orbignyana</i>	<i>Pimelodus misteriosus</i>	<i>Geophagus</i> aff. <i>proximus</i>	
<i>Crenicichla britskii</i>	<i>Prochilodus lineatus</i>	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	
<i>Cyphocharax nagelii</i>	<i>Psellogrammus kennedyi</i>	<i>Hoplosternum littorale</i>	
<i>Eigenmannia trilineata</i>	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	<i>Leporinus macrocephalus</i>	
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	<i>Pterodoras granulatus</i>	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	
<i>Hemiodus orthonops</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	<i>Moenkhausia intermedia</i>	
<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	
<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i>	<i>Salminus brasiliensis</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	
<i>Hypostomus</i> aff. <i>hermanni</i>	<i>Schizodon borelli</i>	<i>Plagioscion squamosissimus</i>	
<i>Iheringichthys labrosus</i>	<i>Schizodon nasutus</i>	<i>Rhamphichthys hahni</i>	
<i>Leporinus elongatus</i>	<i>Serrasalmus maculatus</i>	<i>Roeboides descalvadensis</i>	
<i>Leporinus friderici</i>	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	<i>Satanoperca pappaterra</i>	
<i>Leporinus lacustris</i>		<i>Serrasalmus marginatus</i>	

**Tabela 2.** Grupo funcional dos hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná em Junho de 2011. A categoria trófica dos peixes baseou-se em um índice fornecido pelo FishBase (Froese e Pauly 2014), que considera o *habitat* e os itens alimentares encontrados no estômago dos animais em diversos estudos. Este índice varia de 1 a 5, sendo os maiores valores relacionados aos predadores de topo.

Nível Trófico			
1 - 2	2 - 3	3 - 4	4 - 5
<i>Steindachnerina insculpta</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	<i>Cichla kelberi</i>
<i>Leporinus macrocephalus</i>	<i>Geophagus aff. proximus</i>	<i>Crenicichla britskii</i>	<i>Sorubim lima</i>
<i>Cyphocharax nagelii</i>	<i>Apareiodon affinis</i>	<i>Eigenmannia trilineata</i>	<i>Serrasalmus maculatus</i>
<i>Hypostomus aff. hermanni</i>	<i>Prochilodus lineatus</i>	<i>Psellogrammus kennedyi</i>	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>
<i>Leporinus elongatus</i>	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	<i>Rhamphichthys hahni</i>	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Leporinus obtusidens</i>	<i>Brycon orbignyanus</i>	<i>Aphyocharax dentatus</i>	<i>Hemisorubim platyrhynchus</i>
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	<i>Pterodoras granulosus</i>	<i>Pimelodus mysterosus</i>	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>
	<i>Schizodon borelli</i>	<i>Roeboides descavadensis</i>	
	<i>Hoplosternum littorale</i>	<i>Leporinus friderici</i>	
	<i>Moenkhausia intermedia</i>	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	
	<i>Trachydoras paraguayensis</i>	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	
	<i>Hemiodus orthonops</i>	<i>Serrasalmus marginatus</i>	
	<i>Satanoperca pappaterra</i>	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	
	<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Auchenipterus osteomistax</i>	
	<i>Schizodon nasutus</i>	<i>Leporinus lacustris</i>	
	<i>Iheringichthys labrosus</i>	<i>Clarias gariepinus</i>	
	<i>Pimelodus maculatus</i>	<i>Salminus brasiliensis</i>	
	<i>Astronotus crassipinnis</i>	<i>Cichla sp.</i>	
	<i>Leptoplosternum pectorale</i>	<i>Ageneiosus inermis</i>	

**Tabela 3.** Comprimento total médio dos hospedeiros. A medição foi realizada durante a coleta dos hospedeiros, na planície de inundação do alto rio Paraná em Junho de 2011

<b>Comprimento total médio (cm)</b>			
<b>5,3 - 20,5</b>	<b>20,5 - 29,3</b>	<b>29,3- 51</b>	<b>51 - 170</b>
<i>Steindachnerina inculpta</i>	<i>Satanoperca pappaterra</i>	<i>Iheringichthys labrosus</i>	<i>Sorubim lima</i>
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	<i>Hypostomus aff. hermanni</i>	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>
<i>Lepthoplosternum pectorale</i>	<i>Hoplosternum littorale</i>	<i>Cichla sp.</i>	<i>Ageneiosus inermis</i>
<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Leporinus lacustris</i>	<i>Cichla kelberi</i>	<i>Leporinus macrocephalus</i>
<i>Aphyocharax dentatus</i>	<i>Hemiodus orthonops</i>	<i>Schizodon borelli</i>	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>
<i>Roeboides descalvadensis</i>	<i>Eigenmannia trilineata</i>	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>
<i>Pimelodella avanhandavae</i>	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	<i>Pterodoras granulosus</i>
<i>Moenkhausia intermedia</i>	<i>Serrasalmus maculatus</i>	<i>Schizodon nasutus</i>	<i>Leporinus obtusidens</i>
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	<i>Rhamphichthys hahni</i>	<i>Leporinus elongatus</i>	<i>Brycon orbignyanus</i>
<i>Apareiodon affinis</i>	<i>Parauchenipterus galeatus</i>	<i>Leporinus friderici</i>	<i>Prochilodus lineatus</i>
<i>Pimelodus misteriosus</i>	<i>Serrasalmus marginatus</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>	<i>Plagioscion squamosissimus</i>
<i>Cyphocharax nagelii</i>	<i>Geophagus aff. proximus</i>	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	<i>Salminus brasiliensis</i>
<i>Crenicichla britskii</i>	<i>Auchenipterus osteomistax</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	<i>Astronotus crassipinnis</i>	<i>Pimelodus maculatus</i>	<i>Clarias gariepinus</i>

**Tabela 4.** Grupo funcional dos hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná em Junho de 2011. Hábito dos peixes (bentopelágico ou pelágico) foi obtido em Agostinho (1997).

<b>Hábito</b>		
<b>Bentopelágico</b>		<b>Pelágico</b>
<i>Steindachnerina inculpta</i>	<i>Serrasalmus marginatus</i>	<i>Lepthoplosternum pectorale</i>
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	<i>Geophagus aff. proximus</i>	<i>Pimelodella avanhandavae</i>
<i>Astyanax altiparanae</i>	<i>Auchenipterus osteomistax</i>	<i>Trachydoras paraguayensis</i>
<i>Aphyocharax dentatus</i>	<i>Astronotus crassipinnis</i>	<i>Hypostomus aff. hermanni</i>
<i>Roebooides descavadensis</i>	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	<i>Hoplosternum littorale</i>
<i>Moenkhausia intermedia</i>	<i>Cichla sp.</i>	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>
<i>Apareiodon affinis</i>	<i>Cichla kelberi</i>	<i>Parauchenipterus galeatus</i>
<i>Pimelodus mysteriosus</i>	<i>Schizodon borelli</i>	<i>Iheringichthys labrosus</i>
<i>Cyphocharax nagelii</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	<i>Loricariichthys platymetopon</i>
<i>Crenicichla britskii</i>	<i>Schizodon nasutus</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	<i>Leporinus elongatus</i>	<i>Piaractus mesopotamicus</i>
<i>Satanoperca pappaterra</i>	<i>Leporinus friderici</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>
<i>Leporinus lacustris</i>	<i>Pimelodus maculatus</i>	<i>Sorubim lima</i>
<i>Hemiodus orthonops</i>	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	<i>Ageneiosus inermis</i>
<i>Eigenmannia trilineata</i>	<i>Leporinus macrocephalus</i>	<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>
<i>Serrasalmus maculatus</i>	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	<i>Pterodoras granulosus</i>
<i>Rhamphichthys hahni</i>	<i>Leporinus obtusidens</i>	<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>
<i>Brycon orbignyianus</i>	<i>Salminus brasiliensis</i>	
<i>Prochilodus lineatus</i>	<i>Clarias gariepinus</i>	
<i>Plagioscion squamosissimus</i>		

**Tabela 5.** Grupo funcional dos hospedeiros coletados na planície de inundação do alto rio Paraná em Junho de 2011. A presença ou ausência de cuidado parental nas espécies de peixes foi obtida em Suzuki et al. (2004).

<b>Cuidado parental</b>			
<b>Não</b>		<b>Sim</b>	
<i>Pimelodus maculatus</i>	<i>Steindachnerina insculpta</i>	<i>Cichla kelberi</i>	<i>Psellogrammus kennedyi</i>
<i>Leporinus macrocephalus</i>	<i>Apareiodon affinis</i>	<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	<i>Astyanax altiparanae</i>
<i>Leporinus obtusidens</i>	<i>Pimelodus misteriosus</i>	<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	<i>Aphyocharax dentatus</i>
<i>Brycon orbignyanus</i>	<i>Cyphocharax nagelii</i>	<i>Salminus brasiliensis</i>	<i>Roeboides descalvadensis</i>
<i>Prochilodus lineatus</i>	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	<i>Leptoplosternum pectorale</i>	<i>Moenkhausia intermedia</i>
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	<i>Leporinus lacustris</i>	<i>Pimelodella avanhandavae</i>	<i>Crenicichla britskii</i>
<i>Clarias gariepinus</i>	<i>Eigenmannia trilineata</i>	<i>Hypostomus aff. hermanni</i>	<i>Satanoperca pappaterra</i>
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	<i>Rhamphichthys hahni</i>	<i>Hoplosternum littorale</i>	<i>Hemiodus orthonops</i>
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	<i>Auchenipterus osteomistax</i>	<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	<i>Serrasalmus maculatus</i>
<i>Iheringichthys labrosus</i>	<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	<i>Serrasalmus marginatus</i>
<i>Sorubim lima</i>	<i>Schizodon borelli</i>	<i>Rhinelepis aspera</i>	<i>Geophagus aff. proximus</i>
<i>Ageneiosus inermis</i>	<i>Pimelodus ornatus</i>	<i>Piaractus mesopotamicus</i>	<i>Astronotus crassipinnis</i>
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	<i>Schizodon nasutus</i>	<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	<i>Cichla sp.</i>
<i>Pterodoras granulosus</i>	<i>Leporinus elongatus</i>		
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	<i>Leporinus friderici</i>		

### 3 INFLUÊNCIA DOS CARACTERES FUNCIONAIS DOS HOSPEDEIROS E DA ESPECIFICIDADE PARASITÁRIA NAS PROPRIEDADES DAS REDES DE INTERAÇÕES

**Resumo:** O estudo das interações entre as espécies resulta em complexas e heterogêneas redes ecológicas, e a compreensão das propriedades e da estrutura destas redes pode melhorar o conhecimento das respostas da comunidade a perturbações ambientais. As interações parasito-hospedeiro, especificamente, são bons modelos para entender os padrões de toda a rede de coevolução entre hospedeiro e parasitos, como as espécies se movem ao longo de um *continuum* generalista-especialista e também a evolução da virulência do parasito. Apesar de algumas generalizações (ex. a estrutura altamente modular da rede de hospedeiro-parasito), não se sabe como a diversidade funcional dos hospedeiros e dos parasitos afetam os padrões desta rede. Assim, este estudo teve como objetivo 1) verificar se os diferentes grupos taxonômicos de parasitos exibem padrões de aninhamento e modularidade singulares e 2) demonstrar como esses padrões variam de acordo com o ambiente e com os caracteres funcionais dos hospedeiros. De acordo com a nossa hipótese, os índices de rede irão responder às diferenças funcionais dos hospedeiros, às diferenças de especificidade ao hospedeiro apresentados por cada grupo taxonômico do parasito e à bacia hidrográfica. Para isso, foram utilizadas informações sobre peixes e seus parasitos das bacias hidrográficas da Amazônia e do Paraná, o que resultou em 370 e 994 espécies de peixes e parasitos, respectivamente. Corroborando as hipóteses, alguns aspectos funcionais dos parasitos influenciaram os índices de modularidade e aninhamento, com ambos fatores alterando a especificidade dos parasitos. O nível trófico dos hospedeiros também influenciou o nível de modularidade, enquanto o hábito e origem dos peixes promoveram mais interações com parasitos generalistas. Entretanto, os índices de redes de interação não variaram entre as diferentes bacias analisadas, indicando que variáveis abióticas não alteram a estrutura das redes. De maneira geral, os resultados do presente estudo reforçam a necessidade de inserir aspectos funcionais das espécies envolvidas nas redes de interação, principalmente os relacionados ao grau de especificidade do parasito ao hospedeiro. As implicações argumentam em favor de um olhar mais atento à estrutura interna de redes ecológicas, evitando-se generalizações com base em grandes grupos funcionais, além de demonstrar o potencial das espécies não nativas de perturbar os padrões de interação das comunidades naturais.

**Palavras-chave:** Biodiversidade, Interações Peixes-parasitos, Modularidade, Aninhamento, Caracteres funcionais.

### NETWORK PROPERTIES ARE INFLUENCED BY HOST'S FUNCTIONAL TRAITS AND BY PARASITE SPECIFICITY

**Abstract:** The study of the species' interactions results in complex and heterogeneous ecological networks, and the understanding of these networks' properties and structure improve the knowledge of the community responses to disturbances. The host-parasite interactions, specifically, are good models to understand network-wide patterns of coevolution among host and parasites, how species move along a generalist–specialist



continuum and also the evolution of parasite virulence. Despite some generalizations (i.e. the highly modular structure of host-parasite network), it is not known how the functional diversity of hosts and parasites affect the patterns of this network. Thus, this study aimed to 1) verify if different parasite taxonomic groups exhibit singular patterns of nestedness and modularity and 2) to demonstrate how these indices vary according to the environment and to the host's functional diversity. According to our hypothesis, the network indices will respond to the host's trait differences, to the specificity differences presented by each parasite taxonomic group and to the hydrographic basin. For this we assembled information on fishes and their parasites from the Amazon and Paraná hydrographic basins. The resulting fish-parasite network contained 370 and 994 species of fishes and parasites, respectively. Corroborating the hypothesis, the cycle of life and the type of parasitism influenced the contents of modularity and nesting, with both factors altering the specificity of the parasites. The trophic level of the hosts also influenced the level of modularity, while the habit and fish origin promoted more interactions with generalist parasites. However, rates of interaction networks did not vary between the different sites analyzed, indicating that abiotic variables do not change the structure of the networks. Overall, the results of this study reinforce the need to enter functional aspects of the species involved in the interaction networks, especially those related to the degree of host specificity. The implications argue for a closer look at the internal structure of ecological networks, avoiding generalizations based on major functional groups, and demonstrate the potential of non-native species to disrupt the interaction patterns of natural communities.

**Keywords:** Biodiversity, Fish-parasite interactions, Modularity, Nestedness, Functional trait.

### 3.1 INTRODUÇÃO

O estudo da biodiversidade compreende não apenas as espécies, mas também as interações entre eles, o que resulta em complexas redes ecológicas, ricas em heterogeneidade estrutural (Montoya et al. 2006). A compreensão da estrutura da rede e as suas causas subjacentes melhora o conhecimento da estruturação da comunidade e das respostas desta às perturbações (Olesen et al. 2007). Neste contexto, dois conceitos se destacam: (i) Aninhamento, em que um grupo de espécies generalistas (ou seja, com muitas interações) interagem entre si, e espécies especialistas (com poucas interações) interagem preferencialmente com espécies generalistas e raramente umas com as outras (Bascompte et al. 2003); e (ii) a Modularidade, na qual as redes de interação exibem subconjuntos, dentro dos quais as espécies interagem mais entre elas do que com espécies fora destes agrupamentos (Lewinsohn et al. 2006). Estes dois padrões não são mutuamente exclusivos, e são determinados principalmente pela conectividade (isto é, a proporção de número de interações real dividida pelo número de possíveis interações) (Fortuna et al. 2010), em que níveis maiores de conectividade facilitam a identificação de uma rede modular ou aninhada.

A rede de hospedeiros-parasitos é um bom modelo para compreender a estrutura de interações e seus efeitos sobre as comunidades naturais. Esta abordagem pode revelar padrões de toda a rede de coevolução entre hospedeiro e parasitos, como as espécies se movem ao longo de um *continuum* generalista-especialista e também a evolução da virulência do parasito (Vázquez et al. 2007; Rigaud et al. 2010). Por essa razão esta abordagem vem ganhando espaço na ecologia parasitária, ajudando na compreensão da estrutura das interações parasito-hospedeiro (Poisot et al. 2013; Bellay et al. 2015). Dentre os padrões já observados, destacam-se a influência da especificidade parasitária na rede hospedeiro-parasito, com diversos parasitos atuando como links entre as espécies da rede (Fortuna et al. 2010), e a baixa conectividade de redes especializadas, o que gera uma estrutura modular dominada por generalistas (Krasnov et al. 2012). Diferenças nos padrões de rede também surgem entre endo e ectoparasitos, principalmente devido ao tipo de dispersão. Endoparasitos são geralmente ingeridos por seu hospedeiro de forma passiva, o que pode levar à baixa especificidade, enquanto ectoparasitos geralmente infectam seu hospedeiro por meio da dispersão ativa, permitindo que eles sejam mais específicos nas escolhas de seu hospedeiro (Pariselle et al. 2011; Bellay et al. 2013).

No entanto, poucos estudos associaram as características funcionais da comunidade de hospedeiros e/ou de parasitos aos padrões de rede de interações (Bellay et al. 2013). Nesse sentido, a Média Ponderada da Comunidade (CWM - *Community-Weighted Mean*) pode ser adequadamente utilizada para quantificar as mudanças dos caracteres em resposta à seleção ambiental. Este índice representa o traço médio de uma espécie (por exemplo, o comprimento do peixe) dentro de uma comunidade (Ricotta e Moretti 2011), e indica as diferenças morfofisiológicas entre as diferentes espécies – um reflexo das histórias de vida e dos recursos necessários aos indivíduos (Tilman et al. 1997; Ricotta e Moretti 2011). A utilização da CWM pode acrescentar informações importantes para vincular a diversidade do parasito à ecologia do hospedeiro (Poulin 2011; Poulin e Leung 2011; Ricotta e Moretti 2011).

Outra abordagem também pouco aplicada em estudos de redes de interações é a comparação entre diferentes ambientes. Variações abióticas, como o tipo de solo ou temperatura média, podem permitir ou impedir a permanência e procriação de determinada população (Neville et al. 2006), o que interfere diretamente na dinâmica de metapopulações (Fausch et al. 2009).

Todas estas métricas apresentadas podem ser usadas para comparar padrões de interações entre hospedeiros e parasitos e para comparar grupos taxonômicos de parasitos.

Esta abordagem permite a identificação de espécies ou grupos que conectam diferentes módulos uns aos outros, por exemplo. Como diferentes grupos taxonômicos de parasitos apresentam características ecológicas singulares, objetivou-se neste estudo 1) avaliar as propriedades das interações entre diferentes Classes parasitárias e seus hospedeiros, verificando se diferentes grupos taxonômicos parasitários exibem propriedades de rede singulares; 2) demonstrar como esses índices variam de acordo com o ambiente e com os caracteres funcionais dos parasitos e dos hospedeiros. Para isso, uma abordagem em nível de comunidade foi adotada, com análise de um grande conjunto de dados de interações das bacias hidrográficas da Amazônia e do Paraná. Desta maneira, mais padrões podem ser observados, o que não seria possível com um número limitado de espécies (Mouillot et al. 2008; Krasnov et al. 2012).

De acordo com as hipóteses 1) diferentes grupos taxonômicos de parasitos exibem padrões de redes de interações exclusivos; 2) os índices de rede variam de acordo com os caracteres funcionais do hospedeiro e dos parasitos, visto que os aspectos ecológicos dos peixes afetam suas interações com os parasitos; 3) Os índices de rede variam de uma bacia hidrográfica para outra, pois as histórias de vida dos parasitos e dos hospedeiros – fatores que influenciam diretamente as propriedades de rede – mudam de uma bacia para outra.

## 3.2 MÉTODOS

### 3.2.1 Áreas de estudo

Os ambientes foram selecionados considerando-se a quantidade de estudos ictioparasitológicos. Nesse sentido, a bacia hidrográfica da Amazônia e a planície de inundação do alto rio Paraná são os dois sistemas aquáticos cujas faunas parasitárias são mais profundamente estudadas dentro do Brasil (Takemoto et al. 2009; Pavanelli et al. 2013).

A planície de inundação do alto rio Paraná está situada entre os reservatórios Porto Primavera e Itaipu (22°00' e 23°30' S, 53°00' e 53°30' W). Apesar da bacia hidrográfica do rio Paraná ser severamente afetada por barragens (Agostinho et al. 2004), o trecho da planície de inundação representa o maior intervalo livre de barragens dentro do território brasileiro (230 km). Outras informações sobre este sistema podem ser encontradas em Thomaz et al. (2004).

A bacia hidrográfica da Amazônia é a maior bacia do mundo (mais de 6 milhões de km<sup>2</sup> ou 40% da América do Sul). No pico de fluxo, a descarga para o mar é mais de 300.000m<sup>3</sup>, e o fluxo anual da Amazônia responde por cerca de um quinto de todas as descargas dos rios para os oceanos (Filizola et al. 2002; Beighley et al. 2009). Esta bacia abriga uma das faunas mais ricas do mundo (Junk et al. 2007), e ainda permanece não

contaminada por peixes não-nativos (Azevedo-Santos et al. 2015). Entretanto esta realidade pode se alterar devido à introdução de peixes exóticos e geneticamente modificados na aquicultura da região (Ortega et al. 2015). A fuga de espécies não nativas e/ou geneticamente modificadas com alta capacidade invasiva é uma séria ameaça à biodiversidade aquática (Pelicice et al. 2014; Forneck et al. 2016).

Outra ameaça à fauna amazônica é o aumento do fornecimento de energia elétrica, com construção de mais de 150 barragens na Amazônia brasileira (Winemiller et al. 2016). Além disso, mais de 1 milhão de quilômetros quadrados da Amazônia brasileira foram registrados para a possibilidade de mineração (Ferreira et al. 2014). Se ratificados, estes projetos colocarão a fauna amazônica sob risco, com impactos ambientais talvez incalculáveis.

### 3.2.2 Banco de dados

A revisão bibliográfica das espécies de parasitos relatados em peixes nos ambientes supracitados baseou-se nas bases de dados do Registro Zoológico (*Zoological Record*) e Resumos CAB (*CAB Abstracts* <<http://www.cabdirect.org/>>) foram feitas de março de 2013 até março de 2015. Além desses bancos de dados, várias outras pesquisas *on-line* foram realizadas. Os trabalhos verificados incluem relatórios publicados, artigos baseados em registros originais e dados originais do nosso próprio grupo de pesquisa (Laboratório de Ictioparasitologia - Nupélia).

Todas as fontes bibliográficas com registros ictioparasitológicos foram consideradas na análise: trabalhos ecológicos, registro de ocorrências parasitárias e descrições de novas espécies. Não houve delimitação quanto à estação (inverno/verão) ou ao ano das coletas. Entretanto, registros em que o parasito não foi identificado em nível de espécie foram excluídos.

Esta revisão bibliográfica também forneceu informações sobre os seguintes caracteres funcionais dos parasitos: ciclo de vida (hetero- ou monoxênico), taxonomia (considerou-se o nível taxonômico fornecido pelo autor) e forma de parasitismo (endo ou ectoparasito).

Os dados foram organizados em matrizes binárias, com hospedeiros em linhas e parasitos em colunas, e preenchidas com um (quando houve interação) ou zero (quando não houve interação entre o parasito e o hospedeiro). Dessa maneira, a matriz representa a ocorrência de parasitos e de hospedeiros e codifica muitas das métricas clássicas utilizadas para descrever a estrutura da comunidade parasitária. A soma de linhas representa a riqueza da comunidade parasitária de uma única espécie de hospedeiro, bem como a soma das colunas

é o número de hospedeiros que cada uma das espécies de parasitos pode infectar/infestar. Várias redes foram construídas, cada uma representando uma comunidade hospedeiro-parasito.

### 3.2.3 Descritores dos sistemas

As médias ponderadas da comunidade (CWM - *Community-Weighted Mean*) das características funcionais foram calculadas com base na distância euclidiana, como se segue:

$$Q_{\text{Euc}} = \sum_i^S \|z_i - \bar{z}\|^2$$

Nessa equação,  $z_i$  é um ponto correspondente à espécie  $i$  incorporado num espaço Euclidiano, de tal modo que a média de  $z$  representa o centróide da distribuição das espécies no espaço multidimensional característica (isto é, um análogo multivariado de CWM). No presente caso,  $d_{ij}$  foi calculado usando a distância Gower, que permite a utilização de diferentes tipos de variáveis e a posterior comparação entre os resultados. Essa abordagem, quando utilizada em dados de presença-ausência não ponderada – como foi o presente caso – fornece valores que podem ser utilizados formalmente em testes estatísticos das diferenças entre caracteres funcionais de diferentes comunidades (Laliberté e Legendre 2010). Posteriormente, o valor de CWM ajustado pelo particionamento Rao (De Bello et al. 2010), o que fornece uma estrutura matemática comum para comparar resultados de diferentes pesquisas, de diversas espécies, em vários locais e ambientes (Kneitel e Chase 2004).

Para o cálculo da CWM as seguintes características do hospedeiro foram utilizadas: (i) comprimento médio total; (ii) se a espécie é nativa ou exótica; (iii) a categoria trófica; (iv) se o *habitat* dos peixes é bentopelágico ou pelágico; (v) se o peixe apresenta cuidado parental ou não (Agostinho 1997; Hahn et al. 1998, 2004; Luiz et al. 1998; Agostinho e Júlio 1999; Suzuki et al. 2004; Froese e Pauly 2014). Para o cálculo da CWM dos parasitos foram observados o táxon, o ciclo de vida ea forma de parasitismo.

A conectividade, o aninhamento e a modularidade foram os índices de rede comparados entre 1) diferentes grupos taxonômicos parasitários, 2) diferentes grupos funcionais dos parasitos e dos hospedeiros e 3) entre diferentes sistemas hidrográficos. O primeiro índice – conectividade – reflete a proporção de interações estabelecidas entre  $H$  hospedeiros e  $P$  parasitos, totalizando  $I$  interações [ $Co=I/(H \times P)$ ]. O aninhamento foi calculado utilizando-se a fórmula NODF (Almeida-Neto et al. 2008), um método que retorna valores entre 0 e 100 e que serve como medida de sobreposição de nicho. Valores maiores indicam

que parasitos especialistas e generalistas dividem a mesma espécie de hospedeiro (de modo inverso, valores menores indicam hospedeiros infectados/infestados principalmente por especialistas). Por meio deste cálculo é possível analisar cada par de interação parasito-hospedeiro de maneira individual, otimizando a relação entre os caracteres funcionais dos parasitos e hospedeiros aos índices de redes de interação.

A modularidade das redes foi calculada por meio do programa Netcarto (Guimerà e Amaral 2005a). Como uma matriz binária foi utilizada, o valor de modularidade foi otimizado seguindo o cálculo proposto por Barber (2007) e Liu e Murata (2010), mantendo-se a melhor partição após 1000 aleatorizações. Este índice retorna valores no intervalo de 0-1, onde valores próximos de 1 indicam alta modularidade (subconjuntos de hospedeiros e parasitos que interagem fortemente entre si, mas não com outros subconjuntos), e valores próximos de 0 indicam alta interação entre os subconjuntos da rede (Barber 2007, Liu e Murata 2010).

A especificidade parasitária se baseou na proporção de espécies de hospedeiros com as quais cada espécie de parasito interagiu.

#### 3.2.4 Análise numérica

Um Modelo Linear Generalizado (GLM – *General Linear Model*) foi realizado para 1) selecionar quais caracteres dos parasitos (sistema hidrográfico, taxa, ciclos de vida e formas de infecção) influenciam os índices de aninhamento e modularidade; 2) quais caracteres funcionais dos hospedeiros (comprimento médio total, origem, categoria trófica, *habitat* bentopelágico ou pelágico, e presença ou ausência de cuidado parental) influenciam os índices de aninhamento e modularidade.

A correlação de Pearson foi utilizada para testar como a conectividade varia de acordo com a especificidade de cada taxa parasitário.

Quando necessário, os dados foram logaritimizados para atender ao pressuposto de normalidade.

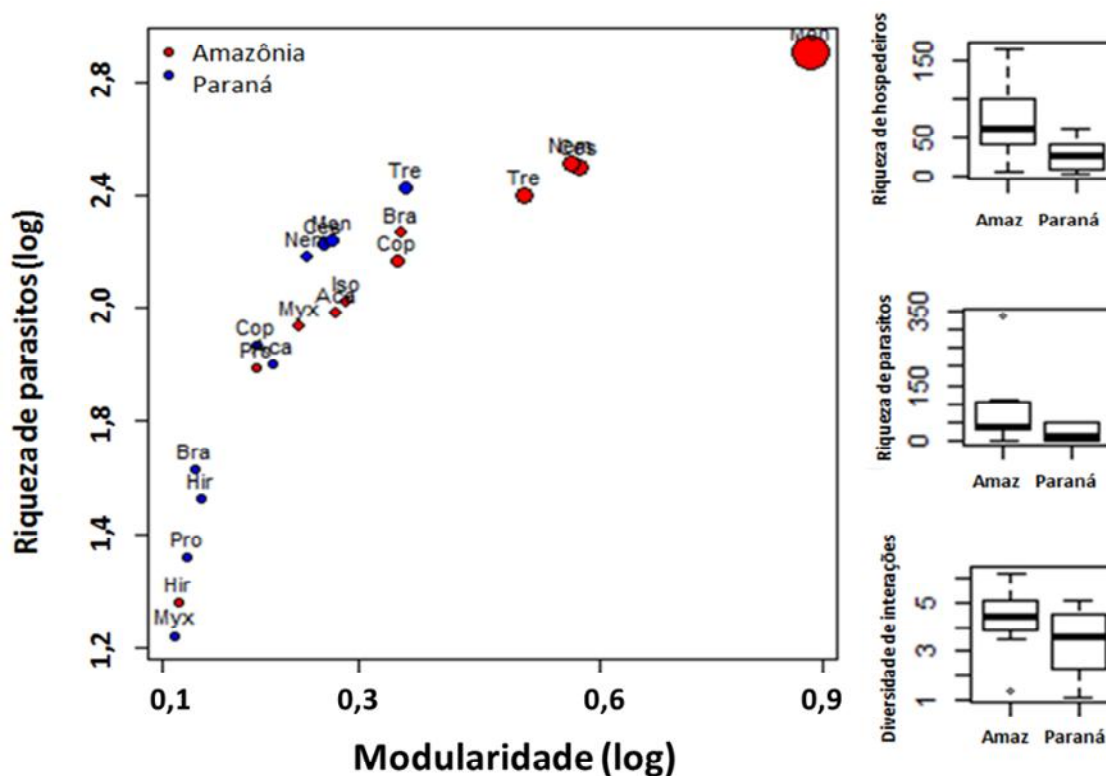
Estas análises foram realizadas com R-3.1.2 (R Development Core Team, 2012) usando pacotes "bipartite" e "vegan".

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Descritores dos sistemas

A coleta de dados resultou em 380 espécies de hospedeiros e 1012 espécies de parasitos (Material suplementar).

Dentre as 32 redes analisadas, sete redes foram significativamente modulares (média=0,31; DP=0,08), sendo os maiores valores apresentados por Monogenea, Cestoda, Nematoda e Trematoda (Figura 1).



**Figura 1.** Gráfico principal demonstrando a riqueza de parasitos em relação ao índice de modularidade; diâmetro dos círculos indica a diversidade de interações. Gráficos secundários demonstrando a riqueza de hospedeiros, riqueza de parasitos e a diversidade de interações (de cima para baixo) nos sistemas hidrográficos da Amazônia e Paraná.

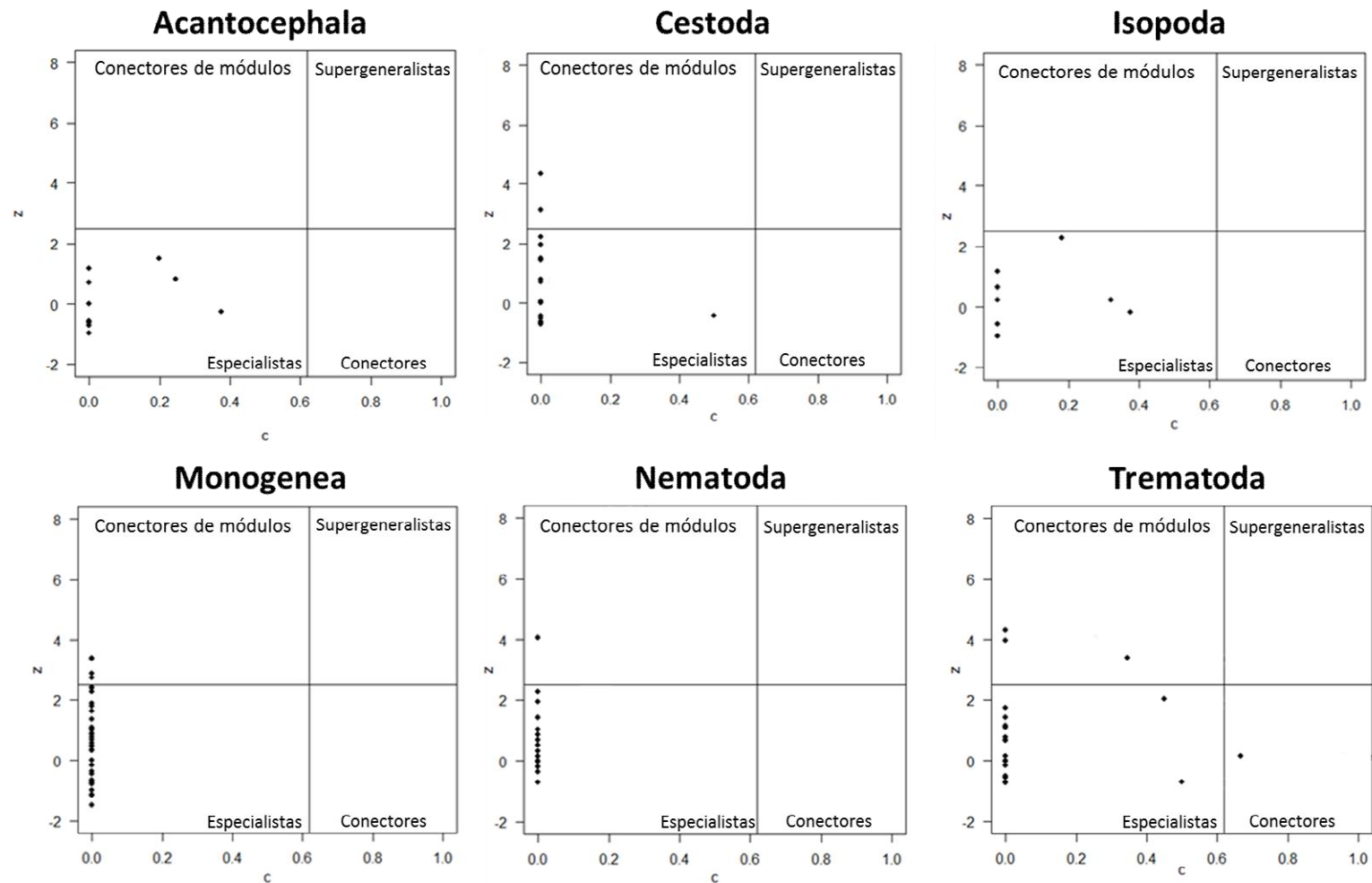
Os maiores índices de aninhamento – valor relacionado a grupos generalistas – foram observados em Hirudinea, Protista, Myxozoa, Isopoda e Branchiura, enquanto os menores valores foram observados em Monogenea, Nematoda e Trematoda (Tabela 1).

**Tabela 1.** Quantificação dos grupos taxonômicos de hospedeiros e parasitos e os respectivos índices de Aninhamento e Conectividade

	<b>Sistema hidrográfico</b>	<b>Hospedeiros (n)</b>	<b>Parasitos (n)</b>	<b>Aninhamento</b>	<b>Conectividade (%)</b>
Todos	Amazônia	742	879	12,01	2,22
	Paraná	264	239	24,34	17,12
Heteroxênicos	Amazônia	302	317	2,07	1,70
	Paraná	140	139	5,32	5,27
Monoxênicos	Amazônia	440	440	15,73	6,54
	Paraná	124	124	31,46	21,56
Endoparasitos	Amazônia	346	354	3,47	2,07
	Paraná	168	151	31,71	6,41
Ectoparasitos	Amazônia	396	396	6,58	6,88
	Paraná	96	96	7,26	21,56
Acantocephala	Amazônia	44	37	7,68	3,19
	Paraná	28	12	13,09	9,82
Branchiura	Amazônia	61	29	9,50	5,99
	Paraná	8	7	39,38	23,21
Cestoda	Amazônia	106	99	1,07	1,89
	Paraná	41	48	6,34	4,88
Copepoda	Amazônia	60	59	5,62	2,34
	Paraná	24	16	10,15	10,15
Hirudinea	Amazônia	4	4	63,08	25,00
	Paraná	10	4	42,02	25,00
Isopoda	Amazônia	47	36	10,53	3,47
	Paraná	2	2	46,22	33,33
Monogenea	Amazônia	165	341	0,87	0,94
	Paraná	43	53	5,26	4,44
Myxozoa	Amazônia	35	38	10,18	3,55
	Paraná	3	3	47,21	33,33
Nematoda	Amazônia	104	110	1,90	1,71
	Paraná	37	39	6,61	6,05
Protista	Amazônia	24	18	18,37	7,84
	Paraná	6	3	48,37	33,33
Trematoda	Amazônia	92	108	3,24	1,49
	Paraná	62	52	3,00	4,91



A maioria dos parasitos nestas redes modulares foi classificada como especialista (83%, 931 espécies), representando as espécies que se conectam a apenas um hospedeiro. O segundo grupo melhor representado foi de conectores de módulos (4%, 46 espécies), seguido pelos conectores (1,69%, 19 espécies). O menos representado foi o grupo de supergeneralistas, que inclui parasitos que ligam espécies dentro dos módulos e entre módulos (0,8%, nove espécies) (Figura 2).



**Figura 2.** Distribuição das espécies de parasitos de acordo com seu papel funcional na rede de interações. Cada ponto representa uma espécie. Conectores de Módulos: conectam espécies dentro dos módulos; Especialistas: se conectam apenas a um hospedeiro; Supergeneralistas: conectam espécies dentro dos módulos e entre módulos; Conectores: conectam diferentes módulos; Z=número de interações dentro de um módulo, C=conectividade das espécies dentro dos módulos.

### 3.3.2 Variação dos índices de redes de interação

O Modelo Linear Generalizado (GLM) indicou que o índice de aninhamento foi influenciado pelo ciclo de vida e pela forma de infecção/infestação dos parasitos. Os valores de CWM dos grupos monoxênicos ( $t=1,93$ ,  $p=0,06$ ) e de ectoparasitos ( $t=2,34$ ,  $p=0,09$ ) foram selecionados como preditores do aninhamento, sendo positivamente relacionados a este índice. O ectoparasitismo e o ciclo de vida monoxênico também foram características funcionais dos parasitos retidos como explanatórios do índice de modularidade das redes de interação parasito-hospedeiro (Tabela 2).

Quanto aos peixes, o hábito demersal e a origem exótica foram os caracteres funcionais retidos como preditores do aninhamento, sendo ambos positiva e significativamente relacionados a este índice (Tabela 2). Entretanto, apenas o nível trófico foi um caracter funcional que explicaria a modularidade das interações ( $t=0,84$ ,  $p=0,01$ ).

De maneira geral os parasitos analisados apresentaram elevada especificidade, baseando-se nos valores relativamente baixos de conectividade observados nas redes (média=13,81; DP=10,71). Além disso, a conectividade foi negativamente correlacionada com o número total de espécies de parasitos ( $r=-0,72$ ;  $p<0,001$ ).

**Tabela 2.** Traços funcionais dos hospedeiros e parasitos que interferiram nos índices de aninhamento e modularidade das redes de interação. Preditores retidos nos melhores modelos da análise GLM, utilizando o critério de informação de Akaike e distribuição de Poisson.

	Traços Funcionais	Aninhamento		Modularidade	
		t	p	t	p
Parasitos	Monoxênico	1,93	0,06	0,64	0,04*
	Ectoparasitos	2,34	0,09	0,54	0,05
	Nível trófico	-	-	0,84	0,01*
Hospedeiros	Demersal	2,16	0,03*	-	-
	Não-nativos	1,32	0,02*	-	-

\*Valor estatisticamente significativo ( $p<0,05$ ). t=desvio linear, indicando a distribuição dos dados.

### 3.4 DISCUSSÃO

Os índices e padrões de conectividade em uma rede de interações são determinados pelos níveis de coadaptação entre as espécies envolvidas (Jordano et al. 2006). No presente caso, a coadaptação relaciona-se à percepção parasitária do seu micro-habitat – o corpo do hospedeiro – e do seu ecossistema – o ambiente do hospedeiro (Thomas et al. 2002). Desta maneira, espécies com diferentes histórias de vida (endo ou ectoparasitos, ou hospedeiros predadores ou herbívoros) irão apresentar diferentes relações ecológicas em suas redes de interações. Seguindo esse raciocínio, e tendo em mente que os parasitos podem utilizar o

mesmo recurso em diversas espécies de hospedeiros ou utilizar recursos diferentes em uma única espécie de hospedeiro (Agosta et al. 2010), poder-se-ia esperar um elevado número de parasitos associado a cada uma das espécies hospedeiras.

Por outro lado, diversos fatores contribuem para uma distribuição heterogênea dos parasitos em seus hospedeiros. Além de o parasitismo ser uma relação ecológica negativa, o que por si só poderia explicar a distribuição agregada dos parasitos em uma população de hospedeiros, existem variações ecológicas e biológicas entre as espécies de peixes que impedem ou favorecem o estabelecimento do parasitismo (Poulin 2007; Mouillot et al 2008). Nesse sentido o tamanho do corpo ou os hábitos alimentares do hospedeiro, por exemplo, poderiam aumentar os índices de conectividade em uma rede trófica. Esta tática utilizada pelos generalistas (parasitar várias espécies de peixes) aumenta o sucesso de infecção/infestação, reduzindo os riscos de extinção (Thompson 2005).

Esta dicotomia especialista-generalista explica o baixo valor de conectividade das redes parasito-hospedeiro observado no presente estudo. Índices menores indicam a existência de redes modulares e aninhadas dentre as diversas espécies analisadas, enquanto os valores maiores demonstram a presença de redes bem estruturadas – modulares ou aninhadas (Fortuna et al. 2010). Os grupos Isopoda e Myxozoa, por exemplo, apresentaram os maiores valores de conectividade, o que indica redes bem definidas. Nesse caso, o índice de aninhamento desses mesmos grupos define as respectivas redes como estrutura aninhada.

Os baixos de valores de conectividade, assim como a presença de redes modulares bem estruturadas, contradizem diversos estudos de redes de interação hospedeiros-parasitos que encontraram padrões gerais de aninhamento (González e Poulin 2005; Vázquez et al. 2005, 2007; Lima et al. 2012). Entretanto, o padrão de aninhamento destes estudos provavelmente se deu pelas bases de dados utilizadas, compostas por parasitos regionalmente restritos. A redundância filogenética devido à proporção de espécies de mesmo gênero no mesmo sistema hidrológico pode confundir os padrões observados (Dallas e Presley 2014), gerando redes aninhadas que não condizem com o padrão de especificidade de certos grupos parasitários. Nesse sentido, a grande amplitude geográfica dos dados aqui apresentados possibilitou resultados mais abrangentes, revelando as interações generalistas e especialistas entre parasitos e hospedeiros de diversos locais.

Corroborando esta afirmação, o presente estudo – que utilizou uma base de dados com grande amplitude taxonômica e geográfica – encontrou uma correlação negativa entre especificidade e conectividade. Esse resultado é consequência da existência de diversos

parasitos especialistas e generalistas, gerando redes altamente modulares (ex.: Monogenea), e altamente aninhadas (ex.: Isopoda) na mesma rede de interações (Fortuna et al. 2010).

*Influência dos caracteres funcionais dos parasitos nos índices de rede de interações*

Corroborando a hipótese inicial, os índices de rede variaram de acordo com os caracteres funcionais dos parasitos. No presente estudo os grupos Hirudinea, Protista, Isopoda e Branchiura – todos monoxênicos – apresentaram os maiores índices de aninhamento. Interessante observar que os parasitos de ciclo monoxênico são tidos como altamente específicos, tornando suas redes de interação modulares (Lima et al. 2012), mas esta afirmação é feita baseando-se principalmente no grupo Monogenea – um grupo com grande especificidade e representatividade dentre os monoxênicos. Quando os taxa foram analisados individualmente percebeu-se que esta generalização sobre a especificidade dos monoxênicos pode ser precipitada, visto que o principal grupo monoxênico com alta modularidade – indicando alta especialização – foi Monogenea, enquanto outros grupos de ciclo direto com baixa especificidade apresentaram-se aninhados, ou seja, representam espécies generalistas com muitas interações entre si (Bascompte et al. 2003).

Essa discussão também é reforçada pelos altos valores de modularidade – índice direta e positivamente relacionado à especificidade (Lewinsohn et al. 2006) – observados em Cestoda, Nematoda e Trematoda. Nesse sentido, a baixa especificidade geralmente relacionada aos endoparasitos heteroxênicos deve ser um padrão analisado com cuidado. Recentes trabalhos, por exemplo, têm discutido a ideia sobre larvas de trematódeos serem generalistas (Donald et al. 2004, Keeney et al. 2015), e mesmo o grupo Cestoda (mais especificamente os Proteocephalidea) aparentemente apresenta certo grau de especificidade em relação aos Pimelodidae (Olson et al. 2001, Chambrier et al. 2006). Portanto, avaliações sobre os níveis de especialização devem sempre considerar os detalhes sobre as histórias de vida de cada espécie de parasito e sobre os processos de convergências adaptativas (Thompson 2005).

A convergência adaptativa dos caracteres funcionais dos parasitos também pode explicar por que os taxa parasitários não foram selecionados como preditores dos índices de aninhamento e modularidade. Apesar de as espécies parasitárias apresentarem histórias de vida únicas, algumas adaptações evolutivas podem atravessar as fronteiras filogenéticas com o objetivo de ampliar o *fitness* (Thompson 2005), tornando as características morfofisiológicas mais influentes que as divisões taxonômicas.

*Influência dos caracteres funcionais dos hospedeiros nos índices de rede de interações*

Compartilhar parasitos é uma pré-condição para que dois hospedeiros compartilhem o mesmo módulo nas redes de interação. Hospedeiros que apresentam nichos, comportamentos e morfologia similares têm maior chance de participarem do mesmo módulo (Wiens e Graham 2005), o que, por sua vez, aumenta as chances de compartilharem as mesmas espécies parasitárias (Krasnov et al. 2010; Poulin 2010). Nesse sentido, os aspectos funcionais dos hospedeiros também influenciaram os índices das redes de interação, corroborando a segunda hipótese. Dois fatores estiveram relacionados ao aninhamento, um índice que reflete menor especificidade entre as espécies envolvidas (Lewinsohn et al. 2006). Peixes demersais e não-nativos apresentaram relações mais específicas com seus parasitos.

A principal função das larvas parasitárias é aumentar a distribuição da espécie, seja infectando um hospedeiro intermediário (ex: metacercárias) ou simplesmente nadando para outros locais onde os ovos não foram depositados (ex: oncomiracídios) (Esch e Fernández 1993; Avenant-Oldewage e Milne 2014). Uma possível explicação seria relacionada à menor turbulência das águas do fundo dos rios, o que, aparentemente, facilitaria o processo de infecção/infestação das larvas em seus hospedeiros (MacCready 1999; Fingerut et al. 2003), sejam eles definitivos ou intermediários.

O segundo fator relacionado ao índice de aninhamento foi a origem – nativa ou exótica – do hospedeiro. Este fator já foi analisado em estudos anteriores, porém os resultados foram diferentes. Fortuna et al. (2010) encontraram baixa conectividade entre as espécies introduzidas e as nativas, o que vai de encontro à hipótese do escape do inimigo (Torchin et al. 2003). Entretanto, no presente estudo, os altos valores de aninhamento nas redes com hospedeiros introduzidos indicam que eles têm alta conectividade com parasitos generalistas, sugerindo que em ambas as bacias hidrográficas analisadas os peixes exóticos atuam como hospedeiros adequados aos parasitos locais. Quando espécies exóticas adquirem parasitos generalistas da fauna local diz-se que houve o processo de “*spillback*” (Poulin e Mouillot 2003). Nesses casos, a presença do hospedeiro invasor aumenta os impactos destes parasitos generalistas nas espécies nativas, gerando uma forma de “competição aparente”, onde duas ou mais espécies que não competem diretamente por recursos compartilham um inimigo natural com efeitos negativos nas duas populações de hospedeiros (Kelly et al. 2009).

Hospedeiros que compartilham o mesmo módulo apresentam nichos, comportamentos e morfologia similares, o que aumenta as chances de compartilharem as mesmas espécies parasitárias (Wiens e Graham 2005; Poulin 2010; Krasnov et al. 2012). No presente estudo, esta similaridade de nichos foi representada apenas pelas relações tróficas, que se correlacionaram positiva e significativamente à fauna parasitária. Os itens alimentares influenciam a aquisição e o acúmulo de espécies de parasitos pelos hospedeiros, tanto na escala de tempo evolutivo quanto ecológico, determinando a fauna parasitaria dos peixes nativos e não-nativos (Paterson et al. 2012).

Considerando os padrões de interação dentro e entre os módulos em uma rede, a maioria das espécies de parasito foi periférica, indicando uma similaridade nos papéis funcionais de espécies em diferentes redes (Olesen et al. 2007). No entanto, as funções ecológicas de uma espécie refletem a complexidade das interações, que estão, em parte, sob a influência da estrutura e da dinâmica de cada ambiente (Poulin et al. 2013). Desta maneira, os padrões de interação podem se alterar dependendo das relações estabelecidas dentro da rede.

Poulin e Leung (2011) observou que o tamanho do corpo do hospedeiro correlacionou-se positivamente com a vulnerabilidade à infecção pelos estágios larvais, o que poderia contribuir para o aninhamento destes hospedeiros nas redes de interação. Entretanto os índices de aninhamento e de modularidade não apresentaram relação com o comprimento do corpo do hospedeiro, similar ao resultado encontrado em Lima et al. (2012), sugerindo que os processos de infecção/infestação parasitários, de maneira geral, não são dependentes da quantidade total de tecido ou da quantidade de área disponível. Talvez uma análise de redes de interações que separe as fases larvais e adultas pudesse indicar alguma correlação entre este aspecto funcional do hospedeiro.

Outro fator que não foi retido pela GLM foi o sistema hidrológico, refutando uma das hipóteses do trabalho. Aparentemente os padrões de aninhamento, modularidade e especificidade das redes de interação entre os parasitos e hospedeiros são aspectos inerentes às espécies envolvidas, não havendo alterações entre diferentes ambientes.

Os aspectos taxonômicos exercem importantes efeitos sobre a dinâmica e resiliência do ecossistema, visto que interferem nos índices de aninhamento e de modularidade (Thébault e Fontaine 2010; Stouffer e Bascompte 2011). Mas os resultados do presente estudo reforçam a necessidade de inserir aspectos funcionais das espécies envolvidas nas redes de interação, principalmente os relacionados ao grau de especificidade de hospedeiro. A análise dos caracteres funcionais pode revelar padrões não facilmente detectáveis, mas que são passíveis

de avaliação e que exercem grande influência nas redes de interação. As implicações argumentam em favor de um olhar mais atento à estrutura interna de redes ecológicas, evitando-se generalizações com base em grandes grupos funcionais, além de demonstrar o potencial das espécies não nativas de perturbar os padrões de interação das comunidades naturais.

## REFERÊNCIAS

- Agosta SJ, Janz N, Brooks DR. How specialists can be generalists: resolving the "parasite paradox" and implications for emerging infectious disease. **Zoologia**, 27(2):151-162, 2010.
- Agostinho CS. Composição, abundância e distribuição espaço-temporal da ictiofauna. In: Vazzoler AEA, Agostinho AA, Hahn NS (eds) **A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos**. Eduem, Maringá, pp.179-208, 1997.
- Agostinho AA, Júlio HF. Peixes da Bacia do Alto Rio Paraná. In: Lowe-McConnell RH (eds) **Estudos de comunidades de peixes tropicais**. São Paulo University Publisher, São Paulo, pp.374-400, 1999.
- Agostinho AA, Rodrigues L, Gomes LC, Thomaz SM, Miranda LE. **Structure and functioning of the Paraná River and its floodplain**. Eduem, Maringá, 2004.
- Almeida-Neto M, Guimarães P, Guimarães PR, Loyola RD, Ulrich W. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Oikos**, 117(8):1227-1239, 2008.
- Avenant-Oldewage A, Milne S. Aspects of the morphology of the juvenile life stages of *Paradiplozoon ichthyoxanthon* Avenant-Oldewage, 2013 (Monogenea: Diplozoidae). **Acta Parasitologica**, 59(2):247-254, 2014.
- Azevedo-Santos VM, Pelicice FM, Lima-Junior DP, Magalhães ALB, Orsi ML, Vitule JRS, Agostinho AA. How to avoid fish introductions in Brazil: education and information as alternatives. **Natureza & Conservação**, 13(2):123-132, 2015.
- Barber MJ. Modularity and community detection in bipartite networks. **Physical Review E**, 76(6), 066102, 2007.
- Bascompte, J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100(16):9383-9387, 2003.
- Beighley RE, Eggert KG, Dunne T, He Y, Gummadi V, Verdin KL. Simulating hydrologic and hydraulic processes throughout the Amazon River Basin. **Hydrological Processes**, 23(8):1221-1235, 2009.
- Bellay S, Oliveira EF, Almeida-Neto M, Junior DPL, Takemoto RM, Luque JL. Developmental stage of parasites influences the structure of fish-parasite networks. **PloS one**, 8(10):e75710, 2013.



Chambrier A, Scholz T, Kuchta R, Posel P, Mortenthaler M, Guardia CC. Tapeworms (Cestoda: Proteocephalidea) of fishes from the Amazon River in Peru. **Comparative Parasitology**, 73(1):111-120, 2006.

Dallas T, Presley SJ. Relative importance of host environment, transmission potential and host phylogeny to the structure of parasite metacommunities. **Oikos**, 123(7):866-874, 2014.

De Bello F, Lavergne S, Meynard CN, Lepš J, Thuiller W. The partitioning of diversity: showing Theseus a way out of the labyrinth. **Journal of Vegetation Science**, 21(5):992-1000, 2010.

Donald KM, Kennedy M, Poulin R, Spencer HG. Host specificity and molecular phylogeny of larval Digenea isolated from New Zealand and Australian topshells (Gastropoda: Trochidae). **International Journal for Parasitology**, 34(5):557-568, 2004.

Esch GW, Fernández JC. **A Functional Biology of Parasitism**. London: Chapman & Hall. 337p, 1993.

Fausch KD, Rieman BE, Dunham JB, Young MK, Peterson DP. Invasion versus Isolation: trade-offs in managing native salmonids with barriers to upstream movement. **Conservation Biology**, 23(4):859-870, 2009.

Ferreira J, Aragão LEOC, Barlow J, Barreto P, Berenguer E, Bustamante M, Gardner TA, Lees AC, Lima A, Louzada J, Pardini R, Parry L, Peres CA, Pompeu PS, Tabarelli M, Zuanon J. Brazil's environmental leadership at risk. **Science**, 346(6210):706-707, 2014.

Filizola N, Guyot JL, Molinier M, Guimarães V, Oliveira ED, Freitas MA, Freitas C. Caracterização hidrológica da bacia Amazônica. **Amazônia - uma perspectiva interdisciplinar**. Manaus, Ed. EDUA, 33-54, 2002.

Fingerut JT, Ann Zimmer C, Zimmer RK. Larval swimming overpowers turbulent mixing and facilitates transmission of a marine parasite. **Ecology** 84(9):2502-2515, 2003.

Forneck SC, Dutra FM, Zacarkim CE, Cunico AM. Invasion risks by non-native freshwater fishes due to aquaculture activity in a Neotropical stream. **Hydrobiologia**, 773(1):193-205, 2016.

Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? **Journal of Animal Ecology** 79(4):811-817, 2010.

Froese R, Pauly D. **FishBase**. Version (11/2014). World Wide Web electronic publication. Disponível em: <<http://www.fishbase.org>>. Acessado em Março de 2015.

González MT, Poulin R. Nested patterns in parasite component communities of a marine fish along its latitudinal range on the Pacific coast of South America. **Parasitology**, 131:569-577, 2005.

- Guimerà R, Amaral LAN. Functional cartography of complex metabolic networks. **Nature**, 433:895–900, 2005.
- Hahn NS, Agostinho AA, Gomes LC, Bini M. Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipu (Paraná-Brasil) nos primeiros anos. **Interciência** 23:299–305, 1998.
- Hahn NS, Fugi R, Andrian IF. Trophic ecology of the fish assemblages. In Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) **The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation**. Leiden, Netherlands, Backhuys Publishers. 2004.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser NM, Ollerton J (Eds.) **Plant-Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization**. Chicago: University of Chicago Press. 173-199. 2006.
- Junk WJ, Soares MGM, Bayley PB. Freshwater fishes of the Amazon River basin: their biodiversity, fisheries, and habitats. **Aquatic Ecosystem Health & Management**, 10(2):153-173, 2007.
- Keeney DB, Palladino J, Poulin R. Broad geographic analyses reveal varying patterns of genetic diversity and host specificity among echinostome trematodes in New Zealand snails. **Parasitology**, 142(2):406-415, 2015.
- Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins DM. Parasite spillback: a neglected concept in invasion ecology? **Ecology** 90(8):2047-2056, 2009.
- Kneitel JM, Chase JM. Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. **Ecology Letters**, 7(1):69-80, 2004.
- Krasnov BR, Mouillot D, Shenbrot GI, Khokhlova IS, Vinarski MV, Korralo-Vinarskaya NP, Poulin R. Similarity in ectoparasite faunas of Palaearctic rodents as a function of host phylogenetic, geographic or environmental distances: Which matters the most?. **International journal for parasitology**, 40(7):807-817, 2010.
- Krasnov BR, Fortuna MA, Mouillot D, Khokhlova IS, Shenbrot GI, Poulin R. Phylogenetic signal in module composition and species connectivity in compartmentalized host-parasite networks. **The American Naturalist**, 179(4):501-511, 2012.
- Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. **Ecology**, 91(1):299-305, 2010.
- Lewinsohn TM, Inácio Prado P, Jordano P, Bascompte J, Olesen J. Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, 113(1):174-184, 2006.
- Lima DP, Giacomini HC, Takemoto RM, Agostinho AA, Bini LM. Patterns of interactions of a large fish–parasite network in a tropical floodplain. **Journal of Animal Ecology**, 81(4):905-913, 2012.

- Liu X, Murata T. Advanced modularity-specialized label propagation algorithm for detecting communities in networks. **Physica A: Statistical Mechanics and its Applications**, 389(7):1493-1500, 2010.
- Luiz EA, Agostinho AA, Gomes LC, Hahn NS. Ecologia trófica de peixes em dois riachos da bacia do rio Paraná. **Revista Brasileira de Biologia** 58:273–285, 1998.
- MacCready P. Estuarine adjustment to changes in river flow and tidal mixing. *Journal of Physical Oceanography* 29(4):708-726, 1999.
- Montoya JM, Pimm SL, Solé RV. Ecological networks and their fragility. **Nature**, 442(7100) :259-264, 2006.
- Mouillot D, Krasnov BR, Shenbrot GI, Poulin R. Connectance and parasite diet breadth in flea-mammal webs. **Ecography**, 31(1):16–20, 2008.
- Neville HM, Dunham JB, Peacock MM. Landscape attributes and life history variability shape genetic structure of trout populations in a stream network. **Landscape Ecology** 21(6):901-916, 2006.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104(50):19891-19896, 2007.
- Olson PD, Littlewood DTJ, Bray RA, Mariaux J. Interrelationships and evolution of the tapeworms (Platyhelminthes: Cestoda). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, 19(3):443-467, 2001.
- Ortega JC, Júlio Jr HF, Gomes LC, Agostinho AA. Fish farming as the main driver of fish introductions in Neotropical reservoirs. **Hydrobiologia**, 746(1):147-158, 2015.
- Pariselle A, Boeger WA, Snoeks J, Bilong Bilong CF, Morand S, Vanhove MP. The monogenean parasite fauna of cichlids: a potential tool for host biogeography. **International Journal of Evolutionary Biology**, 2011:1-15, 2011.
- Paterson RA, Townsend CR, Tompkins DM, Poulin R. Ecological determinants of parasite acquisition by exotic fish species. **Oikos**, 121(11):1889-1895, 2012.
- Pavanelli GC, Takemoto RM, Eiras JC. **Parasitologia de peixes de água doce do Brasil**. Eduem: Maringá, 452p., 2013.
- Pelicice FM, Vitule JRS, Lima Junior DP, Orsi ML, Agostinho AA. A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. **Conservation Letters**, 7(1):55-60, 2014.
- Poisot T, Stanko M, Miklisova D, Morand S. Facultative and obligate parasite communities exhibit different network properties. **Parasitology**, 140(11):1340-1345, 2013.
- Poulin R. Are there general laws in parasite ecology? **Parasitology** 134:763-776, 2007.

- Poulin R. Network analysis shining light on parasite ecology and diversity. **Trends in Parasitology**, 26(10):492-498, 2010.
- Poulin R **Evolutionary ecology of parasites**. Princeton University press, 2011.
- Poulin R, Leung TLF. Body size, trophic level, and the use of fish as transmission routes by parasites. **Oecologia**, 166(3), 731-738, 2011.
- Poulin R, Krasnov BR, Pilonov S, Thieltges DW Phylogeny determines the role of helminth parasites in intertidal food webs. **Journal of Animal Ecology**, 82(6):1265-1275, 2013.
- Poulin R, Mouillot D. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. **Journal of Biogeography** 30(6):837-845, 2003.
- Ricotta C, Moretti M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. **Oecologia**, 167(1):181-188, 2011.
- Rigaud T, Perrot-Minnot MJ, Brown MJ. Parasite and host assemblages: embracing the reality will improve our knowledge of parasite transmission and virulence. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, 277(1701):3693-3702, 2010.
- Stouffer DB, Bascompte J. Compartmentalization increases food-web persistence. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 108(9):3648-3652, 2011.
- Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Lizama MAP, Inada P. Reproductive ecology of the fish assemblages. In Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds) **The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation**. Backhuys Publishers, 2004.
- Takemoto RM, Pavanelli GC, Lizama MAP, Lacerda ACF, Yamada FH, Moreira LHA, Ceschini TL, Bellay S. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, 69(2):691-7050, 2009.
- Thébault E, Fontaine C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. **Science**, 329(5993):853-856, 2010.
- Thomas F, Brown SP, Sukhdeo M, Renaud F. Understanding parasite strategies: a state-dependent approach? **Trends in parasitology**, 18(9):387-390, 2002.
- Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS. (Eds.). **The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation**. Backhuys Publishers, 2004.
- Thompson JN. **The geographic mosaic of coevolution**. Chicago, University of Chicago Press. 2005.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. **Science**, 277(5330):1300-1302, 1997.
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM. Introduced species and their missing parasites. **Nature**, 421(6923):628-630, 2003.

Vázquez DP, Poulin R, Krasnov B, Shenbrot GI. Species abundance and the distribution of specialization in host-parasite interaction networks. **Journal of Animal Ecology**, 74:946-955, 2005.

Vázquez DP, Melián CJ, Williams NM, Bluthgen N, Krasnov BR, Poulin R. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, 116(7):1120–1127, 2007.

Wiens JJ, Graham CH. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. **Annual Review of Ecology and Evolution**, 36:519-539, 2005.

Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, Fluet-Chouinard E, Giarrizzo T, Nam S, Baird IG, Darwall W, Lujan NK, Harrison I, Stiassny MLJ, Silvano RAM, Fitzgerald DB, Pelicice FM, Agostinho AA, Gomes LC, Albert JS, Baran E, Petrere Jr. M, Zarfl C, Mulligan M, Sullivan JP, Arantes CC, Sousa LM, Koning AA, Hoeninghaus DJ, Sabaj M, Lundberg JG, Armbruster J, Thieme ML, Petry P, Zuanon J, Torrente Vilara G, Snoeks J, Ou C, Rainboth W, Pavanelli CS, Akama A, Soesbergen A, Sáenz L. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. **Science**, 351(6269):128-129, 2016.

**APÊNDICE 1 – Caracteres funcionais dos hospedeiros:** Classificação taxonômica (espécie e Família), Origem (bacia hidrográfica na qual a espécie é considerada nativa), Nível trófico, Comprimento total médio, *Habitat* e se o peixe tem cuidado parental ou não. Dados obtidos na literatura.

<b>Espécies de peixe</b>	<b>Família</b>	<b>Origem</b>	<b>Nível trófico</b>	<b>Comprimento total médio</b>	<b>Habitat</b>	<b>Cuidado parental</b>
<i>Acanthicus hystrix</i>	Loricariidae	Amazônia	2	64,7	demersal	Sim
<i>Acanthodoras spinosissimus</i>	Doradidae	Amazônia	2,8	16,7	demersal	Não
<i>Acestrorhynchus falcatus</i>	Ascestrorhynchidae	Amazônia	4,2	33,2	bentopelágico	Não
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	Acestrorhynchidae	Amazônia	3,8	40	bentopelágico	Não
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	Ascestrorhynchidae	Paraná	4,2	32,9	bentopelágico	Não
<i>Acestrorhynchus microlepis</i>	Acestrorhynchidae	Amazônia	4,4	26	bentopelágico	Não
<i>Achirus achirus</i>	Achiridae	Amazônia	4	37	demersal	Não
<i>Achirus lineatus</i>	Achiridae	Amazônia	3,5	23	demersal	Não
<i>Achirus mazatlanus</i>	Achiridae	Amazônia	3,2	20	demersal	Não
<i>Acnodon normani</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,3	16,5	bentopelágico	Sim
<i>Acnodon oligacanthus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,1	20	bentopelágico	Sim
<i>Aequidens maronii</i>	Cichlidae	Amazônia	3,3	7,1	bentopelágico	Sim
<i>Aequidens plagiozonatus</i>	Cichlidae	Amazônia	3,2	12,6	bentopelágico	Sim
<i>Aequidens pulcher</i>	Cichlidae	Amazônia	3,2	16	bentopelágico	Sim
<i>Aequidens tetramerus</i>	Cichlidae	Amazônia	3,2	19,2	bentopelágico	Sim
<i>Ageneiosus inermis</i>	Auchenipteridae	Paraná	4	59	pelágico	Não
<i>Ageneiosus militaris</i>	Auchenipteridae	Paraná	3,8	30	pelágico	Não
<i>Ageneiosus ucayalensis</i>	Auchenipteridae	Amazônia	3,7	35,4	pelágico	Não
<i>Ancistrus cirrhosus</i>	Loricariidae	Paraná	2	8,9	demersal	Sim
<i>Ancistrus dolicopterus</i>	Loricariidae	Amazônia	2	14,4	demersal	Sim
<i>Ancistrus hoplogenyis</i>	Loricariidae	Amazônia	2	19,3	demersal	Sim
<i>Anodus elongatus</i>	Hemiodontidae	Amazônia	3,4	37	pelágico	Sim
<i>Aphyocharax anisitsi</i>	Characidae	Paraná	3,2	5,5	bentopelágico	Sim
<i>Arapaima gigas</i>	Arapaimidae	Amazônia	4,5	450	demersal	Não
<i>Ariopsis seemanni</i>	Ariidae	Amazônia	3,6	35	demersal	Sim
<i>Astronotus crassipinnis</i>	Cichlidae	Amazônia	3	29,3	bentopelágico	Sim
<i>Astronotus ocellatus</i>	Cichlidae	Amazônia	2,8	45,7	bentopelágico	Sim
<i>Astyanax altiparanae</i>	Characidae	Paraná	2,8	6,9	bentopelágico	Sim
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Characidae	Amazônia	2,2	17,5	bentopelágico	Sim
<i>Astyanax fasciatus</i>	Characidae	Amazônia	3	16,8	bentopelágico	Sim

Continua...

<i>Astyanax scabripinnis</i>	Characidae	Paraná	3,2	7,8	bentopelágico	Sim
<i>Atractosteus tristoechus</i>	Lepisosteidae	Amazônia	4,5	200	demersal	Não
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Auchenipteridae	Amazônia	3,6	18,8	pelágico	Não
<i>Auchenipterus osteomistax</i>	Auchenipteridae	Amazônia	3,6	28,1	bentopelágico	Não
<i>Australoheros facetum</i>	Cichlidae	Paraná	3,3	19,3	bentopelágico	Sim
<i>Basilichthys microlepidotus</i>	Atherinopsidae	Amazônia	3,1	11,5	pelágico	Não
<i>Belonesox belizanus</i>	Poeciliidae	Exótico	2,9	20	demersal	Sim
<i>Bergiaria westermanni</i>	Pimelodidae	Exótico	3,8	19,7	demersal	Não
<i>Boulengerella cuvieri</i>	Ctenoluciidae	Amazônia	4,5	97,7	pelágico	Não
<i>Boulengerella lucia</i>	Ctenoluciidae	Amazônia	4,5	51,2	pelágico	Não
<i>Brachyhyppopomus pinnicaudatus</i>	Hypopomidae	Amazônia	3,2	18,6	bentopelágico	Não
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	360	demersal	Não
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,6	192	demersal	Não
<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	150	demersal	Não
<i>Brevoortia pectinata</i>	Clupeidae	Exótico	3,4	35	bentopelágico	Não
<i>Brycon Amazôniaicus</i>	Bryconidae	Amazônia	3	56,4	bentopelágico	Não
<i>Brycon cephalus</i>	Bryconidae	Amazônia	2	45	bentopelágico	Não
<i>Brycon falcatus</i>	Bryconidae	Amazônia	2,5	41	bentopelágico	Não
<i>Brycon hilarii</i>	Bryconidae	Exótico	2	56	bentopelágico	Não
<i>Brycon melanopterus</i>	Bryconidae	Amazônia	2,5	36,6	bentopelágico	Não
<i>Brycon orbignyanus</i>	Bryconidae	Paraná	2,5	79,5	bentopelágico	Não
<i>Brycon orthotaenia</i>	Bryconidae	Exótico	2,6	33	bentopelágico	Não
<i>Brycon pesu</i>	Bryconidae	Amazônia	2,8	12	bentopelágico	Não
<i>Bryconops affinis</i>	Iguanodectidae	Amazônia	2,7	12	bentopelágico	Não
<i>Bryconops alburnoides</i>	Iguanodectidae	Amazônia	3,2	12,2	bentopelágico	Não
<i>Bunocephalus coracoideus</i>	Aspredinidae	Amazônia	3,8	13,4	demersal	Sim
<i>Callophysus macropterus</i>	Pimelodidae	Amazônia	3,2	40	demersal	Não
<i>Carassius auratus</i>	Cyprinidae	Exótico	2	32	bentopelágico	Sim
<i>Carnegiella martae</i>	Gasteropelecidae	Amazônia	3,2	3,4	pelágico	Sim
<i>Carnegiella strigata</i>	Gasteropelecidae	Amazônia	3,3	4,3	pelágico	Sim
<i>Catoprion mento</i>	Serrasalmididae	Amazônia	3,2	18,3	pelágico	Sim
<i>Centromochlus heckelii</i>	Auchenipteridae	Amazônia	3,3	8,5	demersal	Não
<i>Centropomus nigriscens</i>	Centropomidae	Exótico	4,2	123	demersal	Não

Continua...

<i>Cetopsis caecutiens</i>	Cetopsidae	Amazônia	3,9	32,3	bentopelágico	Não
<i>Chaetostomus leucomelas</i>	Loricariidae	Exótico	2	14,3	demersal	Sim
<i>Chaetobranchius semifasciatus</i>	Cichlidae	Amazônia	3	28,1	bentopelágico	Sim
<i>Chalceus macrolepidotus</i>	Characidae	Amazônia	3,4	29,8	pelágico	Sim
<i>Characidium caucanum</i>	Crenuchidae	Exótico	3,5	4	bentopelágico	Não
<i>Characidium lanei</i>	Crenuchidae	Exótico	3,3	4,1	bentopelágico	Não
<i>Characidium pterostictum</i>	Crenuchidae	Exótico	3,6	7,4	bentopelágico	Não
<i>Charax gibbosus</i>	Characidae	Amazônia	3,5	12,5	bentopelágico	Sim
<i>Chilodus punctatus</i>	Chilodontidae	Amazônia	2,8	9,6	pelágico	Não
<i>Chloroscombrus chrysurus</i>	Carangidae	Exótico	3,5	65	pelágico	Não
<i>Chromis sp.</i>	Pomacentridae	Exótico	3	5,4	bentopelágico	Sim
<i>Cichla kelberi</i>	Cichlidae	Exótico	4,1	33,7	bentopelágico	Sim
<i>Cichla monoculus</i>	Cichlidae	Amazônia	3,9	85,4	bentopelágico	Sim
<i>Cichla ocellaris</i>	Cichlidae	Amazônia	4,5	74	bentopelágico	Sim
<i>Cichla orinocensis</i>	Cichlidae	Amazônia	4,4	75,3	bentopelágico	Sim
<i>Cichla temensis</i>	Cichlidae	Amazônia	4,5	99	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma bimaculatum</i>	Cichlidae	Amazônia	3,6	30	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma festae</i>	Cichlidae	Exótico	3,6	25	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma mayorum</i>	Cichlidae	Exótico	3,4	9,6	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma paranaense</i>	Cichlidae	Paraná	3,9	39,4	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma pearsei</i>	Cichlidae	Exótico	2	20	bentopelágico	Sim
<i>Cichlasoma urophthalmus</i>	Cichlidae	Exótico	3,9	39,4	bentopelágico	Sim
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	Poeciliidae	Amazônia	3	3,5	bentopelágico	Sim
<i>Colomesus asellus</i>	Tetraodontidae	Amazônia	3,3	15,6	demersal	Sim
<i>Colomesus psittacus</i>	Tetraodontidae	Amazônia	3,6	35,3	demersal	Sim
<i>Colossoma macropomum</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	108	bentopelágico	Sim
<i>Corydoras aeneus</i>	Callichthyidae	Paraná	3	7,5	demersal	Sim
<i>Corydoras ehrhardi</i>	Callichthyidae	Paraná	3,2	4,7	demersal	Sim
<i>Corydoras paleatus</i>	Callichthyidae	Paraná	2,9	5,9	demersal	Sim
<i>Crenicichla britskii</i>	Cichlidae	Paraná	3,1	17,7	bentopelágico	Sim
<i>Crenicichla geayi</i>	Cichlidae	Amazônia	3,2	15,9	bentopelágico	Sim
<i>Crenicichla johanna</i>	Cichlidae	Amazônia	3,1	34,5	bentopelágico	Sim
<i>Crenicichla lacustris</i>	Cichlidae	Paraná	3,3	29	bentopelágico	Sim

Continua...



<i>Crenicichla lepidota</i>	Cichlidae	Amazônia	3,6	22	bentopelágico	Sim
<i>Crenicichla niederleini</i>	Cichlidae	Paraná	3,2	28,7	bentopelágico	Sim
<i>Crenicichla saxatilis</i>	Cichlidae	Amazônia	3,3	20	bentopelágico	Sim
<i>Curimata cyprinoides</i>	Curimatidae	Amazônia	2,4	26	bentopelágico	Não
<i>Curimata vittata</i>	Curimatidae	Amazônia	2	22,8	bentopelágico	Não
<i>Cyphocharax gilberti</i>	Curimatidae	Exótico	2	12,6	bentopelágico	Não
<i>Cyphocharax modestus</i>	Curimatidae	Paraná	2	12,6	bentopelágico	Não
<i>Cyphocharax nagelii</i>	Curimatidae	Paraná	2	16,3	bentopelágico	Não
<i>Cyphocharax platanus</i>	Curimatidae	Paraná	2	13,4	bentopelágico	Não
<i>Cyphocharax plumbeus</i>	Curimatidae	Amazônia	2	17,8	bentopelágico	Não
<i>Dekeyseria scaphirhyncha</i>	Loricariidae	Amazônia	2	21	demersal	Sim
<i>Eigenmannia trilineata</i>	Loricariidae	Exótico	2	21	demersal	Sim
<i>Eigenmannia virescens</i>	Sternopygidae	Amazônia	3	35,8	bentopelágico	Não
<i>Electrophorus electricus</i>	Gymnotidae	Amazônia	3,9	305	bentopelágico	Sim
<i>Erythrinus erythrinus</i>	Erythrinidae	Amazônia	3,7	20	demersal	Sim
<i>Farlowella Amazôniaa</i>	Loricariidae	Amazônia	2,3	27,5	demersal	Sim
<i>Galaxias maculatus</i>	Galaxiidae	Amazônia	3,2	19	bentopelágico	Sim
<i>Galeocharax humeralis</i>	Characidae	Paraná	4,2	30,5	bentopelágico	Sim
<i>Galeocharax knerii</i>	Characidae	Paraná	4,2	22	bentopelágico	Sim
<i>Genidens barbatus</i>	Ariidae	Paraná	3,8	120	demersal	Sim
<i>Geophagus brasiliensis</i>	Cichlidae	Amazônia	1	9	bentopelágico	Sim
<i>Geophagus proximus</i>	Cichlidae	Amazônia	2,2	27,5	bentopelágico	Sim
<i>Geophagus steindachneri</i>	Cichlidae	Amazônia	2	19,8	bentopelágico	Sim
<i>Geophagus surinamensis</i>	Cichlidae	Amazônia	2,3	14,8	bentopelágico	Sim
<i>Gephyrocharax valencia</i>	Characidae	Amazônia	3	4,1	bentopelágico	Sim
<i>Gerres brasiliensis</i>	Gerreidae	Amazônia	3,4	50	demersal	Não
<i>Glanidium melanopteron</i>	Auchenipteridae	Paraná	3,4	19	demersal	Não
<i>Gobioides broussonnetii</i>	Gobiidae	Amazônia	3,7	55,3	demersal	Sim
<i>Goeldiella eques</i>	Heptapteridae	Amazônia	3,4	35,3	demersal	Não
<i>Gymnocorymbus ternetzi</i>	Characidae	Paraná	3,1	7,5	pelágico	Sim
<i>Gymnorhamphichthys hypostomus</i>	Rhamphichthyidae	Amazônia	3,2	21,5	bentopelágico	Não
<i>Gymnorhamphichthys rondoni</i>	Rhamphichthyidae	Amazônia	3,1	15	bentopelágico	Não
<i>Gymnotus carapo</i>	Gymnotidae	Amazônia	3	76	bentopelágico	Sim

Continua...

<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	Gymnotidae	Exótico	3	76	bentopelágico	Sim
<i>Gymnotus sylvius</i>	Gymnotidae	Exótico	3	76	bentopelágico	Sim
<i>Hemiancistrus sp.</i>	Loricariidae	Amazônia	2	28	demersal	Sim
<i>Hemigrammus microstomus</i>	Characidae	Amazônia	3	4,9	bentopelágico	Sim
<i>Hemiodus microlepis</i>	Hemiodontidae	Amazônia	2,8	29,2	bentopelágico	Sim
<i>Hemiodus orthonops</i>	Hemiodontidae	Paraná	2,7	25	bentopelágico	Sim
<i>Hemiodus semitaeniatus</i>	Hemiodontidae	Amazônia	2,7	24,4	bentopelágico	Sim
<i>Hemisorubim platyrhynchos</i>	Pimelodidae	Paraná	4,5	64,1	demersal	Não
<i>Heros severus</i>	Cichlidae	Amazônia	2,8	24,4	bentopelágico	Sim
<i>Hoplerythrinus unitaeniatus</i>	Erythrinidae	Amazônia	3,4	25	pelágico	Sim
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	Erythrinidae	Paraná	4,5	55,2	bentopelágico	Sim
<i>Hoplias lacerdae</i>	Erythrinidae	Paraná	3,7	75	bentopelágico	Sim
<i>Hoplias macropthalmus</i>	Erythrinidae	Amazônia	4,2	100	bentopelágico	Sim
<i>Hoplosternum littorale</i>	Callichthyidae	Amazônia	2,7	24	demersal	Sim
<i>Hydrolycus pectoralis</i>	Cynodontidae	Amazônia	4,5	117	bentopelágico	Não
<i>Hydrolycus scomberoides</i>	Cynodontidae	Amazônia	4,5	117	bentopelágico	Não
<i>Hyphessobrycon callistus</i>	Characidae	Amazônia	3,1	4	bentopelágico	Sim
<i>Hyphessobrycon copelandi</i>	Characidae	Amazônia	2,9	4,2	bentopelágico	Sim
<i>Hyphessobrycon eques</i>	Characidae	Amazônia	3,1	4,9	bentopelágico	Sim
<i>Hyphessobrycon stictus</i>	Characidae	Amazônia	3	4,3	bentopelágico	Sim
<i>Hypophthalmus edentatus</i>	Pimelodidae	Amazônia	2,9	57,5	pelágico	Não
<i>Hypophthalmus fimbriatus</i>	Pimelodidae	Amazônia	3,4	35	demersal	Não
<i>Hypopomus sp.</i>	Hypopomidae	Amazônia	3,2	50	bentopelágico	Não
<i>Hypoptopoma thoracathum</i>	Loricariidae	Amazônia	2	8	demersal	Sim
<i>Hypostomus albopunctatus</i>	Loricariidae	Paraná	2	31	demersal	Sim
<i>Hypostomus auroguttatus</i>	Loricariidae	Exótico	2	28,6	demersal	Sim
<i>Hypostomus bolivianus</i>	Loricariidae	Exótico	2	15	demersal	Sim
<i>Hypostomus carinatus</i>	Loricariidae	Amazônia	2	30,3	demersal	Sim
<i>Hypostomus cochliodon</i>	Loricariidae	Paraná	2	23	bentopelágico	Sim
<i>Hypostomus commersonii</i>	Loricariidae	Paraná	2	60,5	demersal	Sim
<i>Hypostomus derbyi</i>	Loricariidae	Paraná	2	30,5	demersal	Sim
<i>Hypostomus lituratus</i>	Loricariidae	Paraná	2	30	demersal	Sim
<i>Hypostomus plecostomus</i>	Loricariidae	Amazônia	2	50	demersal	Sim

Continua...

<i>Hypostomus punctatus</i>	Loricariidae	Exótico	2	30	demersal	Sim
<i>Hypostomus regani</i>	Loricariidae	Paraná	2	39,7	demersal	Sim
<i>Hypostomus robinii</i>	Loricariidae	Exótico	2	16	demersal	Sim
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Pimelodidae	Paraná	2,9	29,7	demersal	Não
<i>Jenynsia lineata</i>	Anablepidae	Exótico	2,9	5,5	bentopelágico	Sim
<i>Laemolyta taeniata</i>	Anostomidae	Amazônia	2,2	35,1	bentopelágico	Não
<i>Laetacara sp.</i>	Cichlidae	Paraná	3,1	3,8	bentopelágico	Sim
<i>Lebiasina bimaculata</i>	Lebiasinidae	Amazônia	3,7	16	bentopelágico	Sim
<i>Lebiasina multimaculata</i>	Lebiasinidae	Amazônia	3,7	15	bentopelágico	Sim
<i>Leiarius marmoratus</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	100	demersal	Não
<i>Lepidosiren paradoxa</i>	Lepidosirenidae	Amazônia	3,1	125	demersal	Sim
<i>Leporellus vittatus</i>	Anostomidae	Paraná	2,2	30	bentopelágico	Não
<i>Leporinus agassizii</i>	Anostomidae	Amazônia	2,2	23,4	bentopelágico	Não
<i>Leporinus copelandi</i>	Anostomidae	Exótico	2,2	23	bentopelágico	Não
<i>Leporinus elongatus</i>	Anostomidae	Paraná	2	48,6	bentopelágico	Não
<i>Leporinus fasciatus</i>	Anostomidae	Amazônia	3	30	bentopelágico	Não
<i>Leporinus friderici</i>	Anostomidae	Paraná	3,3	48,8	bentopelágico	Não
<i>Leporinus lacustris</i>	Anostomidae	Paraná	3,7	24,8	bentopelágico	Não
<i>Leporinus macrocephalus</i>	Anostomidae	Exótico	2	60	bentopelágico	Não
<i>Leporinus mormyrops</i>	Anostomidae	Exótico	2,4	48,6	bentopelágico	Não
<i>Leporinus muyscorum</i>	Anostomidae	Exótico	2,2	25,7	bentopelágico	Não
<i>Leporinus obtusidens</i>	Anostomidae	Paraná	2	76	bentopelágico	Não
<i>Leporinus octofasciatus</i>	Anostomidae	Paraná	2	23,5	bentopelágico	Não
<i>Leporinus piau</i>	Anostomidae	Exótico	2,1	33	pelágico	Não
<i>Leporinus reinhardi</i>	Anostomidae	Exótico	2,3	17	bentopelágico	Não
<i>Leporinus striatus</i>	Anostomidae	Paraná	2	25	bentopelágico	Não
<i>Leporinus taeniatus</i>	Anostomidae	Exótico	2,3	15	bentopelágico	Não
<i>Lithodoras dorsalis</i>	Doradidae	Amazônia	2	100	demersal	Não
<i>Loricaria anus</i>	Loricariidae	Paraná	2,6	46	demersal	Sim
<i>Loricaria laticeps</i>	Loricariidae	Paraná	2,2	29,8	demersal	Sim
<i>Loricaria sp.</i>	Loricariidae	Paraná	2,4	37,9	demersal	Sim
<i>Loricaria vetula</i>	Loricariidae	Paraná	2,1	55,4	demersal	Sim
<i>Loricariichthys brunneus</i>	Loricariidae	Exótico	2,6	32	demersal	Sim

Continua...

<i>Loricariichthys platymetopon</i>	Loricariidae	Exótico	2,5	36,6	demersal	Sim
<i>Loricariichthys rostratus</i>	Loricariidae	Exótico	2,5	36,6	demersal	Sim
<i>Luciopimelodus pati</i>	Pimelodidae	Paraná	4,3	103	demersal	Não
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Engraulidae	Amazônia	3,6	28,7	pelágico	Não
<i>Lycengraulis sp.</i>	Engraulidae	Amazônia	3,6	28	pelágico	Não
<i>Markiana geayi</i>	Characidae	Amazônia	3,1	10,4	bentopelágico	Sim
<i>Megalancistrus parananus</i>	Loricariidae	Paraná	2	58,8	demersal	Sim
<i>Megalodoras uranoscopus</i>	Doradidae	Amazônia	2,7	53	demersal	Não
<i>Megalonema platanum</i>	Pimelodidae	Paraná	4,1	40	demersal	Não
<i>Menticirrhus littoralis</i>	Sciaenidae	Amazônia	3,9	48,3	demersal	Não
<i>Metynis argenteus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,9	17	pelágico	Sim
<i>Metynis maculatus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,9	18	pelágico	Sim
<i>Metynnis lippincottianus</i>	Serrasalmidae	Paraná	2,9	15	bentopelágico	Sim
<i>Moenkhausia forestii</i>	Characidae	Paraná	3,2	3,8	bentopelágico	Sim
<i>Moenkhausia intermedia</i>	Characidae	Paraná	3,2	3,8	bentopelágico	Sim
<i>Moenkhausia sanctaefilomenae</i>	Characidae	Paraná	3	7	bentopelágico	Sim
<i>Mylesinus paraschomburgkii</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,8	42,7	bentopelágico	Sim
<i>Mylesinus paucisquamatus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,6	22	bentopelágico	Sim
<i>Myleus asterias</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	25	bentopelágico	Sim
<i>Myleus pacu</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	20	bentopelágico	Sim
<i>Myleus rhomboidalis</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,7	45,1	bentopelágico	Sim
<i>Myleus rubripinnis</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	39	bentopelágico	Sim
<i>Myleus ternetzi</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	23,1	bentopelágico	Sim
<i>Myleus torquatus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	28,6	bentopelágico	Sim
<i>Mylossoma aureum</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,5	20	bentopelágico	Sim
<i>Mylossoma duriventre</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,8	30,5	bentopelágico	Sim
<i>Mylossoma paraguayense</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,8	25	bentopelágico	Sim
<i>Nandopsis tetracanthus</i>	Cichlidae	Exótico	3,7	20	bentopelágico	Sim
<i>Nannostomus beckfordi</i>	Lebiasinidae	Amazônia	3,3	7,9	bentopelágico	Sim
<i>Nannostomus eques</i>	Lebiasinidae	Amazônia	3,3	5	bentopelágico	Sim
<i>Nannostomus unifasciatus</i>	Lebiasinidae	Amazônia	3,3	4,6	bentopelágico	Sim
<i>Odonthestes bonariensis</i>	Atherinopsidae	Paraná	2,6	50	pelágico	Não
<i>Odontostilbe paraguayensis</i>	Characidae	Paraná	2,5	4	bentopelágico	Sim

Continua...

<i>Oligosarcus macrolepis</i>	Characidae	Exótico	3,7	7,7	pelágico	Sim
<i>Onchorhynchus mykiss</i>	Salmonidae	Exótico	4,1	120	bentopelágico	Não
<i>Oreochromis mossambicus</i>	Cichlidae	Exótico	2,2	15,4	bentopelágico	Sim
<i>Ossubtus xinguense</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2	21,5	bentopelágico	Sim
<i>Osteoglossum bicirrhosum</i>	Osteoglossidae	Amazônia	3,4	90	bentopelágico	Sim
<i>Otocinclus vestitus</i>	Loricariidae	Amazônia	2,3	3,9	demersal	Sim
<i>Oxydoras kneri</i>	Doradidae	Paraná	3,2	70	demersal	Não
<i>Oxydoras Niger</i>	Doradidae	Amazônia	2,8	122	demersal	Não
<i>Pachyurus bonariensis</i>	Sciaenidae	Paraná	3,5	22,6	bentopelágico	Não
<i>Pachyurus junki</i>	Sciaenidae	Amazônia	3,6	35,8	pelágico	Não
<i>Paracheirodon axelrodi</i>	Characidae	Amazônia	3,3	2,5	pelágico	Sim
<i>Paraneetroplus fenestratus</i>	Cichlidae	Exótico	2,7	25	bentopelágico	Sim
<i>Paraneetroplus synspilus</i>	Cichlidae	Exótico	2	35	bentopelágico	Sim
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	Pimelodidae	Paraná	3,8	17	demersal	Não
<i>Parauchenipterus galeatus</i>	Auchenipteridae	Exótico	3,1	26,8	demersal	Não
<i>Parauchenipterus striatulus</i>	Auchenipteridae	Exótico	3,5	20	demersal	Não
<i>Pellona flavipinnis</i>	Pristigasteridae	Amazônia	4,5	73	pelágico	Não
<i>Percichthys melanops</i>	Percichthyidae	Exótico	3,5	20	bentopelágico	Não
<i>Percichthys trucha</i>	Percichthyidae	Amazônia	3,3	40	bentopelágico	Não
<i>Petenia splendida</i>	Cichlidae	Exótico	4,5	50	demersal	Sim
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,2	134	demersal	Não
<i>Piabucina sp.</i>	Lebiasinidae	Exótico	3,7	16	demersal	Sim
<i>Piaractus brachypomus</i>	Serrasalmidae	Amazônia	2,5	88	pelágico	Sim
<i>Piaractus mesopotamicus</i>	Serrasalmidae	Paraná	2	49,4	demersal	Sim
<i>Pimelodella gracilis</i>	Heptapteridae	Amazônia	3,2	22	demersal	Não
<i>Pimelodella lateristriga</i>	Heptapteridae	Exótico	3,7	15,1	demersal	Não
<i>Pimelodella laticeps</i>	Heptapteridae	Paraná	3,4	9	demersal	Não
<i>Pimelodella yuncensis</i>	Heptapteridae	Amazônia	3,3	4,8	demersal	Não
<i>Pimelodus albicans</i>	Pimelodidae	Paraná	3,4	57	bentopelágico	Não
<i>Pimelodus grosskopfii</i>	Pimelodidae	Exótico	3,3	51	bentopelágico	Não
<i>Pimelodus maculatus</i>	Pimelodidae	Paraná	2,9	51	bentopelágico	Não
<i>Pimelodus ornatus</i>	Pimelodidae	Amazônia	3,3	38,5	bentopelágico	Não
<i>Pimelodus ortmanni</i>	Pimelodidae	Paraná	3,3	16,1	bentopelágico	Não

Continua...

<i>Pinirampus pinirampu</i>	Pimelodidae	Paraná	4,5	120	demersal	Não
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	Sciaenidae	Exótico	4,3	80	bentopelágico	Não
<i>Platydoras costatus</i>	Doradidae	Amazônia	3	29,3	demersal	Não
<i>Platystomatichthys sturio</i>	Pimelodidae	Amazônia	4	40	demersal	Não
<i>Poecilia caucana</i>	Poeciliidae	Amazônia	2,6	3	bentopelágico	Sim
<i>Poecilia reticulata</i>	Poeciliidae	Amazônia	3,2	5	bentopelágico	Sim
<i>Poecilia sphenops</i>	Poeciliidae	Amazônia	3	6	bentopelágico	Sim
<i>Poecilia vivipara</i>	Poeciliidae	Paraná	2,3	4	bentopelágico	Sim
<i>Pogonias chromis</i>	Sciaenidae	Amazônia	3,9	170	demersal	Não
<i>Potamorhaphis guianensis</i>	Belonidae	Amazônia	3,9	29,1	pelágico	Sim
<i>Potamorhina laticeps</i>	Curimatidae	Exótico	2	25	bentopelágico	Não
<i>Potamorhina latior</i>	Curimatidae	Amazônia	2	25	bentopelágico	Não
<i>Potamotrygon constellata</i>	Potamotrygonidae	Amazônia	3,2	62	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon falkneri</i>	Potamotrygonidae	Amazônia	3,2	109,1	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon histrix</i>	Potamotrygonidae	Paraná	3,2	40	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon magdalenae</i>	Potamotrygonidae	Exótico	3,2	35	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon motoro</i>	Potamotrygonidae	Amazônia	3,2	109,1	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon reticulatus</i>	Potamotrygonidae	Amazônia	3,2	35	bentopelágico	Sim
<i>Potamotrygon yepezi</i>	Potamotrygonidae	Exótico	3,2	40	bentopelágico	Sim
<i>Pristis perotteti</i>	Pristidae	Amazônia	4	650	bentopelágico	Não
<i>Pristobrycon striolatus</i>	Serrasalminidae	Amazônia	2	15	bentopelágico	Sim
<i>Prochilodus lineatus</i>	Prochilodontidae	Paraná	2,2	80	bentopelágico	Não
<i>Prochilodus nigricans</i>	Prochilodontidae	Amazônia	2,4	37	bentopelágico	Não
<i>Prochilodus platensis</i>	Prochilodontidae	Amazônia	2,4	32	bentopelágico	Não
<i>Prochilodus reticulatus</i>	Prochilodontidae	Exótico	2	28	bentopelágico	Não
<i>Psectrogaster ciliata</i>	Curimatidae	Amazônia	2	15,7	bentopelágico	Não
<i>Psectrogaster essequibensis</i>	Curimatidae	Amazônia	2	20,6	bentopelágico	Não
<i>Psectrogaster rutiloides</i>	Curimatidae	Amazônia	2	17,5	bentopelágico	Não
<i>Psellogrammus kennedyi</i>	Characidae	Paraná	3,1	5,9	bentopelágico	Sim
<i>Pseudauchenipterus nodosus</i>	Auchenipteridae	Exótico	2	22	demersal	Não
<i>Pseudodoras niger</i>	Doradidae	Amazônia	2,8	100	demersal	Não
<i>Pseudopimelodus roosevelti</i>	Pseudopimelodidae	Paraná	3,9	69	demersal	Não
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Pimelodidae	Paraná	4,5	166	demersal	Não

Continua...

<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,4	104	demersal	Não
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	130	demersal	Não
<i>Pseudopleuronectes herzensteini</i>	Pleuronectidae	Exótico	3,5	50	demersal	Não
<i>Pseudotylosurus angusticeps</i>	Belonidae	Amazônia	4	36,4	pelágico	Sim
<i>Pterodoras granulosus</i>	Doradidae	Paraná	2,5	70	demersal	Não
<i>Pterophyllum scalare</i>	Cichlidae	Amazônia	3,6	9,1	bentopelágico	Sim
<i>Pterygoplichthys ambrosetti</i>	Loricariidae	Paraná	2,1	51	demersal	Sim
<i>Pterygoplichthys multiradiatus</i>	Loricariidae	Amazônia	2,2	50	demersal	Sim
<i>Pterygoplichthys pardalis</i>	Loricariidae	Amazônia	2	51,6	demersal	Sim
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,7	61	pelágico	Sim
<i>Pygocentrus piraya</i>	Serrasalminidae	Exótico	3,7	34	pelágico	Sim
<i>Pygopristis denticulata</i>	Serrasalminidae	Amazônia	2,9	20	bentopelágico	Sim
<i>Rhamdia laticauda</i>	Heptapteridae	Exótico	3,6	22,5	bentopelágico	Não
<i>Rhamdia quelen</i>	Heptapteridae	Exótico	3,6	22,5	bentopelágico	Não
<i>Rhamphichthys hahni</i>	Rhamphichthyidae	Exótico	3,5	100	bentopelágico	Não
<i>Rhamphichthys rostratus</i>	Rhamphichthyidae	Exótico	3,5	100	bentopelágico	Não
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Cynodontidae	Amazônia	4,5	97,6	pelágico	Não
<i>Rhinelepis aspera</i>	Loricariidae	Paraná	2,5	49	demersal	Sim
<i>Rhineloricaria sp.</i>	Loricariidae	Exótico	2,4	14,9	demersal	Sim
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	Doradidae	Paraná	2,7	50	demersal	Não
<i>Rhytiodus argenteofuscus</i>	Anostomidae	Amazônia	2,4	36,6	bentopelágico	Não
<i>Rhytiodus microlepis</i>	Anostomidae	Amazônia	2	36,6	bentopelágico	Não
<i>Rivulus harti</i>	Rivulidae	Exótico	3	10	bentopelágico	Não
<i>Roeboides descavadensis</i>	Characidae	Exótico	3,3	8,9	bentopelágico	Sim
<i>Roeboides microlepis</i>	Characidae	Paraná	4,1	20	bentopelágico	Sim
<i>Roeboides myersi</i>	Characidae	Amazônia	4,2	22	bentopelágico	Sim
<i>Saccodon dariensis</i>	Parodontidae	Exótico	2,3	12,7	bentopelágico	Não
<i>Salminus affinis</i>	Characidae	Exótico	3	12,2	bentopelágico	Sim
<i>Salminus brasiliensis</i>	Characidae	Paraná	3,8	122	bentopelágico	Sim
<i>Salminus franciscanus</i>	Characidae	Exótico	2,5	75,5	pelágico	Sim
<i>Salminus hilarii</i>	Characidae	Amazônia	3	61	bentopelágico	Sim
<i>Satanoperca jurupari</i>	Cichlidae	Amazônia	3,1	22,6	bentopelágico	Sim
<i>Satanoperca pappaterra</i>	Cichlidae	Amazônia	2,8	21,2	bentopelágico	Sim

Continua...

<i>Scatophagus argus</i>	Scatophagidae	Exótico	3	38	bentopelágico	Não
<i>Schizodon altoparanae</i>	Anostomidae	Paraná	2,5	23	bentopelágico	Não
<i>Schizodon borelli</i>	Anostomidae	Paraná	2,5	35,4	bentopelágico	Não
<i>Schizodon fasciatus</i>	Anostomidae	Amazônia	2,5	40	bentopelágico	Não
<i>Schizodon knerii</i>	Anostomidae	Exótico	2,5	23,5	bentopelágico	Não
<i>Schizodon nasutus</i>	Anostomidae	Paraná	2,8	40,2	bentopelágico	Não
<i>Semaprochilodus insignis</i>	Prochilodontidae	Amazônia	2	27	bentopelágico	Não
<i>Semaprochilodus taeniurus</i>	Prochilodontidae	Amazônia	2	29,3	bentopelágico	Não
<i>Serrasalmus compressus</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,5	23,2	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus eigenmanni</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,5	18	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus elongatus</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,4	30	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus gouldingi</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,6	34,1	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus maculatus</i>	Serrasalminidae	Paraná	4,1	26	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus manueilli</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,7	43,9	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus marginatus</i>	Serrasalminidae	Exótico	3,5	27	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	Serrasalminidae	Amazônia	4,2	50,6	bentopelágico	Sim
<i>Serrasalmus spilopleura</i>	Serrasalminidae	Amazônia	3,2	25,6	bentopelágico	Sim
<i>Silurus sp.</i>	Siluridae	Amazônia	4,4	130	demersal	Sim
<i>Sorubim lima</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,1	54,2	demersal	Não
<i>Sorubimichthys planiceps</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	183	demersal	Não
<i>Sphaeroides testudineus</i>	Tetraodontidae	Exótico	3,4	38,8	bentopelágico	Sim
<i>Squaliforma emarginata</i>	Loricariidae	Amazônia	2	15	demersal	Sim
<i>Steindachneridion parahybae</i>	Pimelodidae	Exótico	4,2	55,8	demersal	Não
<i>Steindachnerina argentea</i>	Curimatidae	Amazônia	2	9,3	bentopelágico	Não
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	Curimatidae	Paraná	2	20,5	bentopelágico	Não
<i>Steindachnerina elegans</i>	Curimatidae	Exótico	2	10,6	bentopelágico	Não
<i>Steindachnerina insculpta</i>	Curimatidae	Exótico	1	5,3	bentopelágico	Não
<i>Sternopygus macrurus</i>	Sternopygidae	Amazônia	3,2	140,5	bentopelágico	Não
<i>Strongylura fluviatilis</i>	Belonidae	Exótico	4,2	51,7	bentopelágico	Sim
<i>Strongylura incisa</i>	Belonidae	Exótico	4,2	100	bentopelágico	Sim
<i>Strongylura scapularis</i>	Belonidae	Exótico	4,2	38	bentopelágico	Sim
<i>Symphysodon aequifasciatus</i>	Cichlidae	Amazônia	3,3	16,7	bentopelágico	Sim
<i>Symphysodon discus</i>	Cichlidae	Amazônia	2,9	15	bentopelágico	Sim

Continua...



<i>Synbranchus marmoratus</i>	Synbranchidae	Amazônia	2,8	150	demersal	Sim
<i>Synodontis clarias</i>	Mochokidae	Exótico	3	36	bentopelágico	Não
<i>Tatia neivai</i>	Auchenipteridae	Paraná	3,3	8,2	bentopelágico	Não
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	Characidae	Amazônia	3	13,7	demersal	Sim
<i>Tetragonopterus chalceus</i>	Characidae	Amazônia	3	12	demersal	Sim
<i>Thoracocharax sternicla</i>	Gasteropelecidae	Amazônia	3,3	3,8	pelágico	Sim
<i>Thorichthys aureus</i>	Cichlidae	Exótico	3,2	15	bentopelágico	Sim
<i>Trachydoras paraguayensis</i>	Doradidae	Exótico	2,7	12,7	demersal	Não
<i>Trichomycterus brasiliensis</i>	Trichomycteridae	Exótico	3,3	13,5	bentopelágico	Não
<i>Trichomycterus punctulatum</i>	Trichomycteridae	Amazônia	3,2	14,5	bentopelágico	Não
<i>Triportheus albus</i>	Triportheidae	Amazônia	3,3	18,4	bentopelágico	Não
<i>Triportheus angulatus</i>	Triportheidae	Amazônia	2,7	19,9	bentopelágico	Não
<i>Triportheus elongatus</i>	Triportheidae	Amazônia	2,9	29,5	bentopelágico	Não
<i>Triportheus nematurus</i>	Triportheidae	Paraná	2,8	18,3	bentopelágico	Não
<i>Triportheus paranensis</i>	Triportheidae	Paraná	2,8	19	bentopelágico	Não
<i>Typhliasina pearsei</i>	Bythitidae	Exótico	3,3	9,7	demersal	Não
<i>Uaru amphiacanthoides</i>	Cichlidae	Amazônia	2,8	30,5	bentopelágico	Sim
<i>Vandelia cirrhosa</i>	Trichomycteridae	Amazônia	4,4	20,7	demersal	Não
<i>Xiphophorus hellerii</i>	Poeciliidae	Exótico	3,2	14	bentopelágico	Sim
<i>Zungaro zungaro</i>	Pimelodidae	Amazônia	4,5	170,8	demersal	Não

**APÊNDICE 2 – Caracteres funcionais dos parasitos:** Classificação taxonômica, Ciclo de vida (hetero ou monoxênico), Forma parasitária (endo ou ectoparasito). Dados obtidos na literatura.

Parasitos	Taxon	Ciclo de vida	Forma parasitária
<i>Acanthobothrium amazonensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Acanthobothrium quinonesi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Acanthobothrium regoi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Acanthobothrium terezae</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Acanthostomum gnerii</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Acolpenteron australe</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola acaradiscus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola cumula</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola lycengraulidis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola pellonidis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola tenax</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acusicola tucunarensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Acyracanthus schubarti</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Aetholabes goeldiensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Agarella gracilis</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Ageneiella brevifillia</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Alphamphistoma canoeforma</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Amazolernaesa sanneriae</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amazonadistoma negrensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ameloblastella chavarriai</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ameloblastella mamaevi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ameloblastella platensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium brachycirrum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium calycinum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Amphithecium camelum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium cataloensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium diclonophallum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium falcatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium junki</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium microphallum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium minutum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium muricatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium pretiosum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium prodotum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium speirocamarotum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium unguiculum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphithecium verecundum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphocleithrium paraguayensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Amphoteromorphus parkamoo</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Amphoteromorphus peniculus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Amphoteromorphus piriformis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Amplexibranchius bryconis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anabothrium piramutab</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Anacanthocotyle anacanthocotyle</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthoroides mizellei</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus acuminatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus alatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus amazonicus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus anacanthorus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus andersoni</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus beleophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Anacanthorus bellus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus braziliensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus brevis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus calophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus carinatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus catoprioni</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus chaunophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus chelophorus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus cinctus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus cladophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus colombianus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus cornutus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus cryptocaulus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus cuticulovaginatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus diplecinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus elegans</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus euryphallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus formosus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus furculus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus glytrophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus gravihamulatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus hoplophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus jegui</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus kruidenieri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus lasiophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus lepyrophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus lygophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus maltai</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Anacanthorus mastigophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus mesocondylus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus nanus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus neotropicalis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus palamophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus paraspathulatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus pedanophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus pelorophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus penilabiatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus periphallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus pithophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus prodigiosus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus quinqueramis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus ramosissimus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus ramulosus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus reginae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus rondonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus scapanus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus scipionophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus serralmi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus spathulatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus spinatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus spiralocirrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus stachophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus stagmophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus strongylophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus thatcheri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anacanthorus tricornis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Anacanthorus xaniophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anavilhanatrema robusta</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ancistrohaptor falcatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ancistrohaptor falciferum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ancistrohaptor falcunculum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ancyracanthus schubarti</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Androspira chascomusensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Androspira triangula</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anilocra montti</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Annelamphistoma elegans</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Annulotrematoides amazonicus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Annulotrematoides bryconi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anphira branchialis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anphira guianensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anphira junki</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anphira xinguensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Anthobothrium mandube</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Anthobothrium pristis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Antorchis lintoni</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Aphanoblastella mastigatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Aphanoblastella robustus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Aphanoblastella travassosi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus amazonicus</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus chicomendesi</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus chromidis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus cubensis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus ernsti</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus juparanaensis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Argulus multicolor</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus nattereri</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus paranensis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus patagonicus</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus paulensis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus pestifer</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus salmini</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus silvestrii</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus vierai</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Argulus violaceus</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Artystone bolivianensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Artystone minima</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Artystone trysibia</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Asotana magnifica</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Bacciger pellonae</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Bacudacnitis grandistomis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Balantidium piscicola</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Bedsylernaea collaris</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Bellumcorpus major</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Betamphistoma jariense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Braga amapaensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Braga bachmanni</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Braga cichlae</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Braga fluviatilis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Braga nasuta</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Braga patagonica</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Brasergasilus anodus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Brasergasilus guaporensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Brasergasilus jaraquensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Brasergasilus mamorensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Brasergasilus oranus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Brasicystis bennetti</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Brasilnema pimelodellae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Brayela karuatayi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Brevimulticaecum regoi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Caballerotrema arapaimense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Caballerotrema aruanense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Caballerotrema brasiliense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cacatuocotyle paranaensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calpidothecioides orthus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calpidothecioides pygopristi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calpidothecium crescentis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calpidothecium serrasalmus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calyptospora spinosa</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Calyptospora tucunarensis</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Camallanus acaudatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Camallanus tridentatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cangatiella arandasi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Capillaria minima</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Capillaria zederi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Capillostrongyloides ancistri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Capillostrongyloides arapaimae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Capillostrongyloides sentinosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ceratomyxa microlepis</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Chabaudinema americana</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chalcinotrema luci</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito

<i>Chalcinotrema ruedasuelensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chalcinotrema salobrensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chalcinotrema thatcheri</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chambriella agostinhoi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chambriella itaipuensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Chambriella paranaensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Characitecium costaricensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Choanoscolex abscisus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cichlidogyrus sclerosus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cichlidogyrus tilapae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cladocystis intestinalis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cleidodiscus amazonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cleidodiscus microcirrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cleidodiscus serrasalmus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Colocladorchis ventrastomis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cosmetocleithrum bulbocirrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum confusus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum gussevi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum longivaginatam</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum parvum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum rarum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmetocleithrum sobrinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cosmoxyinema viannai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cosmoxyinemoides aguirrei</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cosmoxyinemoides sp.</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crassicutis chuscoi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crassicutis cichlasomae</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crassicutis opisthoseminis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

<i>Crassicutis wallini</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crepidostomum macrorchis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crepidostomum platense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Creptotrema creptotrema</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Creptotrema dispar</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Creptotrema lynchi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Crocodilicola pseudostoma</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus brevispiculus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus colossomi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus debacoi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus fabregasi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus grandistomis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus interrogativus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus mogi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus oswaldocruzi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus patoi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus paulicea</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus pimelodellae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus pinnai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus pseudoplatystomae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus rhamphichthydis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus riograndensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus schubarti</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cucullanus zungaro</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Curimatrema microscopica</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Curumai curumai</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Curvianchoratus hexacleidus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Curvianchoratus singularis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Cycloplectanum americanum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cymothoa brasiliensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cymothoa catarinensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cymothoa gerris</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cymothoa liannae</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Cystidicoloides dlouhyi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Cystidicoloides fischeri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadayius marenzelleri</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadayius pacuensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadayius pacupeva</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadayius puruensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadaytrema elongata</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadaytrema oxycephala</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadaytremoides grandistomis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dadaytremoides parauchenipteri</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dawestrema cycloancistrioides</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dawestrema cycloancistrum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dawestrema punctata</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Deltamphistoma pitingaense</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Demidospermus anus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus armostatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus bidiverticulatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus cornicinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus idulus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus labrosis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus leptosynophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Demidospermus luckyi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus majusculus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus mandi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus paravalenciennesi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus pinirampi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus uncusvalidus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Demidospermus valenciennesi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dendrorchis neivai</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Denticauda quadrangulata</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Diaphorocleidus affinis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diaphorocleidus armillatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diaphorocleidus kabatai</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dichelyne leporine</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Dichelyne moraveci</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Diplectanum decorum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diplectanum gymnopeus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diplectanum hilum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diplectanum pescadae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Diplectanum piscinarius</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dipteropeltis campanaformis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dipteropeltis hirundo</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops bidentata</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops carvalhoi</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops discoidalis</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops gayi</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops longicauda</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops nana</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Dolops reperta</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Dolops striata</i>	Branchiura	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Doradamphistoma bacuensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Duplaaccessorius andinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Echinocephalus daileyi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinorhynchus bryconi</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinorhynchus gomezi</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinorhynchus jacundum</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinorhynchus paranense</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinorhynchus salobrense</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Echinostoma annulatum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Elipesurus spinicauda</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ellipsomyxa gobioides</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Enallothecium aegidatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Enallothecium comutum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Enallothecium umbelliferum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Enallothecium variabilum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Endorchis mandube</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Endorchis piraeeba</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Eocreadium intermedium</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ephedrocephalus microcephalus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ergasilus argulus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus bryconis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus callophysis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus coatiarius</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus colomesus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus euripidesi</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus holobryconis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus hydrolycus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Ergasilus hypophthalmi</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus iheringi</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus jaraquensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus leporinidis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus orientalis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus pitalicus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus thatcheri</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus triangularis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus turucuyus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus urupaensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ergasilus yumaricus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema chaoi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema dontycoleos</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema lovejoyi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema monacanthus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema potamocetes</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema succedaneus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Euryhalotrema thatcheri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Eustrongylides ignotus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Eutetrarhynchus araya</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Euzetiella tetraphylliformis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Excorallana berbicensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Freitascapillaria maxillosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Fridericianella ovicola</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gamidactylus jaraquensis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gamispatulus schizodontis</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gamispinus diabolicus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gammamphistoma collaris</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito

<i>Genelopa magnacirrus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gibsoniela mandube</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Glandulorhynchus turgidus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Glossiphoniidae</i> sp.	Hirudinea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Goetzella nupeliensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Goetzella paranaensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Goezia brasiliensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Goezia breviaeaca</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Goezia intermedia</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Goezia spinulosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gonocercella magnifica</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gonocleithrum aruanae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gonocleithrum coenoideum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gonocleithrum cursitans</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gonocleithrum planacroideum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gonocleithrum planacrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gorytocephalus elongorchis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gorytocephalus plecostomorum</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gorytocephalus spectabilis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Grasilisentis variabilis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gussevia alii</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia alioides</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia arilla</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia asota</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia astronoti</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia cichlosomatis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia dispar</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia disparoides</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...



<i>Gussevia dobosi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia elephus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia longihaptor</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia obtusa</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia rogersi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia spirallocirrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia tucunarensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gussevia undulata</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Guyanema ancistri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Guyanema baudii</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Guyanema longispiculum</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Guyanema raphiodoni</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Guyanema seriei</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Guyanema seriei paraguayensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Gyrodactylus anisopharynx</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus bimaculatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus bullatarudis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus costaricensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus elegans</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus gemini</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus geophagensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus lebiasinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus milleri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus neotropicalis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus pimelodellus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus poeciliae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus rasini</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus samirae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Gyrodactylus slendrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus superbus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus trairae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Gyrodactylus tumbulli</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Halipegus dubius</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Halipegus genarchella</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Halipegus parvus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Halipegus tropicus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Harriscolex kaparari</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Henneguya caudicula</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya corruscans</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya iheringi</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya leporine</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Henneguya linearis</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya lutzi</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Henneguya malabarica</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya occulta</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya paranaensis</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Henneguya rondoni</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Henneguya theca</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Henneguya torpedo</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Henneguya wenyoni</i>	Myxozoa	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Herpetodiplostomum gimnoti</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Heterothecium dicrophallum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Heterothecium globatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Heterotylus heterotylus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Houssayela sudobim</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Hydrolycus pectoralis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Hyperopletes malmbergi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Hysterothylacium rhamdiae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ichthyophthirius multifiliis</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ichthyouris brasiliensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ichthyouris laterifilamenta</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Ichthyouris ovifilamentosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Iheringtrema iheringi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Inpamphistoma papillatum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Isonobela maculatus</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ithyoclinostomum dimorphum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Jainus amazonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Jainus hexops</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Jainus jainus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Jainus robustus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Jauella glandicephalus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Kabatana rondoni</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Kalipharynx piramboae</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Kalitrema kalitrema</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Klossinemella iheringi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Kritskyia annakohnae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Kritskyia boegeri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Kritskyia eirasi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Kritskyia moravecii</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Kudoa aequidens</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Lecithobotrioides elongatus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Lecithobotrioides mediacanoensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Lenhataenia megacephala</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Linguadactyloides brinkmanni</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Livoneca guianensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Magnivitellinum corvillinum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Magnivitellinum simplex</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Manaosia bracodemoca</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Mariauxiella pimellodi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Mariauxiella piscatorum</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megacoelium plecostomi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megacoelium spinicavum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megacoelium spinispecum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megapriapus ungriai</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megathylacus brooksi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megathylacus jandia</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Megathylacus travassosi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Meglitschia mylei</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Metahaliotrema scatophagi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Metahaliotrema yamagutii</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mexicotrema bychowskiyi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Micramphistoma ministoma</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Microrchis megacotyle</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Microrchis oligovitelum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Minilernaea floricapitella</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Miracetyma etimaruya</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Miracetyma kawa</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Miracetyma piraya</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Monocleithrium lavergneage</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Monticellia amazonica</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia belavistensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia coryphicephala</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

<i>Monticellia lenha</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia loyolai</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia megacephala</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia piracatinga</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia piramutab</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia rugosa</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia siluri</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia spinulifera</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Monticellia surubim</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myleusnema bicornis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myleusnema brasiliense</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Mymarothecium boegeri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mymarothecium dactylotum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mymarothecium galeolum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mymarothecium perplanum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mymarothecium viatorum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Mymarothecium whittingtoni</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Myxidium cruzi</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Myxidium fonsecai</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Myxidium gurgeli</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus argenteus</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus associatus</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus braziliensis</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Ectoparasito
<i>Myxobolus cunhai</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus galaxii</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus heckelii</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Ectoparasito
<i>Myxobolus inaequus</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus insignis</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Ectoparasito

<i>Myxobolus lutzi</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus magellanicus</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Ectoparasito
<i>Myxobolus myleus</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus noguchii</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Ectoparasito
<i>Myxobolus serrasalmi</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myxobolus stokesi</i>	Myxozoa	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myzobdella platense</i>	Hirudinea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Myzobdella ueuguayensis</i>	Hirudinea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Myzobolus pygocentris</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Myzophorus admonticellia</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myzophorus pirarara</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Myzophorus sorobim</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neocucullanus neocucullanus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus butnerae</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus curemai</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus golvani</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus macronucleatus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus paraguayensis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus prochilodorum</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus pterodoridis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus roseum</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoechinorhynchus variabilis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Neoparaseuratum travassosi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nerocila armata</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Nesolecithus janicki</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nilonema senticosum</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

<i>Nomimoscolex admonticelia</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex chubbi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex dorad</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex kaparari</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex lenha</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex lopesi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex pertierrae</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex piracatinga</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex piraeba</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex sudobim</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nomimoscolex woodlandi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nothogyrodactylus amazonicus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Nothogyrodactylus clavatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Nothogyrodactylus plaesiophallus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notodiplocerus singularis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecioides llewellyni</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium aegidatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium circellum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium cyphophallum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium deleastoideum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium deleastum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium mizellei</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium modestum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium phyleticum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notohecium redivium</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium bethae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium euzeti</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Notozothecium foliolum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium janauachensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium minor</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium penetrarum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium robustum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Notozothecium teinodendrum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Nupelia portoricensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Nyctotherus dilleri</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Nyctotherus piscicola</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Octospiniferoides australis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Octospiniferoides incognita</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Odothecium raphidiophallum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Oogyrodactylus farlowellae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Ornithoscolex lenha</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paleocryptogonimus claviformis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Palliolisentis ornatus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Palliolisentis polyonca</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Palliolisentis quinqueungulis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Palombitrema heteroancistrum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pandosentis iracundus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paracamallanus amazonensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paracamallanus brasiliensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paracapillaria piscicola</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paracavisoma impudica</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paracymothoa astyanactis</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Paracymothoa parva</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Paracymothoa tholoceps</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Paraheteronchocotyle amazonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Paralecithobotrys brasiliensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paramonticellia itapuensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paraproctotrema delicata</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pararhipidocotyle jeffersoni</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paraseuratum albidum</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paraseuratum soaresi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Parasynodontisia petterae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Paroncomegas araya</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Parspina argentinensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pavanelliella pavanellii</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pellona castelnaeana</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Peltidocotyle lenha</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Peltidocotyle rugosa</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Perulernaea gamitanae</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Perulernaea pirapitingae</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Phanerothecium caballeroi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Phanerothecium harrisi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Phanerothecium spinatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Philocorydoras platensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Philometra alii</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometra amazonica</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometra baylisi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometra nattereri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometra paraguayensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometra senticosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philometroides maplestonei</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Philostomella cigarra</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Phyllodistomoides duncani</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Phylureter trygonopsis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pindapixara tarira</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Piscinoodinium pillulare</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pithanothecium amazonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pithanothecium piranhus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Plehnella coelomica</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Polyacanthorhynchus macrorhynchus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Polyacanthorhynchus rhopalorhynchus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Polymorphus</i> sp.	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pomphorhynchus yamagutii</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Porangatus ceteyus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Porrocaecum draschei</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Potamotrygonocestus amazonensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Potamotrygonocestus magdalenensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Potamotrygonocestus orinocoensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Potamotrygonocestus travassosi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Potasporea morhaphis</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Prehendorastrus bidentatus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Prehendorastrus monodontus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Procamallanus (S.) amarali</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) annipetterae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) barroslimai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) caballeroi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

<i>Procamallanus (S.) cearensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) chimusensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) dentatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) freitasi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) hilarii</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) iheringi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) incarocai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) inopinatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) krameri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) paraensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) paraguayensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) penneri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) peraccuratus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) pexatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) pimelodus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) pintoii</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) rarus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) saofranciscensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus (S.) wrightii</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procamallanus sp.</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Procaudotestis uruguayensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pronamphistoma cichlasomae</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Prosorhynchus costai</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Prosorhynchus piranhus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Prosorhynchus schubarti</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Prosthenhystera obesa</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito

<i>Proteocephalus fossatus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus gibsoni</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus jandia</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus kuyukuyu</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus macdonaghi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus macrophallus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus manjuariphilus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus microscopicus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus piramutab</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus platystomi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus renaudi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus serrassalmi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus soniae</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Proteocephalus vazolleriae</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudocapillaria sentinosa</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudocladorchis cylindricus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudocladorchis ferrumequinum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudocladorchis nephrodorchis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudocrepidobothrium ludovici</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudodiplodiscus cornu</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudogorgorhynchus arii</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudoparabaris parabaris</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudoproleptus sp.</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudorhabdosynochus sp.</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Pseudosellacotyla lutzi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Pseudovancleaveus paranaensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Pseudovanacleaveus platensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Quadrigyrus brasiliensis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Quadrigyrus machadoi</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Quadrigyrus nickoli</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Quadrigyrus torquatus</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Raphidascaris (S.) lanfrediae</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Raphidascaroides brasiliensis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona acuminata</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona australis</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona elegans</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona fasciata</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona kidderi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhabdochona uruyeni</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhadinorhynchus plagioscionis</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhaphidascaris (S.) hypostomi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhaphidascaris (S.) mahnerti</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhaphidascaris (S.) pimelodi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhaphidascaris sp.</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothrium paratrygoni</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides circularisi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides freitasi</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides glandularis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides moralarai</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides scorzai</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinebothroides venezuelensis</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhinergasilus piranhas</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinonastes pseudocapsaloideum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Rhinoxenus anaclaudiae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus arietinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus bulbovaginatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus curimbatae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus euryxenus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus guianensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus nyttus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhinoxenus piranhus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Rhipidocotyle gibsoni</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rhynchodinium paradoxum</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Riggia acuticaudata</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Riggia brasiliensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Riggia cryptocularis</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Riggia nana</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Riggia paranensis</i>	Isopoda	Monoxênico	Endoparasito
<i>Rondonia rondoni</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rondotrema microvitellarium</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rudolphiella lobosa</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rudolphiella myoides</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rudolphiella piracatinga</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rudolphiella piranabu</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Rumai rumai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides leporindus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides magniovatus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides magnorchis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides magnus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides nanii</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides octavus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

<i>Saccocoelioides platensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides quintus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides rotundus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides saccodontis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Saccocoelioides szidati</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Salsuginus neotropicalis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sanguinicola argentinensis</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Sanguinicola coelomicola</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Sanguinicola platyrhynchi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Schizochoerus liguloideus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Scholzia emarginata</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Sciadicleithrum aequidens</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum bravohollissae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum cavanaughi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum ergensi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum geophagi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum iphthimum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum joanae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum juruparii</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum kristskyi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum mexicanum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum paranaensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum satanoperca</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum sp.</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum splendidae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum tortrix</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum umbilicum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadicleithrum uncinatum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Sciadicleithrum variabilum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sciadocephalus megalodiscus</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Scleroductus sp.</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Scleroductus yuncensi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Sebekia oxycephala</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spasskyellina lenha</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spasskyellina sp.</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spasskyellina spinulifera</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spatulifer maringaense</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spatulifer rugosa</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spatulifer spinulifera</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spectatus spectatus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Sphericomonorchis spinulosus</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus asperus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus multipapillata</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus pachyuri</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus rudolphiheringi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus sternopygi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinitectus yorkei</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinoxyuris annulata</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Spinoxyuris oxydoras</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Sprentascarus mahnerti</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Strongyluris amazonicus</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Taurocherus salminisii</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Taurocherus tarangophilus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Telethecium nasalis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Telethecium paniculum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Telotha henselii</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...



<i>Telotha silurii</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum curimba</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum kerri</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum ornatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum parvus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum sp.</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Tereancistrum toksonum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Terranova diazungriai</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Terranova serrata</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Theileria electrophori</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Therodamas elongatus</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Therodamas tamarae</i>	Copepoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Theromyzon propinquum</i>	Hirudinea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Thometrema overstreeti</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>TravassIELla avitellina</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Travassosinia dilatata</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Travassosnema travassosi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Travnema araujoi</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Travnema travnema</i>	Nematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Triangulamyxa psittaca</i>	Myxozoa	Monoxênico	Endoparasito
<i>Trichodina fariyai</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Trichodina nobilis</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinibaculus brazilensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinidactylus cichlasomatis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinigyryrus acuminatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinigyryrus hypostomatis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinigyryrus mourei</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trinigyryrus tentaculoides</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

<i>Tripartiella tetramerii</i>	Protista	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Trypanossoma guairaensis</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Trypanossoma nupelianus</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Trypanossoma scrofae</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Unibarra paranoplatensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unicoelium prochilodorum</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Unilatus anoculus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus brevispinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus brittani</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus dissimilis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus longispinus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus scaphirhynchae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Unilatus unilatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides affinis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides amazonensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides anops</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides astyanacis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides carapus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides catus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides corydori</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides costaricensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides curimatae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides eremitae</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides gymnotus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides kabatai</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides lebedevi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides mamaevi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides margolisi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito

Continua...

<i>Urocleidoides microstomus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides minuta</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides paradoxus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides reticulatus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides strictus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides strombicirrus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides trinidadensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides vaginoclastrum</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Urocleidoides virescens</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Valipora campylancristrota</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Vanamea symmetrica</i>	Isopoda	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Vancleavius cincinnus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Vancleavius fungulus</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Vancleavius janauacaensis</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Vancleavius platyrhynchi</i>	Monogenea	Monoxênico	Ectoparasito
<i>Witenbergia witenbergia</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Wolffhugelia matercula</i>	Acantocephala	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Woodlandiella myzophora</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Zelleriella piscicola</i>	Protista	Monoxênico	Endoparasito
<i>Zetamphistoma compacta</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Zonocotyle bicaecata</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Zonocotylodes haroltravossosi</i>	Trematoda	Heteroxênico	Endoparasito
<i>Zygobothrium megacephalum</i>	Cestoda	Heteroxênico	Endoparasito

Continua...

#### **4 CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Diversos estudos de ecologia e de levantamento de biodiversidade já incorporam a fauna parasitária, pois há muito enfatiza-se a grande influência destes dados nos resultados obtidos; em alguns casos, ignorar sua presença significaria admitir a possibilidade de mascarar algum aspecto da comunidade. Entretanto, demonstrou-se a importância de se acrescentar as várias facetas da diversidade à ecologia das interações entre parasitos e hospedeiros. A análise da diversidade funcional e da diversidade taxonômica, assim como suas respectivas partições espaciais, permite investigar aspectos fisiológicos e ecológicos das relações, promovendo maior compreensão nos fatores responsáveis pela estruturação do parasitismo.