

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

ANA CAROLINA FIGUEIREDO LACERDA

Endoparasitos de tucunaré-azul (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina  
(*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e  
invadida: testando a hipótese do escape do inimigo

Maringá  
2011

ANA CAROLINA FIGUEIREDO LACERDA

Endoparasitos de tucunaré-azul (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina  
(*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e  
invadidas: testando a hipótese do escape do inimigo

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: Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli  
Co-orientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

Maringá  
2011

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

L131e Lacerda, Ana Carolina Figueiredo, 1982-  
Endoparasitos de tucunaré-azul (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina (*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e invadida : testando a hipótese do escape do inimigo / Ana Carolina Figueiredo Lacerda. -- Maringá, 2011.  
71 f. : il. (algumas color.).

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2011.

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli  
Coorientador: Dr. Ricardo Massato Takemoto

1. Peixes perciformes de água doce - Endoparasitos - Bacias hidrográficas - Brasil. 2. Espécies invasoras - Endoparasitos - Bacias hidrográficas - Brasil. 3. Escape do inimigo, Hipótese do. I. Universidade Estadual de Maringá. Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais.

CDD 22. ed. -597.178570981  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

# FOLHA DE APROVAÇÃO

ANA CAROLINA FIGUEIREDO LACERDA

Endoparasitos de tucunaré-azul (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina (*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e invadidas: testando a hipótese do escape do inimigo

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 composta pelos membros:

## COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli  
Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. José Luis Fernando Luque Alejos  
Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Gislaine Marcolino Guidelli  
Universidade Federal do Recôncavo da Bahia

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Marion Haruko Machado  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Prof. Dr. Horácio Ferreira Júlio Júnior  
Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 01 de abril de 2011.

Local de defesa: Auditório Keshyiu Nakatani, Bloco G-90, campus da Universidade Estadual de Maringá.

## AGRADECIMENTOS

Diante do término da tese de doutoramento, não poderia deixar de registrar meus sinceros agradecimentos a Deus e àqueles que de forma única contribuíram para que este trabalho se concretizasse.

Ao meu orientador Professor Dr. Gilberto Cezar Pavanelli, pela confiança depositada, por sempre acreditar no nosso trabalho e pela amizade.

Ao meu coorientador Dr. Ricardo Massato Takemoto, pela amizade, paciência e prontidão em atender a todos os questionamentos, me dando a oportunidade de compartilhar de sua experiência e conhecimentos valorosos.

A todos os colegas e amigos do Laboratório de Ictioparasitologia do Nupélia, responsáveis por criar um ambiente de amizade e carinho em meio a tantas horas de trabalho. Em especial agradeço a Maria de los Angeles Perez Lizama, pelo pronto auxílio nas mais diversas atividades, e a Luiza Paula da Conceição Lopes e Fabio Hideki Yamada, pela grande ajuda nos trabalhos de campo.

À secretária geral Sra. Aldenir Cruz Oliveira, 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.

Aos demais “nupelianos” com quem convivi durante o doutorado, incluindo docentes, técnicos, discentes, pescadores e colegas de campo.

Aos professores que ofereceram seu apoio durante as coletas realizadas em diversas localidades: Prof. Dr. Marcos Tavares Dias (EMBRAPA-AP), Prof. Dra. Elineide Eugênio Marques (UFT-TO) e Dra. Elizete Terezinha Cavalcanti (UFRN-RN).

Ao Professor Dr. Robert Poulin e aos membros do *Parasitology Research Group* da *University of Otago*, Nova Zelândia, por contribuírem para a realização do trabalho durante os meses de estágio.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela Bolsa de Doutorado e Bolsa do Programa de Doutorando com Estágio no Exterior (PDEE) (processo 2298-10-4).

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo financiamento do projeto que possibilitou o desenvolvimento do trabalho (processo 471138/2007-0).

Aos meus pais Francisco de Assis Figueiredo Lacerda e Sonia Maria Figueiredo Lacerda, pelo amor incondicional.

Ao meu irmão Carlos Henrique Figueiredo Lacerda, pela eterna torcida.

A Daniel Hideki Sakamoto, pelo amor, companheirismo e pela longa espera.

Ao querido Eek, sem entender o motivo de tantas malas e longas viagens.

Aos amigos de Maringá e aos distantes, vocês me ajudaram a manter a calma e seguir em frente.

A todos o meu profundo agradecimento.

## EPÍGRAFE

“Acredito que a Ciência seja, pelo menos em parte, adoração informada.”

(CARL SAGAN)

Endoparasitos de tucunaré-azul (*Cichla piquiti*, Cichlidae) e corvina (*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) em bacias hidrográficas nativas e invadida: testando a hipótese do escape do inimigo

## RESUMO

Invasões biológicas representam uma grande ameaça à biodiversidade mundial, mas o papel dos parasitos neste contexto ainda é pouco investigado. O objetivo da tese foi testar a Hipótese do Escape do Inimigo (HEI), a qual explica parte do sucesso das espécies invasoras pela perda de seus inimigos nativos (parasitos e predadores), utilizando os endoparasitos dos peixes *Cichla piquiti*, tucunaré-azul, e *Plagioscion squamosissimus*, corvina, em três rios brasileiros: Solimões (SO), Tocantins (TO) e Paraná (PR). Endoparasitos e sua relação com o fator de condição relativo dos hospedeiros foram comparados entre os ambientes nativos (TO e também SO para *P. squamosissimus*) e um ambiente onde os peixes foram introduzidos (PR). Abundâncias de larvas de diplostomídeos e nematóides foram comparadas entre os peixes introduzidos e dois predadores nativos do PR, *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus*. O uso de modelos lineares gerais e generalizados mostrou que o fator de condição relativo dos peixes está negativamente correlacionado com a abundância parasitária apenas na área nativa (TO). No PR, a abundância de metacercárias foi maior no nativo *H. malabaricus*, o que pode representar uma vantagem para os invasores. Apesar de *P. squamosissimus* ter perdido a maioria de seus parasitos da região de origem, esta espécie agora atua como hospedeiro de parasitos generalistas nativos do PR. Uma nova espécie de nematóide do gênero *Cucullanus* é descrita parasitando *C. piquiti* do TO, caracterizada por exibir em sua extremidade posterior uma estrutura esclerotizada provida de espinhos na porção ventral. Os resultados não corroboram a hipótese do escape do inimigo para *C. piquiti* e *P. squamosissimus*; como alternativa, a fuga dos efeitos do parasitismo parece uma explicação mais plausível, e estudos considerando a patogenicidade dos organismos sobre os hospedeiros em ambientes nativos e invadidos são sugeridos.

**Palavras-chave:** Espécies invasoras. Endoparasitos. Rio Paraná. Rio Tocantins. Rio Solimões. *Cucullanus*.

Endoparasites of peacock bass (*Cichla piquiti*, Cichlidae) and South American silver croaker (*Plagioscion squamosissimus*, Sciaenidae) in Brazilian basins, native and invaded: testing the enemy release hypothesis

### **ABSTRACT**

Biological invasions are considered a major threat to biodiversity around the world, but the role of parasites in this process is still little investigated. Here we tested the enemy release hypothesis (ERH), which explains part of the success of the invasive species by the loss of their native enemies (parasites and predators), using the endoparasites of the fishes *Cichla piquiti* and *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) in three Brazilian rivers: Solimões (SO), Tocantins (TO) and Paraná (PR). First, the parasites and their influence on the condition of the hosts in the native environment, the TO and also the SO for *P. squamosissimus*, were compared to an environment where the fish was introduced, the PR. Then, comparisons of the abundances of diplostomids and larval nematodes were made between the introduced fish and two predators native to the PR, *Hoplias malabaricus* and *Raphiodon vulpinus*. The use of GLMs with the relative condition factor of fish as response variables, and abundance of the most prevalent parasites as possible predictors showed that the condition of fish is negatively correlated with parasite abundance only in the native range (TO). For both introduced species, in the PR, abundance of *Contracaecum* sp. did not differ between natives and invaders; however, eye flukes were more abundant in the native fish *H. malabaricus*, which may represent an advantage to the invaders. Although *P. squamosissimus* may have lost most of its native parasites as predicted by the ERH, it is now acting as a host for native generalist parasites. A new nematode species found parasitizing *C. piquiti* from TO is described herein. It belongs to the genus *Cucullanus* and is characterized by having a posterior extremity provided with a sclerotized structure presenting spines on the ventral portion. The results do not support the idea that the escape from parasites favoured the establishment of *C. piquiti* nor *P. squamosissimus* in the PR. Instead, the escape from the parasites' effects seems a better explanation, and further studies examining effects on host physiology and/or fitness in the native and introduced ranges are needed.

**Keywords:** Invasive species. Endoparasites. Tucunaré. Corvina. Paraná River. Tocantins River. Solimões River. *Cucullanus*.

O corpo da tese apresenta três artigos científicos que posteriormente serão submetidos às publicações científicas *Biological Invasions*, *Journal of Parasitology* e *Acta Parasitologica*, respectivamente. Introdução e Considerações Finais foram incorporadas ao texto a fim de torná-lo mais coesivo.

## SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO: A INTRODUÇÃO DE ESPÉCIES, O PAPEL DOS PARASITOS NO PROCESSO DE INVASÃO E A HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO.....	11
1.1	Referências.....	17
2	ENDOPARASITOS DE TUCUNARÉ-AZUL ( <i>Cichla piquiti</i> ) EM BACIAS BRASILEIRAS, NATIVA E INVADIDA: ESCAPE (DO EFEITO) DO INIMIGO.....	21
2.1	Resumo.....	21
2.2	Abstract.....	21
2.3	Introdução.....	22
2.4	Métodos.....	24
2.4.1	Amostragem.....	24
2.4.2	Análise de dados.....	25
2.5	Resultados.....	26
2.6	Discussão.....	33
2.6.1	Escala biogeográfica.....	33
2.6.2	Escala de comunidade.....	37
2.7	Referências.....	39
3	FAZENDO NOVOS INIMIGOS? A HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO APLICADA A <i>Plagioscion squamosissimus</i> (SCIAENIDAE) E SEUS ENDOPARASITOS EM BACIAS NATIVAS E INVADIDA.....	44
3.1	Resumo.....	44
3.2	Abstract.....	44
3.3	Introdução.....	45
3.4	Materiais e métodos.....	47
3.4.1	Áreas de estudo.....	47
3.4.2	Amostragem de peixes e seus parasitos.....	48
3.4.3	Análise de dados.....	48
3.5	Resultados.....	49
3.6	Discussão.....	56
3.7	Literatura citada.....	60
4	NOVA ESPÉCIE DE <i>Cucullanus</i> (NEMATODA: CUCULLANIDAE), PARASITO INTESTINAL DE <i>Cichla piquiti</i> (PERCIFORMES: CICHLIDAE) DO RIO TOCANTINS, BRASIL.....	65
4.1	Resumo.....	65
4.2	Abstract.....	65
4.3	Introdução.....	65
4.4	Materiais e métodos.....	66
4.5	Resultados.....	66
4.6	Referências.....	70
5	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	71

## INTRODUÇÃO: A INTRODUÇÃO DE ESPÉCIES, O PAPEL DOS PARASITOS NO PROCESSO DE INVASÃO E A HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO

O transporte de espécies a regiões fora de sua área de distribuição original pela ação humana tem sido causa de grande preocupação ao redor do mundo, por ser responsável pela crescente perda de biodiversidade em diversos ecossistemas (RAHEL, 2002, PELICICE; AGOSTINHO, 2009, BUTCHART; WALPOLE; COLLEN; VAN STRIEN; SCHARLEMANN; ALMOND; BAILLIE; BOMHARD; BROWN; BRUNO; CARPENTER; CARR; CHANSON; CHENERY; CSIRKE; DAVIDSON; DENTENER; FOSTER; GALLI; GALLOWAY; GENOVESI; GREGORY; HOCKONGS; KAPO; LAMARQUE; LEVERINGTON; LOH; MCGEOCH; MCRAE; MINASYAN; MORCILLO; OLDFIELD; PAULY; QUADER; REVENGA; SAUER; SKOLNIK; SPEAR; STANWELL-SMITH; STUART; SYMES; TIERNEY; TYRRELL; VIÉ; WATSON, 2010), além de causar prejuízos financeiros significativos (PIMENTEL; MCNAIR; JANECKA; WIGHTMAN; SIMMONDS O'CONNELL; WONG; RUSSEL; ZERN; AQUINO; TSOMONDO, 2001, XU; DING; LI; QIANG; GUO; HAN; HUANG; SUN; HE; WU; WAN, 2006, MWEBAZE; MACLEOD; TOMLINSOM; BAROIS; RIJPM, 2010). O interesse público e de pesquisadores em problemas associados a espécies invasoras vem crescendo exponencialmente nas últimas décadas, seja pelos efeitos negativos em comunidades nativas, seja pelo aumento do número de espécies removidas de sua distribuição natural para novos locais, ou ainda porque, diante de tantas espécies invasoras, dificilmente se conduz pesquisas ecológicas no campo sem se deparar com espécies não nativas (LOCKWOOD; HOOPE; MARCHETTI, 2007). Os termos relacionados à introdução de espécies são caracterizados por sua natureza ambígua (ESPÍNOLA; JÚLIO JUNIOR, 2007). Entende-se como espécie não nativa aquela que foi retirada de sua área geográfica de distribuição original e transportada a um novo local como resultado da ação antrópica, de forma acidental ou proposital, independentemente de exercer algum impacto em ecossistemas nativos; o termo “invasora” descreve espécies que possuem evidente impacto ecológico e econômico em comunidades locais onde foram introduzidas (ver LOCKWOOD; HOOPE; MARCHETTI, 2007), ultrapassando filtros biogeográficos, fisiológicos e bióticos (ESPÍNOLA E JÚLIO JUNIOR, 2007) e aclimatando-se ao novo ambiente. Este impacto causado por espécies invasoras inclui: redução de diversidade genética, perda de funções e processos do sistema, desestruturação de hábitat e aumento do

risco de declínio e extinção de espécies, tendo como resultado a homogeneização biótica do ambiente (RAHEL, 2007, GALIL, 2007).

O clássico livro de Charles Elton “*The Ecology of Invasion by Animals and Plants*” (1958) é considerado um marco no estudo de espécies invasoras, sendo o texto fundacional de um ramo da Ecologia hoje conhecido como Ecologia de Invasão. Apesar de muitos estudos investigarem a dinâmica dos processos de invasão (sumarizados por LOCKWOOD; HOOPES; MARCHETTI, 2007), o papel desempenhado pelos parasitos neste contexto ainda exige muita investigação. Os parasitos têm sido intensamente ignorados na Ecologia de Populações e de Comunidades, bem como na Ecologia de Invasão, e este equívoco precisa ser corrigido se os pesquisadores esperam um dia entender com clareza todos os fatores que influenciam as comunidades animais (MINCHELLA; SCOTT, 1991). Invasões biológicas são importantes elementos de alterações globais e não podemos deixar de lado o papel desempenhado pelos parasitos estudando apenas organismos de vida livre. Segundo os dados de Galli, Stefani, Benzoni e Zulliniet (2005), isso representaria perda de mais de 70% da informação biológica. Minchella e Scott (1991) ressaltam a importância destes organismos dentro do sistema:

“Parasitos são onipresentes, apesar de muitas vezes invisíveis. Eles se movem através da teia trófica e podem formar grande parte da biomassa dos indivíduos hospedeiros; eles impõem demandas energéticas a seus hospedeiros, alteram seu comportamento, freqüentemente aumentam sua taxa de mortalidade e diminuem sua taxa de natalidade; eles afetam seu estado nutricional e seu crescimento e têm se mostrado capazes de alterar o resultado da competição intra e interespecífica; eles podem aumentar a susceptibilidade do hospedeiro à predação, influenciar na sua escolha do parceiro e aumentar a proporção entre os sexos na população. Em outras palavras, há uma miríade de formas pelas quais os parasitos influenciam a dinâmica da população de hospedeiros. Por extrapolação direta, eles devem influenciar a abundância e diversidade de organismos no ambiente.”

Dessa forma, as introduções devem ser consideradas não somente a movimentação de uma espécie, e sim de um complexo de espécies (GALLI; STEFANI; BENZONI; ZULLINIET, 2005). Se indivíduos infectados por parasitos são introduzidos, podem trazer consigo uma parte ou todos os seus parasitos nativos. A introdução de parasitos juntamente com seus hospedeiros pode levar, em curto prazo, ao estabelecimento destes parasitos, diminuição no recrutamento de espécies nativas e alterações na estrutura populacional. Em

longo prazo pode causar alterações na estrutura da comunidade e na estrutura trófica, extinção de espécies, diminuição da qualidade do recurso pesqueiro e modificações nas pressões evolutivas (AGOSTINHO; GOMES; PELICICE, 2007). Por outro lado, o inverso também pode ocorrer e hospedeiros serem introduzidos sem seus parasitos, podendo ou não ser colonizados por parasitos nativos (GALLI; STEFANI; BENZONI; ZULLINIET, 2005).

Durante o processo de introdução de uma determinada espécie, ou complexo de espécies em um novo sistema, diferentes situações podem ocorrer. Para parasitos transportados para novas áreas, características biológicas tais como especificidade, ciclo de vida monoxênico ou heteroxênico, características ecológicas do hospedeiro e transmissão autogênica ou alogênica determinarão seu sucesso ou fracasso no novo ambiente (FONT, 2003). Parasitos com ciclo de vida monoxênico são transmitidos de um hospedeiro coespecífico a outro; já os que apresentam ciclo de vida heteroxênico necessitam de um ou mais hospedeiros intermediários distintos para completar o ciclo, como é o caso da maioria dos endoparasitos. Este tipo de transmissão é, teoricamente, mais difícil de ser realizada em um ambiente novo, já que exige a presença de organismos suscetíveis e adequados como hospedeiros intermediários para que o ciclo seja completado (FONT, 2003).

De acordo com Taraschewski (2006), quatro padrões de associação parasito-hospedeiro podem ser encontrados em situações de introdução de espécies: (1) o hospedeiro pode perder seus parasitos da região de origem, beneficiando-se da situação e atingindo alta densidade populacional e grandes dimensões corporais no novo ambiente; neste caso há a possibilidade de hospedeiros introduzidos serem colonizados por parasitos nativos - hospedeiros que foram introduzidos sem nenhum parasito são habitats vazios esperando para serem colonizados e sua fauna no novo ambiente será mais um produto de processos ecológicos (de curto prazo) que de processos evolutivos (de longo prazo) (POULIN; MOUILLOT, 2003). Frequentemente os parasitos da área fonte seguem seus hospedeiros, mas geralmente com o atraso de uma ou algumas décadas, dependendo da intensidade e frequência com a qual o hospedeiro foi introduzido (pressão de propágulo). (2) Estabelecimento de hospedeiro e parasito na nova área, sem atraso; (3) hospedeiro e parasito invadem a nova área e, devido à baixa especificidade do parasito, este coloniza com sucesso novos hospedeiros na região invadida, nativos ou introduzidos e (4) o parasito pode colonizar uma nova área sem o seu hospedeiro - nesse caso o hospedeiro não consegue se estabelecer na nova área, porém o parasito tem sucesso na colonização de novos hospedeiros e persiste no novo ambiente.

Galli, Stefani, Benzoni e Zulliniet (2005) fizeram uma revisão sobre o papel dos parasitos nas invasões, e o caso clássico é quando ocorre a perda dos parasitos durante a movimentação de hospedeiros. Se uma espécie não traz seus inimigos naturais consigo, ela deve sofrer certo alívio em sua nova distribuição geográfica. Por inimigos naturais entendem-se predadores e parasitos. Este alívio deve ter magnitude proporcional à importância ecológica de seus inimigos naturais deixados para trás (TORCHIN; LAFFERTY; KURIS, 2002). Este é o princípio que deu origem a Hipótese do Escape do Inimigo – HEI (“Enemy Release Hypothesis”- ERH) (KEANE; CRAWLEY, 2002, TORCHIN; LAFFERTY; DOBSON; MCKENZIE; KURIS, 2003), que propõe que os invasores perdem seus inimigos no processo de invasão, levando ao maior sucesso demográfico no novo ambiente proporcionando-lhes vantagem competitiva sobre os nativos. Colautti, Ricciardi, Grigorovich e MacIsaac (2004) pesquisaram a literatura ecológica de 1994 a 2004 e encontraram 25 artigos testando a HEI, dos quais 60% confirmaram as previsões.

De acordo com Torchin, Lafferty e Kuris (2002), há várias razões para se acreditar que espécies introduzidas invadem novos ambientes sem seus parasitos. Em primeiro lugar, as invasões podem ocorrer através de estágios geralmente não infectados, como no caso de larvas de cultivo. Segundo, a colonização por um pequeno número de indivíduos reduz a probabilidade de introduzir hospedeiros parasitados. Terceiro, mesmo que os parasitos invadam o novo ambiente, o efeito gargalo (i.e., redução drástica no número de indivíduos) na população de hospedeiros após a introdução pode impedir a transmissão do parasito. Além disso, intensidade e prevalência tendem a aumentar com a densidade da população de hospedeiros e, em complexos de espécies recentemente introduzidos, a densidade do hospedeiro vai ser muitas vezes muito baixa para o parasito estabelecer uma população estável. Como sugerido pela HEI, os efeitos negativos dos parasitos são fortemente minimizados por defesas custosas e o escape dos parasitos permite a realocação de recursos energéticos para outras funções que podem dar vantagem competitiva sobre os nativos e contribuir com o sucesso da introdução (VIGNON; SASAL; GALZIN, 2009).

O objetivo do presente trabalho de tese foi testar a HEI utilizando os endoparasitos e sua influência sobre o fator de condição relativo (Kn) (LE CREN, 1951) de duas espécies de peixes invasoras, originárias da bacia Amazônica e introduzidas na bacia do Rio Paraná: o tucunaré-azul *Cichla piquiti* Kullander e Ferreira, 2006 e a corvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840). Ambos são piscívoros (HAHN; FUGI; ANDRIAN, 2004) e,

segundo Agostinho, Gomes e Pelicice (2007), sua proliferação na bacia do Rio Paraná tem se mostrado extremamente deletéria para espécies nativas de pequeno porte.

O tucunaré-azul é natural da bacia Tocantins-Araguaia e foi introduzido em reservatórios da bacia do Rio Paraná nos Estados de Minas Gerais e São Paulo na década de 1990 (SANTOS; MAIA-BARBOSA; VIEIRA; LÓPEZ, 1994 apud VIEIRA; SALVADOR-JR; MELO; SANTOS; BAZZOLI, 2009). Estudos fizeram o registro de parasitos da espécie na Bacia do Rio Grande, Minas Gerais (MARTINS; PEREIRA JR; DE CHAMBRIER; YAMASHITA, 2009) e na Bacia do Rio Paraná (MARTINS; SANTOS; MARENGONI; TAKAHASHI; ONAKA, 2009, YAMADA; SANTOS; TAKEMOTO, 2010), porém não há trabalhos para sua região de origem. A corvina também tem origem Amazônica; é conhecida como “pescada” ou “pescada-branca” na região Norte do país, onde sua importância comercial se justifica pela apreciação de sua carne branca e delicada (FERREIRA; ZUANON; SANTOS, 1998). Os únicos estudos detalhados sobre endoparasitos de *P. squamosissimus* no Rio Paraná registraram metacercárias de *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* na cavidade cerebral e humor vítreo (SOUZA, 1998; MACHADO; TAKEMOTO; PAVANELLI, 2005) e o nematóide *Eustrongylides* sp. no músculo e mesentério dos peixes (MARTINS; SANTOS; MARENGONI; TAKAHASHI; ONAKA, 2009). Na região onde *P. squamosissimus* é nativa, larvas de *Terranova* sp. foram registradas por Tavares, Saad, Cepeda e Luque (2007).

Os dois primeiros artigos da tese constituem o teste da HEI, para o qual foram utilizadas as escalas biogeográfica e de comunidade, sugeridas por Colautti, Grigorovich e MacIsaac (2006). A escala biogeográfica compreende a fauna parasitária e seus níveis de parasitismo em peixes de regiões nativas e invadidas. A escala de comunidade aborda os parasitos e seus níveis de infecção apenas na região invadida, considerando as espécies introduzidas e também espécies nativas biologicamente similares (no mesmo nível trófico) às invasoras. O uso da correlação entre o fator de condição relativo dos hospedeiros e os níveis de parasitismo é proposto como uma nova ferramenta no teste da hipótese. De acordo com as predições da HEI, os hospedeiros introduzidos no alto Rio Paraná apresentarão menos parasitos e/ou terão seu fator de condição relativo menos afetado pelo parasitismo, em comparação aos peixes dos ambientes de origem e também em relação a espécies de peixes nativas do alto Rio Paraná. Caso as predições sejam confirmadas, o escape dos parasitos poderá ser considerado um fator importante no processo de invasão e no sucesso dos peixes introduzidos na região.

Distanciando-se da hipótese principal, o terceiro artigo consiste na descrição de uma espécie nova de nematóide para a Ciência. A perda mundial de especialistas em taxonomia de parasitos e sistemática clássica (morfológica) tem sido identificada como um dos principais desafios para as pesquisas em biodiversidade e ecologia de parasitos (POULIN; LEUNG, 2010). A falta de especialistas, somada à alta biodiversidade parasitária dos ecossistemas brasileiros (LUQUE; POULIN, 2007), quase sempre nos propulsiona a desenvolver nossas habilidades como taxonomistas e ecólogos de forma paralela. A nova espécie foi encontrada parasitando tucunares do Rio Tocantins e pertence ao gênero *Cucullanus* Müller, 1777 (Nematoda: Cucullanidae).

## Referências

- AGOSTINHO, A.A.; GOMES, L.C.; PELICICE, F.M. **Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil**. Maringá: EDUEM, 2007. 501 p.
- BUTCHART, S.H.M.; WALPOLE, M.; COLLEN, B.; VAN STRIEN, A.; SCHARLEMANN, J.P.W.; ALMOND R.E.A.; BAILLIE J.E.M.; BOMHARD, B.; BROWN, C.; BRUNO, J.; CARPENTER, K.E.; CARR, G.M.; CHANSON, J.; CHENERY, A.M.; CSIRKE, J.; DAVIDSON, N.C.; DENTENER, F.; FOSTER, M.; GALLI, A.; GALLOWAY, J.N.; GENOVESI, P.; GREGORY, R.D.; HOCKINGS, M.; KAPOS, V.; LAMARQUE, J.; LEVERINGTON, F.; LOH, J.; MCGEOCH, M.A.; MCRAE, L.; MINASYAN, A.; MORCILLO, M.H.; OLDFIELD, T.E.E.; PAULY, D.; QUADER, S.; REVENGA, C.; SAUER, J.R.; SKOLNIK, B.; SPEAR, D.; STANWELL-SMITH, D.; STUART, S.N.; SYMES, A.; TIERNEY, M.; TYRREL, T.D.; VIÉ, J.; WATSON, R. Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. **Science**, n. 328, p. 1164-1168, 2010.
- COLAUTTI, R.I.; GRIGOROVICH, I.A.; MACISAAC, H.J. Propagule pressure: a null model for biological invasions. **Biological Invasions**, n. 8, p. 1023–1037, 2006.
- COLAUTTI, R.I.; RICCIARDI, A.; GRIGOROVICH, I.A.; MACISAAC, H.J. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? **Ecology Letters**, n. 7, p. 721-733, 2004.
- ELTON, C. S. **The Ecology of Invasion by Animals and Plants**. London: Methuen, 1958. 183 p.
- ESPÍNOLA, L.A.; JÚLIO JR, H.F. Espécies invasoras: conceitos, modelos e atributos. **Inteciencia**, v. 32, n. 009, p. 580-585, 2007.
- FERREIRA, E.J.G.; ZUANON, J.A.S.; SANTOS, G.M. **Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará**. Brasília: IBAMA, 1998. 211 p.
- FONT, W.F. The Global Spread of Parasites: What Do Hawaiian Streams Tell Us? **BioScience**, v. 53, p. 1061-1067, 2003.
- GALIL B.S. Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea. **Marine Pollution Bulletin**, v. 55, p. 314-322, 2007.

GALLI, P.; STEFANI, F.; BENZONI, F.; ZULLINIET, A. Introduction of alien host–parasite complexes in a natural environment and the symbiota concept. **Hydrobiologia**, v. 548, p. 293-299, 2005.

HAHN, N.S.; FUGI, R.; ANDRIAN, I.F. Trophic ecology of the fish assemblages. In: THOMAZ, S.M.; AGOSTINHO, A.A.; HAHN, N.S. (Ed.). **The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation**. Maringá: EDUEM, 2004, p. 247-269.

KEANE, R.M.; CRAWLEY, M.J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, p. 164-170, 2002.

LE CREN, E.D. The length-weight relation and seasonal cycle in gonad weight and condition perch *Perca fluviatilis*. **Journal of Animal Ecology**, v. 20, p. 201-219, 1951.

LOCKWOOD, J.L.; HOOPES, M.F.; MARCHETTI, M.P. **Invasion Ecology**. Oxford: Blackwell Publishing, 2007. 304 p.

LUQUE, J.L.; POULIN, R. Metazoan parasite species richness in Neotropical fishes: hotspots and the geography of biodiversity. **Parasitology**, v. 134, p. 865-878, 2007.

MACHADO, P.M.; TAKEMOTO, R.M.; PAVANELLI, G.C. *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes, Digenea) metacercariae in fish from the floodplain of the upper Paraná River, Brazil. **Parasitology Research**, v. 97, p. 436-444, 2005.

MARTINS, M.L.; PEREIRA JR, J.; DE CHAMBRIER, A.; YAMASHITA, M.M. Proteocephalid cestode infection in alien fish, *Cichla piquiti* Kullander and Ferreira, 2006 (Osteichthyes: Cichlidae), from Volta Grande reservoir, Minas Gerais, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, v. 69, p. 189-195, 2009.

MARTINS, M.L.; SANTOS, R.S.; MARENGONI, N.G.; TAKAHASHI, H.K.; ONAKA, E.M. Seasonality of *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatidae) larvae in fishes from Paraná River, South-Western Brazil. **Boletim do Instituto de Pesca de São Paulo**, v. 35, p. 29-37, 2009.

MINCHELLA, D.J.; SCOTT, M.E. Parasitism: A Cryptic Determinant of Animal Community Structure. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 6, p. 250-254, 1991.

MWEBAZE, P.; MACLEOD, A.; TOMLINSOM, D.; BAROIS, H.; RIJPMAN, J. Economic valuation of the influence of invasive alien species on the economy of the Seychelles islands. **Ecological Economics**, v. 69, p. 2614-2623, 2010.

PELICICE, F.M.; AGOSTINHO, A.A. Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. **Biological Invasions**, v. 11, p. 1789-1801, 2009.

PIMENTEL, D.; MCNAIR, S.; JANECKA, J.; WIGHTMAN, J.; SIMMONDS, C.; O'CONNELL, C.; WONG, E.; RUSSEL, L.; ZERN, J.; AQUINO, T.; TSOMONDO, T. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 84, p. 1-20, 2001.

POULIN, R.; LEUNG, T.L.F. Taxonomic resolution in parasite community studies: are things getting worse? **Parasitology**, v.137, p. 1967-1973, 2010.

POULIN, R.; MOUILLOT, D. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. **Journal of Biogeography**, v. 30, p. 837-845, 2003.

RAHEL, F.J. Homogenization of Freshwater Faunas. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 33, p. 291-315, 2002.

RAHEL, F.J. Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. **Freshwater Biology**, v. 52, p. 696-710, 2007.

SOUZA, A.T.S. **Estudo do Parasitismo de *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Perciformes, Scianidae) por *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Trematoda, Digenea) no rio Tibagi, PR.** São Carlos, 1998. 125 f., Il. Tese (Doutorado em Ecologia e Recursos Naturais) - Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, 1998.

TARASCHEWSKI, H. Hosts and parasites as aliens. **Journal of Helminthology**, v. 80, p. 99-128, 2006.

TORCHIN, M.E.; LAFFERTY, K.D.; DOBSON, A.P.; MCKENZIE, V.J.; KURIS, A.M. Introduced species and their missing parasites. **Nature**, v. 421, p. 628-630, 2003.

TORCHIN, M.E.; LAFFERTY, K.D.; KURIS, A.M. Parasites and marine invasions. **Parasitology**, v. 124, p. 137-151, 2002.

VIEIRA, A.B.C.; SALVADOR-JR, L.F.; MELO, R.M.C.; SANTOS, G.B.; BAZZOLI, N. Reproductive biology of the peacock bass *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae), an exotic species in a Neotropical reservoir. **Neotropical Ichthyology**, v. 7, p. 745-750, 2009.

VIGNON, M.; SASAL, P.; GALZIN, R. Host introduction and parasites: a case study on the parasite community of the peacock grouper *Cephalopholis argus* (Serranidae) in the Hawaiian Islands. **Parasitology Research**, v. 104, p. 775-782, 2009.

XU, H.; DING, H.; LI, M.; QIANG, S.; GUO, J.; HAN, Z.; HUANG, Z.; SUN, H.; HE, S.; WU, H.; WAN, F. The distribution and economic losses of alien species invasion to China. **Biological Invasions**, v. 8, p. 1495–1500, 2006.

YAMADA, F.H.; SANTOS, L.N.; TAKEMOTO, R.M. Gill ectoparasite assemblages of two non-native *Cichla* populations (Perciformes, Cichlidae) in Brazilian reservoirs. **Journal of Helminthology**, in press, 2010.

## ENDOPARASITOS DE TUCUNARÉ-AZUL (*Cichla piquiti*) EM BACIAS BRASILEIRAS, NATIVA E INVADIDA: ESCAPE (DO EFEITO) DO INIMIGO

**Resumo** A Hipótese do Escape do Inimigo (HEI) é frequentemente utilizada para explicar o sucesso de organismos invasores, postulando que as espécies introduzidas escapam de seus inimigos nativos, incluindo parasitos. Neste estudo testamos esta hipótese para o tucunaré-azul (*Cichla piquiti*), um ciclídeo predador, e seus endoparasitos. Os parasitos e sua influência sobre o fator de condição relativo dos hospedeiros no ambiente nativo, o Rio Tocantins (TO), foram comparados a um ambiente em que o peixe foi introduzido, o Rio Paraná (PR). Adicionalmente, comparações das abundâncias de diplostomídeos e de larvas de nematóide *Contracaecum* sp. foram feitas entre os peixes introduzidos e dois predadores nativos do PR, *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus*. Dez espécies de endoparasitos foram registradas no total, das quais cinco ocorreram nas duas localidades. A riqueza total de parasitos foi maior no PR, mas o fator de condição relativo foi afetado pelas metacercárias *Austrodiplostomum* sp. e os cestóides *Sciadocephalus megalodiscus* apenas no TO. No PR, a abundância de *Contracaecum* sp. não diferiu entre nativos e invasores; entretanto, as metacercárias foram mais abundantes no peixe nativo *H. malabaricus*, o que pode representar uma vantagem para os invasores no caso de estarem competindo por presas. Os resultados não corroboram a idéia de que o escape dos inimigos favoreceu o sucesso no estabelecimento de *C. piquiti* no PR. Dessa forma, o escape do efeito dos parasitos parece uma explicação melhor, e futuros estudos examinando os efeitos na fisiologia e/ou fitness dos hospedeiros em regiões nativas e invadidas são necessários.

**Palavras-chave:** espécies invasoras, escape do inimigo, ecologia de parasitos, tucunaré, Rio Paraná, Rio Tocantins

**Abstract** The enemy release hypothesis (ERH) is frequently used to explain the success of invaders, postulating that introduced species have escaped from their native enemies, including parasites. Here we tested this hypothesis for the tucunaré (*Cichla piquiti*), a predatory cichlid, and its endoparasites. First, the parasites and their influence on the condition of the hosts in the native environment, the Tocantins River (TO), were compared to an environment where the fish was introduced, the Paraná River (PR). Then, comparisons of the abundances of Diplostomidae eye flukes and *Contracaecum* sp. larval nematodes were made between the introduced tucunaré and two predators native to the PR, *Hoplias*

*malabaricus* and *Raphiodon vulpinus*. Ten species of endoparasites were recorded in total, five of which occurring in both localities. Total species richness was higher in the PR, but fish condition was negatively affected by eye flukes *Austrodiplostomum* sp. and cestodes *Sciadocephalus megalodiscus* only in the TO. In the PR, abundance of *Contracaecum* sp. did not differ between natives and invaders; however, eye flukes were more abundant in the native fish *H. malabaricus*, which may represent an advantage to the invader if they were competing for prey. These results did not support the idea that the escape from parasites favoured the establishment of *C. piquiti* in the PR. Instead, the escape from the parasites' effects seems a better explanation, and further studies examining effects on host physiology and/or fitness in the native and introduced ranges are needed.

**Keywords:** invasive species, enemy release, parasite ecology, tucunaré, Paraná River, Tocantins River

## Introdução

O transporte antropogênico de espécies a novos ambientes, de forma proposital ou acidental, passou a receber grande atenção dos pesquisadores a partir da clássica publicação de Charles Elton (1958). Uma das razões para este crescente interesse é o potencial de as espécies introduzidas se tornarem invasoras, causando perda de biodiversidade através da homogeneização biótica (Rahel 2002) e consideráveis prejuízos econômicos (Born et al. 2005). Da mesma forma que o papel dos parasitos foi reconhecido tardiamente pela Ecologia de Comunidades (Minchella e Scott 1991), este também levou certo tempo para ser considerado pela Ecologia de Invasão. Neste contexto, surgiu a proposta da Hipótese do Escape do Inimigo - HEI ("Enemy Release Hypothesis" - ERH), aplicada inicialmente a plantas por Keane e Crawley (2002) e posteriormente adaptada para invasões animais. Segundo a HEI, o sucesso das espécies introduzidas pode ser explicado por três argumentos principais: (1) inimigos especialistas (entende-se por inimigos: parasitos, patógenos e predadores) estarão ausentes na nova área; (2) inimigos especialistas de hospedeiros nativos raramente colonizarão espécies não nativas; e (3) inimigos generalistas terão impacto menor em espécies introduzidas que em espécies nativas.

Um teste geral da HEI em invasões animais foi realizado por Torchin et al. (2003), os quais estudaram 26 espécies de hospedeiros, incluindo mamíferos, aves, répteis, anfíbios,

peixes, crustáceos, moluscos e seus parasitos. Os autores concluem que, de forma geral, o número de parasitos encontrado em populações nativas é maior que em populações introduzidas, e que populações introduzidas são menos parasitadas (em relação à prevalência de infecção) que populações nativas. Outros autores vêm testando a HEI para diferentes espécies de hospedeiros e parasitos, em diversos ambientes; alguns estudos dão suporte à hipótese (Kvach et al. 2007; Marr et al. 2008; Vignon et al. 2009; Roche et al. 2010; Ross et al. 2010), enquanto outros mostram que nem todos os argumentos propostos são verdadeiros para todas as situações (Poulin e Mouillot 2003; Krakau et al. 2006; Dang et al. 2009; Ondračková et al. 2009; 2010).

Testamos aqui a HEI para o tucunaré azul, *Cichla piquiti* (Cichlidae), em duas bacias brasileiras. Esta espécie de peixe é nativa da bacia Amazônica, sub-bacia Tocantins-Araguaia (Kullander e Ferreira 2006), e foi introduzida na bacia do Rio Paraná no início da década de 1990 (Santos et al. 1994 apud Vieira et al. 2009) por ser muito apreciada na pesca esportiva e pela importância comercial de sua carne (Kullander 2003). Espécies do gênero *Cichla* alcançaram elevada abundância em diversos reservatórios do Brasil e são conhecidas como predadores visuais muito invasivos por demonstrarem alta habilidade competitiva e significativa capacidade de reduzir as populações de peixes nativos no Rio Paraná (Agostinho et al. 2007; Pelicice e Agostinho 2009).

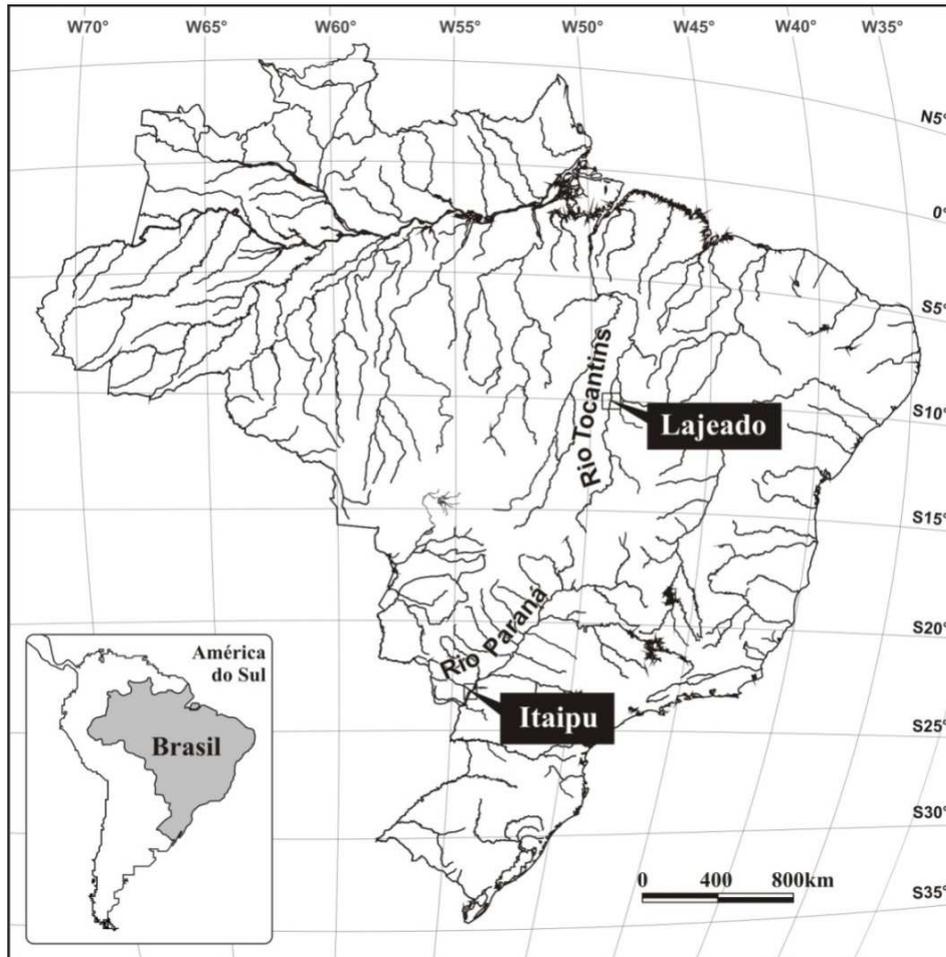
Testes prévios da HEI focaram a riqueza de espécies de parasitos e seus níveis de infecção, sem quantificar potenciais diferenças entre os ambientes nativo e invadido concernentes ao efeito real do parasitismo na biologia do hospedeiro. No presente estudo, adicionalmente a diferenças em número de parasitos, foram examinadas as relações entre infecção parasitária e fator de condição relativo do hospedeiro, fator determinante na sobrevivência e reprodução de peixes (Le Cren 1951). A HEI foi testada utilizando duas escalas de análises (Colautti et al. 2006); sob o enfoque de escala biogeográfica, foram comparadas as faunas endoparasitárias e o fator de condição relativo de *C. piquiti* entre seu ambiente nativo (Rio Tocantins), e um ambiente onde o peixe foi introduzido (Rio Paraná). Em relação à escala de comunidade, foram comparados os níveis de parasitismo e o fator de condição relativo de *C. piquiti* e duas espécies de piscívoros nativos do Rio Paraná, *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) e *Raphiodon vulpinus* (Cynodontidae) (Hahn et al. 2004). As predições são de que os hospedeiros *C. piquiti* do Rio Paraná abrigam menos endoparasitos e/ou apresentam menores reduções no fator de condição relativo decorrentes do parasitismo, quando comparados aos hospedeiros *C. piquiti* provenientes do Rio Tocantins, e também quando comparados aos hospedeiros *H. malabaricus* e *R. vulpinus* nativos do Rio Paraná.

Caso as predições estejam corretas e a HEI seja confirmada, o escape dos parasitos pode ser considerado um importante fator contribuindo para o sucesso de invasão de *C. piquiti* nas regiões invadidas.

## **Métodos**

### **Amostragem**

As coletas de peixes foram realizadas em duas áreas: (1) Rio Tocantins, reservatório de Lajeado (10°66'55"S 48°42'36"W), onde *C. piquiti* é nativo, e (2) Rio Paraná, reservatório de Itaipu (25°24'29"S 54°35'20"W), onde a espécie foi introduzida (Fig. 1). Os peixes foram capturados com varas de pesca em outubro de 2009 no Rio Tocantins e março de 2010 no Rio Paraná. Todos os peixes foram medidos (comprimento padrão) e pesados, e a condição corporal estimada pelo fator de condição relativo ( $K_n$ ), sendo este a razão entre o peso observado e o peso previsto por uma regressão de peso/comprimento considerando todos os peixes da amostra (Le Cren 1951). A necropsia dos hospedeiros e a coleta, fixação e preservação dos endoparasitos seguiu os métodos de Eiras et al. (2006); ectoparasitos não foram considerados neste estudo. Os dados dos hospedeiros *H. malabaricus* e *R. vulpinus* foram derivados de sub-amostras aleatórias de 27 peixes retiradas dos trabalhos de Almeida (1998) e Alvarenga (2008). As variáveis parasitológicas consideradas foram riqueza da infracomunidade (número de espécies de parasitos por indivíduo hospedeiro), prevalência (porcentagem de peixes infectados por uma determinada espécie de parasito) e abundância (número de parasitos por peixe do total examinado) de uma dada espécie de parasito.



**Fig. 1** Bacias hidrográficas brasileiras com indicação dos locais de coleta nas Bacias Tocantins-Araguaia e Paraná

#### Análise de dados

A primeira série de análises incluiu apenas a escala biogeográfica, isto é, *C. piquiti* das regiões nativa e invadida. Para determinar quais fatores são responsáveis pelo fator de condição relativo dos hospedeiros individuais, foi utilizado um modelo linear geral (*General Linear Model* - GLM) com o fator de condição relativo como variável resposta e as seguintes variáveis como possíveis preditores: localidade, riqueza da infracomunidade, abundância de cada uma das cinco espécies de parasitos que foram encontradas nas duas localidades (*Austrodiplostomum* sp., *Proteocephalus macrophallus*, *Proteocephalus microscopicus*, *Sciadocephalus megalodiscus* e *Contracaecum* sp.), interações entre localidade e abundância parasitária e interações entre as abundâncias de cada espécie de parasito. Para avaliar quais fatores determinam a riqueza da infracomunidade, foi gerado um modelo linear generalizado (*Generalized Linear Model* - GLZ) com a riqueza da infracomunidade como variável

resposta, assumindo distribuição de Poisson e fator de condição relativo e localidade como possíveis preditores. O comprimento dos peixes não foi incluído nos modelos que utilizaram fator de condição relativo, devido à multicolinearidade entre as variáveis. Entretanto, também foi realizado um GLZ com comprimento ao invés de fator de condição relativo como possível preditor, com o objetivo de detectar alguma possível acumulação de parasitos em função da idade. Por fim, para determinar quais fatores afetam a abundância de uma dada espécie de parasito em hospedeiros individuais, foram realizados GLZ com a abundância de cada espécie de parasito registrada nos dois ambientes como variáveis resposta, assumindo distribuição quasi-Poisson, e utilizando o fator de condição relativo do hospedeiro e abundância de todas as outras espécies de parasitos como possíveis preditores. Novamente os mesmos GLZ foram realizados utilizando comprimento no lugar de fator de condição relativo. Para as primeiras duas análises, a seleção dos melhores modelos foi baseada no critério de informação de Akaike (AIC). Para os modelos assumindo distribuição quasi-Poisson, quasi-AIC foi utilizado para selecionar o modelo mais parcimonioso. Os modelos só incluíram espécies de parasitos que foram encontradas nas duas localidades e os preditores foram considerados significativos para o modelo utilizando  $\alpha=0,05$ .

Análises adicionais foram conduzidas na escala de comunidade, comparando *C. piquiti* aos predadores nativos do Rio Paraná. O teste de Mann-Whitney foi utilizado para detectar diferenças nas abundâncias de metacercárias da família Diplostomidae entre o hospedeiro introduzido *C. piquiti* e o hospedeiro nativo *H. malabaricus*. O teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para comparar as abundâncias da larva de nematóide *Contracaecum* sp. entre o hospedeiro introduzido *C. piquiti* e os hospedeiros nativos *H. malabaricus* e *R. vulpinus*. Por fim foi realizado outro GLM com o fator de condição relativo dos peixes como variável resposta e dois potenciais preditores: espécie de hospedeiro (*C. piquiti* e *R. vulpinus*; *H. malabaricus* não foi incluído por não haver dados de fator de condição relativo disponíveis para esta espécie) e abundância de *Contracaecum* sp., para determinar se o fator de condição relativo da espécie introduzida é mais afetado pela abundância do parasito que o fator de condição relativo das espécies nativas. Todas as análises foram conduzidas no ambiente R, versão 2.7.2 (R Development Core Team 2010).

## Resultados

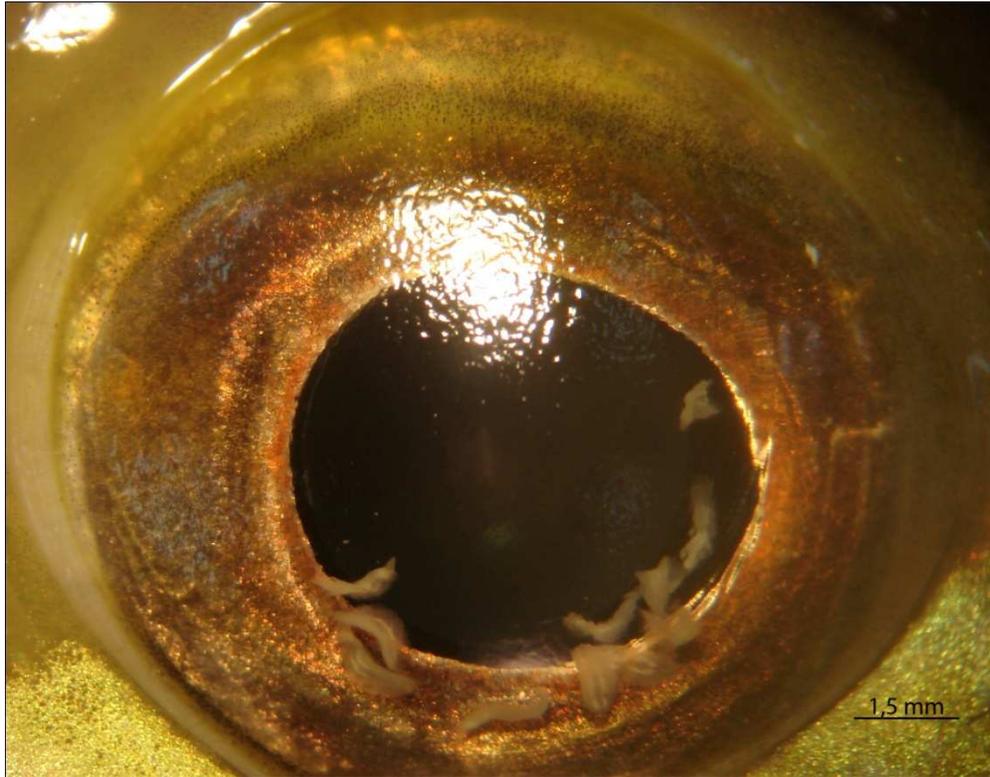
No total, 51 *Cichla piquiti* foram coletados, 24 no Rio Tocantins e 27 no Rio Paraná, com comprimento padrão variando de 20,4 a 42,7 ( $31,9\pm 5,3$ ). Os endoparasitos encontrados

totalizaram 7.400 indivíduos, pertencentes a dez espécies, cinco espécies presentes nas duas localidades (Tabela 1). Sete espécies de endoparasitos foram encontradas em peixes do Rio Tocantins e oito em peixes do Rio Paraná. Como a taxonomia e identificação em nível específico de formas larvais de Diplostomidae (Fig. 2) e *Contracaecum* são muito complexas e não há estudos de taxonomia específica para as regiões amostradas, não podemos afirmar que as mesmas espécies estão parasitando os peixes nas duas bacias. Entretanto, consideramos que mesmo sendo o caso de diferentes espécies de metacercárias e nematóides, estas ainda possuem biologia similar e afetam o hospedeiro de forma análoga.

De acordo com o modelo utilizando fator de condição relativo do hospedeiro como variável resposta (Tabela 2), houve interação significativa entre as abundâncias dos parasitos *Austrodiplostomum* sp. e *S. megalodiscus*, e *P. macrophallus* e *S. megalodiscus*, indicando que o efeito de um parasito no fator de condição relativo do hospedeiro foi dependente da presença do outro. Por exemplo, a abundância de *Austrodiplostomum* sp. correlacionou-se significativamente e negativamente com o fator de condição relativo do hospedeiro na ausência de *S. megalodiscus*, mas positivamente na sua presença. Por outro lado, a abundância da larva de nematóide *Contracaecum* sp. mostrou correlação negativa significativa com o fator de condição relativo dos hospedeiros nas duas localidades, independente da presença de outros parasitos. As abundâncias dos parasitos *Austrodiplostomum* sp. e *S. megalodiscus* também correlacionaram-se negativamente com o fator de condição relativo do hospedeiro, mas apenas em peixes do ambiente nativo. Em relação à riqueza das infracomunidades, nenhum dos preditores considerados se correlacionou significativamente com a variável resposta. Quase todos os modelos construídos com as abundâncias dos parasitos como variáveis resposta revelaram nenhum preditor significativo. No modelo de fator de condição relativo, apenas a abundância de *Contracaecum* sp. correlacionou-se negativamente com a condição dos peixes (Fig. 3). No modelo de comprimento, a abundância de *Contracaecum* sp. também correlacionou-se positivamente com o ambiente nativo, e a abundância de *P. microscopicus* correlacionou-se positivamente com o comprimento. Nenhum preditor foi retido nos modelos utilizando as abundâncias de *Austrodiplostomum* sp., *P. macrophallus* e *S. megalodiscus* como variáveis resposta.

**Tabela 1** Endoparasitos de *Cichla piquiti* no ambiente nativo, Rio Tocantins, e no ambiente invadido, Rio Paraná (P = prevalência; AM = abundância média de parasitismo, *i.e.*, número médio de parasitos por hospedeiro analisado)

Localidade	Grupo taxonômico	Parasito	Sítio de infecção	P(%)	AM
Rio Tocantins (n=24)	Digenea	<i>Austrodiplostomum</i> sp.	Humor aquoso	13	0,13(±0,33)
		Cistos	Nadadeira	4	—
	Cestoda	<i>Proteocephallus macrophallus</i> (Diesing, 1850)	Intestino	42	1,50(±2,75)
		<i>Proteocephallus microscopicus</i> (Woodland, 1935)	Intestino	83	176,00(±541,03)
		<i>Sciadocephalus megalodiscus</i> (Diesing, 1850)	Intestino	58	6,42(±10,64)
	Nematoda	<i>Contraecaecum</i> sp. (larva)	Mesentério e intestino	92	25,67(±30,16)
<i>Cucullanus</i> sp.		Intestino	29	0,58(±1,10)	
Rio Paraná (n=27)	Digenea	<i>Austrodiplostomum</i> sp.	Humor aquoso	26	3,92(±13,24)
		<i>Sphincterodiplostomum</i> sp. (larva)	Intestino	4	0,04(±0,19)
	Cestoda	<i>Proteocephalus macrophallus</i>	Intestino e estômago	70	10,38(±23,42)
		<i>Proteocephalus microscopicus</i>	Intestino e estômago	78	70,42(±108,01)
		<i>Sciadocephalus megalodiscus</i>	Intestino	11	10,13(±46,16)
	Nematoda	Cistos	Mesentério	4	—
<i>Contraecaecum</i> sp. (larva)		Mesentério, estômago e intestino	59	2,92(±4,42)	
		<i>Procamallanus (Spirocamallanus) rarus</i>	Intestino	4	0,17(±0,77)



**Fig. 2** Espécimes de *Austrodiplostomum* sp. (Diplostomidae) parasitando o humor aquoso de *Cichla piquiti* do Rio Paraná

**Tabela 2** Preditores retidos nos melhores modelos das análises GLM e GLZ, utilizando o critério de informação de Akaike, com fator de condição relativo (Kn) (distribuição de Gauss) e riqueza da infracomunidade de endoparasitos (distribuição de Poisson) de *Cichla piquiti* no ambiente nativo, Rio Tocantins, e no ambiente invadido, Rio Paraná como variáveis resposta ( $\alpha=0,05$ )

Preditores	Fator de condição relativo (Kn)		Riqueza da infracomunidade			
			Modelo de Kn		Modelo de comprimento	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>p</i>	<i>z</i>	<i>P</i>
Localidade (Tocantins)	1,16	0,25	0,97	0,33	0,97	0,33
Riqueza da infracomunidade	-1,20	0,23	—	—	—	—
<i>Austrodiplostomum</i> sp.	-0,94	0,35	—	—	—	—
<i>Proteocephalus macrophallus</i>	0,61	0,55	-0,21	0,83	-0,21	0,83
<i>Proteocephalus microscopicus</i>	0,82	0,41	1,05	0,29	1,05	0,29
<i>Sciadocephalus megalodiscus</i>	0,44	0,66	—	—	—	—
<i>Contracaecum</i> sp.	-2,34	0,02*	1,65	0,10	1,65	0,10
Tocantins x <i>Austrodiplostomum</i> sp.	-2,19	0,03*	—	—	—	—
Tocantins x <i>P. macrophallus</i>	1,22	0,23	1,89	0,06	1,89	0,06
Tocantins x <i>S. megalodiscus</i>	-3,06	0,01*	—	—	—	—
Tocantins x <i>Contracaecum</i> sp.	—	—	-1,65	0,10	-1,65	0,10
<i>Austrodiplostomum</i> sp. x <i>S. megalodiscus</i>	3,47	0,01*	—	—	—	—
<i>P. macrophallus</i> x <i>P. microscopicus</i>	—	—	1,71	0,09	1,71	0,09
<i>P. macrophallus</i> x <i>S. megalodiscus</i>	2,60	0,01*	—	—	—	—
<i>P. macrophallus</i> x <i>Contracaecum</i> sp.	-1,41	0,16	—	—	—	—
<i>P. microscopicus</i> x <i>Contracaecum</i> sp.	1,34	0,18	—	—	—	—

\*Valores significativos



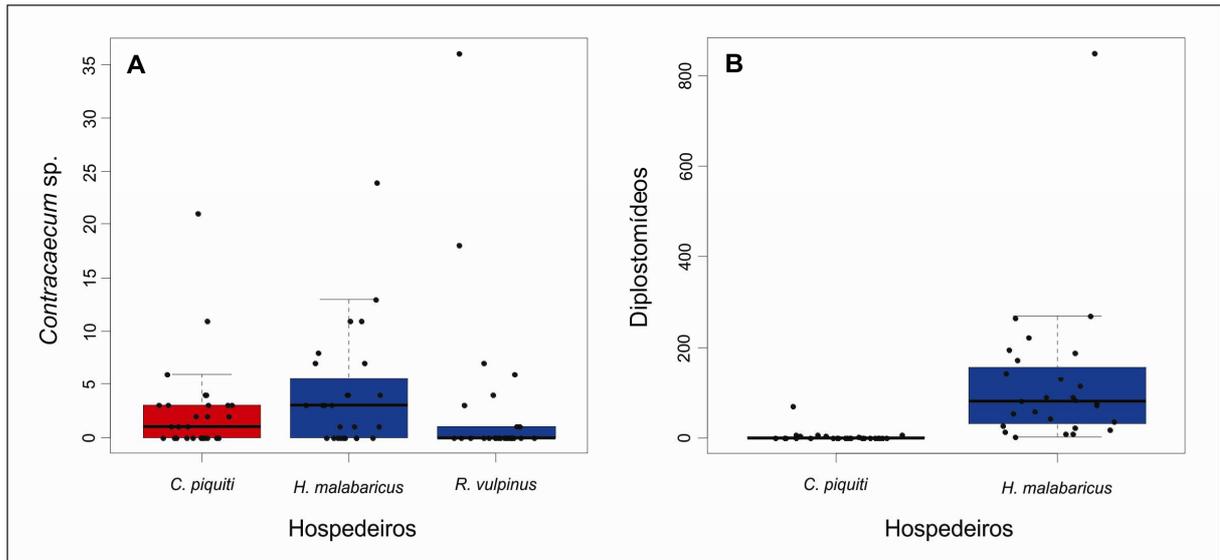
De acordo com o teste de Mann-Whitney, as abundâncias da larva de nematóide *Contracaecum* sp. não diferiram entre hospedeiros nativos do Rio Paraná e introduzidos neste ambiente, apenas entre hospedeiros nativos (Tabela 3, Fig. 4A). Em relação às metacercárias, os valores de abundância foram significativamente maiores no hospedeiro nativo *H. malabaricus* (U=1656,5, P=0,007; Fig. 4B).

O modelo construído utilizando o fator de condição relativo do hospedeiro introduzido *C. piquiti* e do hospedeiro nativo *R. vulpinus* como variável resposta mostrou que a espécie de hospedeiro e a abundância de *Contracaecum* sp. não são preditores fortes do fator de condição relativo destes peixes no Rio Paraná, já que nenhuma das variáveis foi retida no modelo.

**Tabela 3** Resultados dos testes de Kruskal-Wallis e Mann-Whitney, com as abundâncias de *Contracaecum* sp. nos hospedeiros *Cichla piquiti*, *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus* do Rio Paraná

Hospedeiros de <i>Contracaecum</i> sp. (n=81)	Kruskal-Wallis		Mann-Whitney	
	H	P	U	P
<i>C. piquiti</i> x <i>H. malabaricus</i> x <i>R. vulpinus</i>	6,728	0,035*	—	—
<i>C. piquiti</i> x <i>H. malabaricus</i>	—	—	296,5	0,229
<i>C. piquiti</i> x <i>R. vulpinus</i>			454,0	0,088
<i>H. malabaricus</i> x <i>R. vulpinus</i>			495,5	0,015*

\*Valores significativos



**Fig. 4** Abundâncias do nematóide *Contracaecum* spp. (A) e de metacercárias da família Diplostomidae (B) no peixe introduzido *Cichla piquiti* (em vermelho) e nos hospedeiros nativos *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus* (em azul), no Rio Paraná

## Discussão

A hipótese do escape do inimigo (HEI) é por vezes utilizada para explicar o sucesso de espécies invasoras (Torchin et al. 2003). Os achados do presente estudo, entretanto, sugerem que talvez uma variante da HEI possa fornecer explicação melhor para o sucesso da espécie *Cichla piquiti* no Rio Paraná. De fato, nossos resultados tanto na escala biogeográfica quanto na escala de comunidade indicam que o peixe introduzido não sofreu um escape de seus parasitos nativos, mas pode sim ter escapado dos efeitos negativos destes parasitos na região invadida.

### Escala biogeográfica

Contrariando o esperado, a riqueza total de parasitos foi maior em *C. piquiti* do ambiente invadido, quando comparado à área onde o peixe é nativo, apesar da riqueza da infracomunidade não ter sido diferente entre as localidades. Em outras palavras, apesar do “pool” local de espécies de parasitos infectando *C. piquiti* ser maior onde este foi introduzido, o número médio de espécies de parasitos por hospedeiro individual não diferiu entre as duas localidades. O hospedeiro introduzido não sofreu um alívio do número de espécies de parasitos abrigados e nem mesmo da composição específica. As comunidades apresentam-se

muito parecidas em termos de interações, pois as espécies que diferem entre as localidades têm prevalências e abundâncias muito baixas. Entretanto, a riqueza de espécies não é um bom indicativo do “escape do inimigo”, pois a redução no número de espécies de parasitos teoricamente poderia diminuir a competição interespecífica dentro da infracomunidade, potencialmente resultando no aumento da abundância das espécies restantes.

A maioria das espécies de parasitos foi encontrada nas duas localidades (*Austrodiplostomum* sp., *P. macrophallus*, *P. microscopicus*, *S. megalodiscus* e *Contracaecum* sp.). Para as três espécies de cestóides (*P. macrophallus*, *P. microscopicus* e *S. megalodiscus*), isso significa que eles foram introduzidos na nova área, já que o único registro destas espécies no Rio Paraná é para *Cichla kelberi* (Takemoto e Pavanelli 1996; Takemoto et al. 2009), outro peixe nativo da bacia Amazônica e introduzido na região, e a única outra fonte possível de introdução destes parasitos. A presença dos cestóides no novo ambiente contrasta com o estudo de Kennedy e Bush (1994) com o salmónídeo *Oncorhynchus mykiss*, o qual argumenta que parasitos especialistas são mais susceptíveis a serem perdidos em ambientes invadidos, por dependerem de uma estreita gama de táxons de hospedeiros. Infelizmente, pouco é conhecido sobre o ciclo de vida de espécies da ordem Proteocephalidea na América do Sul, mas sabe-se que eles geralmente requerem três hospedeiros, um invertebrado (copépode) e dois vertebrados (peixes) (Dick et al. 2006). De alguma forma, estes cestóides foram capazes de completar seus ciclos de vida no novo ambiente, mantendo populações com níveis consideráveis de prevalência e abundância. O congênico introduzido *C. kelberi* também abriga estes cestóides e pode desempenhar um papel importante na dinâmica de população destes parasitos. Casos de introdução e estabelecimento de parasitos juntamente com seus hospedeiros foram reportados por Jiménez-García et al. (2001) e Ramalho et al. (2009), e parecem depender mais da eficiência de transmissão do parasito que da pressão do propágulo (MacLeod et al. 2010).

As larvas dos parasitos *Austrodiplostomum* sp. (Diplostomidae) e *Contracaecum* sp. foram observadas parasitando *C. piquiti* nas duas localidades, mas não podemos determinar se foram introduzidas, pois não é possível assegurar que elas se tratam da mesma espécie sem realizar um estudo genético e/ou infecções experimentais. A taxonomia das formas larvais de *Austrodiplostomum* ainda é obscura, principalmente na América do Sul (Galazzo et al. 2002; Niewiadomska 2005). Um trabalho recente de Locke et al. (2010) sobre a diversidade de metacercárias de *Diplostomum* spp. separou 12 espécies muito similares apenas pelo seu genótipo, isto considerando somente o Canadá. A mesma diversidade críptica pode estar caracterizando *Austrodiplostomum* nas bacias da América do Sul. A identificação de larvas de

*Contracaecum* em nível específico também é confusa (Moravec 1998), envolvendo muita incerteza. Além disso, *Austrodiplostomum* e *Contracaecum* utilizam aves e mamíferos (no caso de *Contracaecum*) piscívoros como hospedeiros definitivos (Niewiadomska 2005; Molnár et al. 2006) e estes hospedeiros poderiam ter forte influência na fauna parasitária de peixes das duas localidades. As duas espécies de parasitos encontradas no Rio Tocantins que não foram registradas no Rio Paraná, um cisto de digenético e o nematóide *Cucullanus* sp., foram também os menos prevalentes no ambiente nativo, indicando que estes talvez não tenham sido introduzidos no novo ambiente como consequência da natureza de amostragem das introduções de hospedeiros (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004).

Apesar da aquisição de parasitos nativos por espécies introduzidas ter sido reportada com frequência (Criscione e Font 2001; Jiménez-García et al. 2001; Poulin e Mouillot 2003; Krakau et al. 2006; Kvach e Skóra 2007; Kelly et al. 2009; Ondračková et al. 2009; Roche et al. 2010), apenas duas espécies, uma larva de digenético, *Sphincterodiplostomum* sp. e um nematóide adulto, *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *rarus*, foram encontrados em hospedeiros introduzidos no Rio Paraná. *Sphincterodiplostomum* sp. (larva) foi registrada parasitando outros peixes piscívoros na região, *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) e *Hemisorubim platyrhynchos* (Pimelodidae) (Takemoto et al. 2009). Considerando que apenas um espécime foi encontrado em *C. piquiti*, não podemos afirmar que o parasito é capaz de infectar o novo hospedeiro, pois infecção acidental é uma possibilidade. O mesmo é verdade para *Procamallanus* (*Spirocamallanus*) *rarus*, pois parasitos deste subgênero podem ser encontrados em diversos hospedeiros na região (Takemoto et al. 2009) e apenas um espécime foi coletado em *C. piquiti*. É também possível que o novo peixe seja resistente às espécies de parasitos nativas, fato reportado por Fromme e Dybdahl (2006) para moluscos de água doce.

A interação entre parasitos nos modelos pode ser interpretada como efeitos sinérgicos ou compensatórios de suas abundâncias no hospedeiro. Por exemplo, a abundância de *Austrodiplostomum* sp. tendeu à correlação negativa com o fator de condição relativo do hospedeiro na ausência de *S. megalodiscus*, mas quase positiva em sua presença. Talvez o maior consumo de peixes servindo como hospedeiros intermediários para *S. megalodiscus* e a consequente infecção do hospedeiro definitivo por este cestóide, tenha compensado qualquer efeito negativo que *Austrodiplostomum* sp. pudesse exercer sobre o fator de condição relativo do hospedeiro. A natureza dessas interações só pode ser elucidada por infecções experimentais em conjunto com o monitoramento de resposta imune e crescimento dos hospedeiros.

A espécie de cestóide mais abundante e prevalente, *P. microscopicus*, alcançou níveis similares de infecção nos dois ambientes e sua abundância não se correlacionou com o fator de condição relativo dos hospedeiros. Provavelmente estas duas características, altos níveis de parasitismo e ausência de influência significativa no fator de condição relativo do hospedeiro, foram responsáveis pelo sucesso no estabelecimento do cestóide no ambiente invadido, somados à presença de outra espécie de hospedeiro, *C. kelberi*.

O oposto foi observado para outras espécies de parasitos. *Austrodiplostomum* sp. e *S. megalodiscus* exerceram efeito negativo apenas em peixes da região nativa e não afetaram a mesma espécie de peixe na região invadida. Isto pode indicar não um “escape do inimigo”, mas um “escape do efeito do inimigo” para os peixes introduzidos, já que a ocorrência e abundância dos parasitos não diferiram entre as localidades. De acordo com Colautti et al. (2004), em uma situação onde o sucesso de introdução e estabelecimento depende apenas da saúde do hospedeiro, os parasitos com fortes efeitos serão excluídos mais prontamente da população introduzida. No caso de *C. piquiti*, dois efeitos gargalo podem ter ocorrido, sendo estes não mutuamente excludentes: (1) a população de hospedeiros do Rio Paraná pode ser o resultado de uma seleção de peixes com maior resistência aos efeitos do parasitismo; e (2) os parasitos *Austrodiplostomum* sp. e *S. megalodiscus* podem ter sofrido seleção, se tornando menos patogênicos. Já que a magnitude do escape é proporcional à importância ecológica dos inimigos deixados para trás (Torchinet al. 2002), neste caso *C. piquiti* “escapou” da influência negativa destas duas espécies de parasitos sobre seu fator de condição relativo (Kn).

*Contracaecum* sp. apresentou correlação negativa com o fator de condição relativo dos hospedeiros em ambas as localidades. Isso era esperado, considerando que larvas de anisakídeos são conhecidas por sua elevada patogenicidade (Moraves, 1998). Apesar de a correlação negativa ter ocorrido nas duas localidades, *Contracaecum* sp. foi mais abundante e prevalente no Rio Tocantins; assim, a carga parasitária foi maior no ambiente nativo e mais hospedeiros na população nativa estavam parasitados. Além disso, a abundância do cestóide *P. microscopicus* correlacionou-se positivamente com o comprimento dos peixes nas duas localidades, o que poderia ser o resultado de um simples processo relacionado ao envelhecimento, onde o hospedeiro acumula parasitos ao longo de sua vida (Dogiel et al. 1958), como reportado por Machado et al. (2000) para a mesma espécie de parasito em *Cichla kelberi* (anteriormente registrado como *C. monoculus*) no Rio Paraná.

## Escala de comunidade

Os resultados para a abundância de *Contracaecum* sp. no Rio Paraná indicam que o parasito não possui efeito reduzido no fator de condição relativo da espécie introduzida no Rio Paraná quando comparado às espécies nativas, considerando a abundância do parasito e também sua correlação com o fator de condição relativo do hospedeiro. Dessa forma, se existe alguma vantagem para o invasor relacionada ao parasitismo no novo ambiente, esta não envolve parasitos generalistas que exibem especificidade de hospedeiro muito baixa, como é o caso de *Contracaecum* sp. Em contrapartida, hospedeiros nativos foram mais fortemente parasitados por diplostomídeos, outro grupo generalista. Neste caso, deve haver uma vantagem significativa para o invasor, pois as metacercárias têm efeito direto sobre a eficiência de alimentação e risco de predação dos hospedeiros. Diplostomídeos podem induzir a formação de catarata nos olhos dos peixes (Sepällä et al. 2011) e, dessa forma, manipular o comportamento do hospedeiro ao reduzir sua capacidade de capturar a presa, tornando-o mais suscetível à predação pelo hospedeiro definitivo, uma ave piscívora (Voutilainen et al. 2008). Roche et al. (2010) reportam que a abundância de várias espécies de parasitos de tilápia (*Oreochromis niloticus*), um ciclídeo introduzido na região do canal do Panamá, é menor no peixe introduzido que no peixe nativo *Vieja maculicauda*. Similarmente, Krakau et al. (2006) e Dang et al. (2009) encontraram que a prevalência e intensidade de parasitos nativos é menor em bivalves introduzidos, comparado a bivalves nativos. Baixos níveis de parasitismo em hospedeiros introduzidos podem indicar que os parasitos não estão evolucionariamente preparados para infectar estes novos hospedeiros, ou mesmo que existe um investimento diferente na resposta imune por parte dos invasores e nativos (Cornet et al. 2010). Ao considerar a evolução parasito-hospedeiro, os parasitos locais devem ser mais eficientes em explorar hospedeiros nativos que introduzidos (Fromme e Dybdahl 2006; Genner et al. 2008; Cornet et al. 2010).

Em conclusão, os presentes resultados utilizando os endoparasitos como inimigos naturais dos peixes não dão suporte a HEI como possível explicação para o sucesso de *C. piquiti* no novo ambiente. A troca de hospedeiros nativos pelos introduzidos não ocorreu, mesmo com inimigos especialistas do gênero *Cichla* sendo também introduzidos na região (cestóides). Além disso, a abundância de inimigos generalistas (*Austrodiplostomum* sp. e *Contracaecum* sp.) em hospedeiros nativos e introduzidos no ambiente invadido mostrou, em parte, tendência oposta àquelas previstas pela HEI. No caso de *C. piquiti*, a baixa abundância de *Austrodiplostomum* sp. comparada ao observado no hospedeiro nativo *H. malabaricus*,

pode ser considerada uma vantagem se as duas espécies de peixes estiverem competindo pela presa. Finalmente, o fato de algumas espécies de parasitos exercerem efeitos negativos no fator de condição relativo dos hospedeiros apenas no ambiente nativo mostrou que talvez a explicação para o sucesso na invasão não esteja no escape de certos parasitos *per se*, mas sim no escape do efeito destes inimigos. É evidente que não é suficiente olhar apenas para o número de espécies de parasitos infectando hospedeiros introduzidos nas regiões nativas e invadidas; é também necessário observar os efeitos do parasitismo na fisiologia e/ou *fitness* do hospedeiros nativos e invasores.

## Referências

- Agostinho AA, Gomes LC, Pelicice FM (2007) Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil. Eduem, Maringá
- Almeida SC (1998) Ecologia de parasitas de *Hoplias malabaricus* do rio Paraná, região de Porto Rico, PR. Dissertation, Universidade Estadual de Maringá
- Alvarenga FMS (2008) Estudo taxonomico e ecológico de endoparasitos do dourado-facão *Raphiodon vulpinus* Spix & Agassiz, 1829, na planície de inundação do alto rio Paraná. Monograph, State University of Maringá
- Born A, Rauschmayer F, Brauer (2005) Economic evaluation of biological invasions — a survey. *Ecol Econ* 55:321-336. doi: 10.1016/j.ecolecon.2005.08.014
- Colautti RI, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2006) Propagule pressure: a null model for biological invasions. *Biol Invasions* 8:1023-1037. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00616.x
- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, MacIsaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol Lett* 7:721-733
- Cornet S, Sorci G, Moret Y (2010) Biological invasion and parasitism: invaders do not suffer from physiological alterations of the acanthocephalan *Pomphorhynchus laevis*. *Parasitology* 137:137-147. doi: 10.1017/S0031182009991077
- Criscione CD, Font WF (2001) The guest playing the host: colonization of the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, by helminth parasites in Southeastern Louisiana. *J. Parasitol.* 87(6):1273-1278
- Dang C, Montaudouin X, Bald J, Jude F, Raymond N, Lanceleur L, Paul-Pont I, Caill-Milly N (2009) Testing the enemy release hypothesis: trematode parasites in the non-indigenous Manila clam *Ruditapes philippinarum*. *Hydrobiologia* 630:139-148. doi: 10.1007/s10750-009-9786-9
- Dick TA, Chambers C, Isinguzo I (2006) Cestoidea (Phylum Platyhelminthes). In: Woo PTK (ed) *Fish Diseases and Disorders*, Vol. 1. CABI, Wallingford, 396. 391-416
- Dogiel VA, Petrushevski GK, Polyanski Y I (1958) *Parasitology of Fishes*. Oliver & Boyd, London
- Eiras JC, Takemoto RM, Pavanelli GC (2006) *Métodos de estudos e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. EDUEM, Maringá
- Elton CS (1958) *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. Methuen, London

Fromme AE, Dybdahl MF (2006) Resistance in introduced populations of a freshwater snail to native range parasites. *J Evol Biol* 19:1948-1955. doi: 10.1111/j.1420-9101.2006.01149.x

Galazzo DE, Dayanandan D, Marcogliese DJ, McLaughlin JD (2002) Molecular systematic of some North American species of *Diplostomum* (Digenea) based on rDNA-sequence data and comparisons with European congeners. *Can J Zool* 30:2207-2217

Genner MJ, Michel E, Todd JA (2008) Resistance of an invasive gastropod to an indigenous trematode parasite in Lake Malawi. *Biol Invasions* 10:41-49. doi: 10.1007/s10530-007-9105-1

Hahn NS, Fugi R, Andrian IF (2004) Trophic ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (ed) *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Eduem, Maringá, pp 247-269

Jiménez-García MI, Vidal-Martínez VM, López-Jiménez S (2001) Monogeneans in Introduced and Native Cichlids in México: Evidence for Transfer. *J Parasitol* 87(4): 907-909.

Keane RM, Crawley MJ, (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17(4): 164-170

Kelly DW, Paterson RA, Townsend CR, Poulin R, Tompkins, DM (2009) Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshwat Biol* 54:1805-1818. doi: 10.1111/j.1365-2427.2009.02228.x

Kennedy CR, Bush AO (1994) The relationship between pattern and scale in parasite communities: a stranger in a strange land. *Parasitology* 109:187-196

Krakau M, Thielges DW, Reise K. (2006) Native parasites adopt introduced bivalves of the North Sea. *Biol Invasions* 8:919-925. doi: 10.1007/s10530-005-4734-8

Kullander SO (2003) Family Cichlidae (Cichlids). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ (ed) *Check list of the freshwater fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, pp 605-656

Kullander SO, Ferreira EJJ (2006) A review of the South American cichlid genus *Cichla*, with descriptions of nine new species (Teleostei: Cichlidae). *Ichthyol Explor Freshwaters* 17(4):289-398

Kvach Y, Skóra KE (2007) Metazoa parasites of the invasive round goby *Apollonia melanostoma* (*Neogobius melanostomus*) (Pallas) (Gobiidae: Osteichthyes) in the Gulf of Gdańsk, Baltic Sea, Poland: a comparison with the Black Sea. *Parasitol Res* 100:767-774. doi: 10.1007/s00436-006-0311-z

Le Cren ED (1951) The length-weight relation and seasonal cycle in gonad weight and condition perch *Perca fluviatilis*. *J Anim Ecol* 20(2):201-219

Locke SA, Mclaughlin JD, Dayanandan S, Marcogliese DJ (2010) Diversity and specificity in *Diplostomum* spp. metacercariae in freshwater fishes revealed by cytochrome c oxidase I and internal transcribed spacer sequences. *Int J Parasitol* 40(3): 333-343. doi: 10.1016/j.ijpara.2009.08.012

Maar SR, Mautz WJ, Hara AH (2008) Parasite loss and introduced species: a comparison of the parasites of the Puerto Rican tree frog, (*Eleutherodactylus coqui*), in its native and introduced ranges. *Biol Invasions* 10:1289-1298. doi: 10.1007/s10530-007-9203-0

Machado PM, Almeida SC, Pavanelli GC, Takemoto RM (2000) Ecological Aspects of Endohelminths Parasitizing *Cichla monoculus* Spix, 1831 (Perciformes: Cichlidae) in the Paraná River near Porto Rico, State of Paraná, Brazil. *Comp Parasitol* 67(2):210-217

MacLeod CJ, Paterson AM, Tompkins DM, Duncan R (2010) Parasites lost – do invaders miss the boat or drown on arrival? *Ecol Lett* 13:516-527. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01446.x

Minchella DJ, Scott ME (1991) Parasitism: A Cryptic Determinant of Animal Community Structure. *Trends Ecol Evol* 6(8):250-254.

Molnár K, Buchmann K, Székely C (2006). Phylum Nematoda. In: Woo PTK (ed) *Fish Diseases and Disorders*, Vol. 1. CABI, Wallingford , pp 417-443

Moravec F (1998) *Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region*. Academia, Praha

Niewiadomska K (2005) Family Diplostomidae Poirier, 1886. In: Gibson DI, Jones A, Bray RA (ed) *Keys to the Trematoda*, Vol. 1. CAB International, London, pp 167–196

Ondračková M, Dávidová M, Blazek R, Gelnar M, Jurajda P (2009) The interaction between an introduced fish host and local parasite fauna: *Neogobius kessleri* in the middle Danube River. *Parasitol Res* 105:201-208. doi: 10.1007/s00436-009-1384-2

Ondračková M, Francová K, Dávidová M, Polacik M., Jurajda P (2010) Condition status and parasite infection of *Neogobius kessleri* and *N. melanostomus* (Gobiidae) in their native and non-native area of distribution of the Danube River. *Ecol Res* 25:857-866. doi: 10.1007/s11284-010-0716-0

Pelicice FM, Agostinho AA (2009) Fish fauna destruction after the introduction of a non-native predator (*Cichla kelberi*) in a Neotropical reservoir. *Biol Invasions* 11:1789-1801. doi: 10.1007/s10530-008-9358-3

Poulin R, Mouillot D (2003) Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. *J Biogeogr* 30:837-845

R Development Core Team (2010) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>

Rahel FJ (2002) Homogenization of Freshwater Faunas. *Annu Rev Ecol Syst* 33:291-315. doi: 10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150429

Ramalho ACO, Schwartz HO, Péres Jr AK (2009) Helminths from an introduced species *Tupinambis merianae*, and two endemic species (*Trachylepis atlantica* and *Amphisbaena ridleyi*) from Fernando de Noronha Archipelago, Brazil. *J Parasitol* 95(4): 1026-1028. doi: 10.1645/GE-1689.1

Roche DG, Leung B, Mendoza EF, Torchin ME (2010) Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *Int J Parasitol*. doi: 10.1016/j.ijpara.2010.05.007

Ross JL, Ivanova ES, Severns PM, Wilson MJ (2010) The role of parasite release in invasion of the USA by European slugs. *Biol Invasions* 12:603-610. doi: 10.1007/s10530-009-9467-7

Sepällä O, Karnoven A, Valtonen ET (2011) Eye fluke-induced cataracts in natural fish populations: is there potential for host manipulation? *Parasitology* 138:209-214

Takemoto RM, Pavanelli GC (1996) Proteocephalidean Cestodes in the Freshwater Fish *Cichla monoculus* from the Paraná River, Brazil. *Stud Neotrop Fauna Environ* 31: 123-127

Takemoto RM, Pavanelli GC, Lizama MAP, Lacerda ACF et al. (2009) Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz J Biol* 69(2):691-705

Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421(6):628-630

Torchin ME, Lafferty KD, Kuris AM (2002). Parasites and marine invasions. *Parasitology* 124: 137-151

Vieira ABC, Salvador-Jr LF, Melo RMC, Santos GB, Bazzoli N (2009) Reproductive biology of the peacock bass *Cichla piquiti* (Perciformes: Cichlidae), an exotic species in a Neotropical reservoir. *Neotrop ichthyol* 7(4):745-750

Vignon M, Sasal P, Galzin R (2009) Host introduction and parasites: a case study on the parasite community of the peacock grouper *Cephalopholis argus* (Serranidae) in the Hawaiian Islands. *Parasitol Res* 104:775-782. doi: 10.1007/s00436-008-1254-3

Voutilainen A, Figueiredo K, Huuskonen H (2008) Effects of the eye fluke *Diplostomum spathaceum* on the energetics and feeding of Arctic charr *Salvelinus alpinus*. J Fish Biol 73:2228-2237. doi: 10.1111/j.1095-8649.2008.02050.x

## FAZENDO NOVOS INIMIGOS? A HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO APLICADA A *Plagioscion squamosissimus* (SCIAENIDAE) E SEUS ENDOPARASITOS EM BACIAS NATIVAS E INVADIDA

**RESUMO:** Invasões biológicas são consideradas uma grande ameaça à biodiversidade mundial, mas o papel dos parasitos neste processo ainda é pouco investigado. Testamos aqui a Hipótese do Escape do Inimigo (ERH), que explica parte do sucesso das espécies invasoras pela perda de seus inimigos (parasitos e predadores) nativos, utilizando os endoparasitos da corvina *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) em três bacias brasileiras. Coletas foram realizadas em dois rios onde a espécie é nativa, Rio Solimões (SO) e Rio Tocantins (TO), e em um rio onde a espécie foi introduzida, o alto Rio Paraná (PR). Abundâncias de diplostomídeos e larvas de nematóides foram comparadas entre *P. squamosissimus* e dois competidores nativos no PR, *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus*. No total, 13 espécies de endoparasitos foram registradas, mas apenas *Austrodiplostomum* sp. e cistos de cestóides estavam presentes em todos os ambientes. Apesar da riqueza da infracomunidade ter sido semelhante, a composição de espécies foi muito distinta entre as localidades. O uso de modelos lineares gerais com o fator de condição relativo dos peixes como variável resposta, e abundância das espécies mais prevalentes de parasitos como possíveis predadores, demonstrou que a condição dos peixes estava negativamente correlacionada com a abundância de parasitos apenas no ambiente nativo (TO). A abundância de metacercárias de diplostomídeos foi maior no PR, e na espécie nativa *H. malabaricus* quando comparada à espécie invasora, o que pode ser considerado uma vantagem para *P. squamosissimus* se estes estiverem competindo por presas. Mas apesar de *P. squamosissimus* ter perdido a maioria de seus parasitos nativos, como predito pela HEI, o peixe agora atua como um hospedeiro de parasitos generalistas nativos.

**ABSTRACT:** Biological invasions are considered a major threat to biodiversity around the world, but the role of parasites in this process is still little investigated. Here we tested the Enemy Release Hypothesis (ERH), which explains part of the success of the invasive species by the loss of their native enemies (parasites and predators), using the endoparasites of the fish *Plagioscion squamosissimus* (Sciaenidae) in three Brazilian basins. Samples were taken in two rivers where the species is native, Solimões River (SO) and Tocantins River (TO), and in one river where the species was introduced, the upper Paraná River (PR). In addition,

abundances of diplostomids and larval nematodes were compared between *P. squamosissimus* and two native competitors in the PR, *Hoplias malabaricus* and *Raphiodon vulpinus*. In total, 13 species of endoparasites were recorded, but only *Austrodiplostomum* sp. and cestode cysts were present in all the environments. Although infracommunity richness was similar, the composition of species was extremely different between all the localities. The use of General Linear Models with the relative condition factor of fish as response variables, and abundance of the most prevalent parasites as possible predictors showed that the condition of fish is negatively correlated with parasite abundance only in the native range (TO). Abundance of diplostomid eye flukes was higher in the PR, and in the native species *H. malabaricus* when compared to the invader, and this can be considered an advantage for *P. squamosissimus* if competing for prey. But although *P. squamosissimus* may have lost most of its native parasites as predicted by the ERH, it is now acting as a host of native generalist parasites.

As espécies invasoras estão entre os principais fatores responsáveis pela perda de biodiversidade no mundo todo (Mack et al., 2000; Rahel, 2002; Simberloff, 2003). Existem várias razões para o sucesso de tais espécies; uma delas é a possibilidade de algumas espécies invasoras escaparem da pressão de seus inimigos naturais, como predadores e parasitos nativos (Elton, 1958). Considerando o papel dos parasitos nas introduções, Taraschewski (2006) apontou quatro situações possíveis quando uma espécie é introduzida em uma nova área: (1) os hospedeiros introduzidos perdem seus parasitos nativos, e este escape dos inimigos naturais permite-lhes alcançar altas densidades populacionais no novo ambiente; (2) ocorre o estabelecimento dos hospedeiros e seus parasitos introduzidos na nova área; (3) hospedeiros introduzidos e seus parasitos se estabelecem na nova área, e os parasitos introduzidos de baixa especificidade colonizam hospedeiros nativos; e (4) hospedeiros e parasitos são introduzidos, os hospedeiros não conseguem estabelecer uma população viável, mas seus parasitos introduzidos de baixa especificidade rapidamente colonizam hospedeiros nativos e persistem no novo ambiente. Além disso, hospedeiros introduzidos também podem adquirir novos parasitos da área invadida (Criscione e Font, 2001; Poulin e Mouillot, 2003; Adema et al., 2009; Ondračková et al., 2009). A primeira situação, quando uma espécie introduzida perde seus parasitos nativos, é considerada a mais provável e faz parte da hipótese conhecida como Hipótese do Escape do Inimigo (“Enemy Release Hypothesis” - ERH) (Keane e Crawley, 2002; Torchin et al., 2003). A HEI sugere que o sucesso das espécies

introduzidas pode ser explicado pela sua fuga de predadores nativos e parasitos, conferindo-lhes vantagem competitiva sobre as espécies nativas.

Dezenas de espécies de peixes foram introduzidas no alto Rio Paraná nas últimas décadas (Júlio Júnior et al., 2009), algumas propositalmente com o objetivo de aumentar o rendimento pesqueiro (Agostinho et al., 2007). Este foi o caso da corvina *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Sciaenidae), introduzida no Rio Pardo (SP) na década de 1960 (Nomura, 1984 apud Carnelós e Benedito-Cecílio, 2002). Esta espécie é nativa da bacia Amazônica e se tornou a espécie introduzida mais bem sucedida na planície alagável do alto Rio Paraná, em termos de abundância e biomassa (Agostinho et al., 2007). A corvina se alimenta de outros peixes (Almeida et al., 1997) e sua carne é muito apreciada e valorizada comercialmente (Ferreira et al. 1998).

A fauna de endoparasitos de *P. squamosissimus* foi estudada por alguns autores (Kohn et al., 1995; Souza, 1998; Martins et al., 1999; Machado et al., 2005; Tavares et al., 2007). Contudo, diferenças em relação ao parasitismo entre regiões nativas e invadidas nunca foram investigadas. O presente estudo testa a HEI, por meio de três previsões: (1) a riqueza e a abundância de parasitos são mais elevadas nos ambientes nativos que na região invadida; (2) o fator de condição relativo dos hospedeiros é mais afetado por parasitos nos ambientes nativos que na área de introdução; e (3) parasitos biologicamente semelhantes (e de um mesmo gênero ou família) têm maiores efeitos sobre o fator de condição relativo de hospedeiros nativos do que dos invasores. Para testar a HEI, foi realizado um estudo em escala biogeográfica, analisando endoparasitos de *P. squamosissimus* em dois ambientes onde a espécie é nativa, Rio Solimões e Rio Tocantins, e um ambiente onde a espécie foi introduzida, o alto Rio Paraná. Além disso, foi realizado um estudo em escala de comunidade no alto Rio Paraná, comparando a abundância de parasitos biologicamente similares (trematódeos diplostomídeos e larvas de nematóides) e sua influência no fator de condição relativo do hospedeiro *P. squamosissimus* e de outras duas espécies de peixes nativos com hábitos alimentares semelhantes, *Hoplias malabaricus* (Erythrinidae) e *Raphiodon vulpinus* (Cynodontidae) (Luz-Agostinho et al., 2008). De acordo com a HEI, *P. squamosissimus* deve ser menos parasitado, ou menos influenciado por parasitos, que seus coespecíficos da bacia do Amazônica, e que os peixes nativos do alto Rio Paraná.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de estudo

Amostras foram obtidas de três áreas de estudo: (1) alto Rio Paraná, Bacia do Paraná (PR) ( $22^{\circ}46'11''\text{S } 53^{\circ}17'6''\text{W}$ ), (2) Lago Coari, médio Rio Solimões (SO), bacia do Amazonas ( $4^{\circ}2'0''\text{S } 63^{\circ}15'16''\text{W}$ ) e (3) reservatório de Lajeado, Rio Tocantins (TO), Sub-bacia Tocantins-Araguaia, Bacia do Amazonas ( $10^{\circ}66'55''\text{S } 48^{\circ}42'36''\text{W}$ ) (Fig. 1). *Plagioscion squamosissimus* é nativa das duas últimas bacias, e é considerada uma espécie invasora no Rio Paraná (Agostinho et al., 2007).

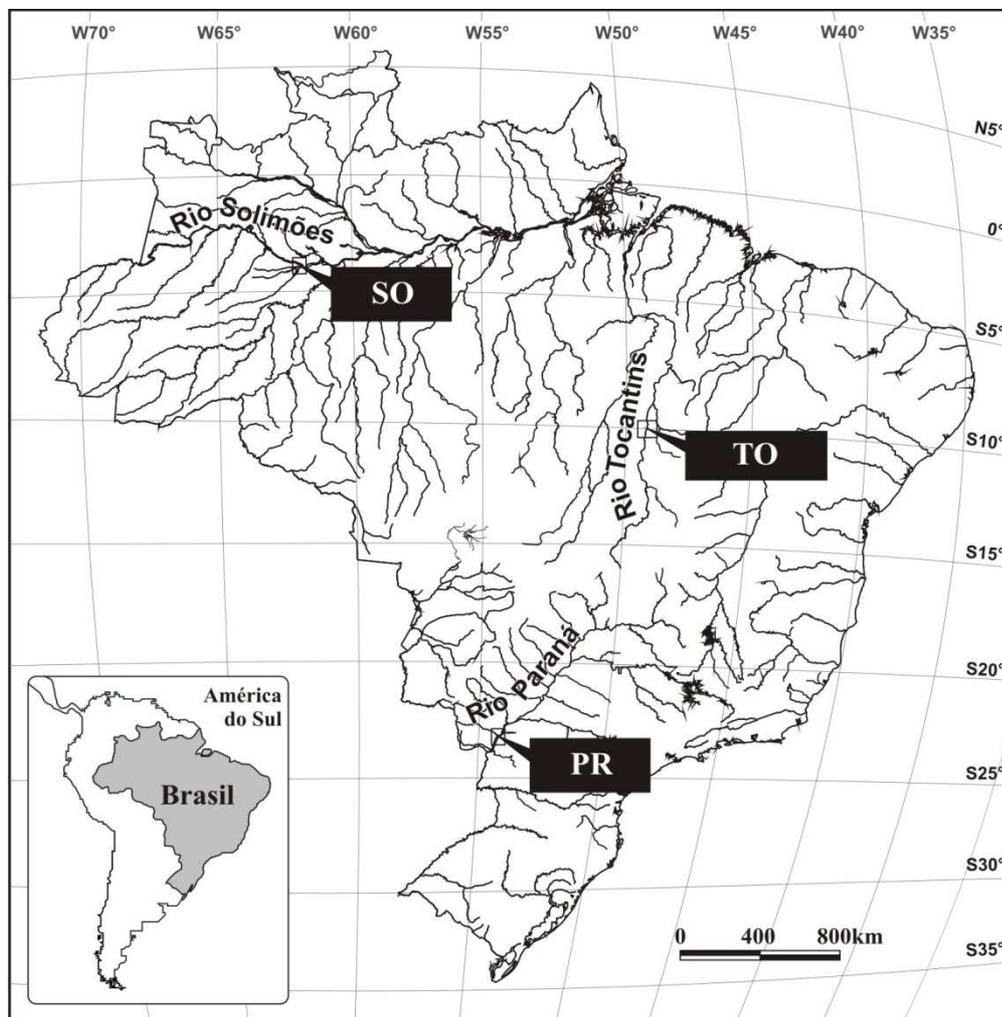


FIGURA 1. Bacias hidrográficas brasileiras, com indicação dos locais de coleta nas bacias do Rio Solimões (SO), Rio Tocantins (TO) e alto Rio Paraná (PR).

## **Amostragem de peixes e parasitos**

As coletas foram realizadas em setembro de 2008 e 2009 (PR), outubro de 2008 (SO) e outubro de 2009 (TO). Todos os peixes foram medidos (comprimento padrão) e pesados, e o fator de condição relativo dos peixes foi calculado utilizando o fator de condição relativo (Kn) proposto por Le Cren (1951). O fator de condição relativo corresponde à razão entre o peso observado de um dado peixe e o peso previsto por uma regressão peso x comprimento, calculada utilizando todos os peixes na amostra. A necropsia dos peixes e coleta, fixação e preservação de parasitos foram realizadas utilizando as técnicas sumarizadas por Eiras et al. (2006). Ectoparasitos não foram considerados neste estudo. Os dados referentes a *H. malabaricus* e seus parasitos foram obtidos a partir de um subconjunto aleatório de 35 peixes capturados das amostras obtidas por Almeida (1998), e dados sobre *R. vulpinus* foram obtidos por Alvarenga (2008).

## **Análise de dados**

*Escala biogeográfica.* A análise em escala biogeográfica incluiu os hospedeiros *P. squamosissimus* provenientes das três localidades. Uma análise de função discriminante (*Discriminant Fuction Analysis* - DISCRIM) foi realizada a fim de detectar semelhanças entre os ambientes, utilizando as abundâncias parasitárias (número de parasitos por peixe, para cada espécie de parasito) como variáveis independentes, com remoção de “outliers”. Para comparar a abundância de parasitos presentes nas três localidades, o teste de Kruskal-Wallis foi realizado com os dados de abundância, seguido por contraste de pares entre as localidades. Um modelo linear geral (*General Linear Model* - GLM) foi construído com a riqueza das infracomunidades (ou seja, o número de espécies de parasitos por cada peixe) como variável resposta, assumindo distribuição de Gauss, e localidade de origem e comprimento dos hospedeiros como possíveis preditores. A fim de determinar se o fator de condição relativo dos hospedeiros foi afetado pela abundância dos parasitos, três GLM foram construídos utilizando o fator de condição relativo dos hospedeiros em cada localidade como variáveis resposta e abundância de parasitos e interações entre abundâncias como possíveis preditores. O fator de condição relativo dos hospedeiros no Tocantins foi log-transformado para ajustar-se à distribuição de Gauss. Os GLM e a DISCRIM incluíram apenas espécies de parasitos com prevalência local superior a 10% (Bush et al., 1990). Para larvas encistadas de cestódeos que ocorrem a abundâncias muito altas, os cistos não foram contabilizados; apenas sua presença ou ausência em cada peixe foi registrada.

*Escala de comunidade.* A análise em escala de comunidade incluiu os hospedeiros *P. squamosissimus* no ambiente invadido e duas espécies de peixes nativos do Rio Paraná, *H. malabaricus* e *R. vulpinus*. A fim de determinar se a abundância de *Contracaecum* sp. 2 (que infecta peixes introduzidos e nativos) afeta o fator de condição relativo de um peixe nativo mais do que o fator de condição relativo de um invasor, um GLM foi construído com o fator de condição relativo dos hospedeiros como variável resposta, e abundância de *Contracaecum* spp. e espécie de hospedeiro como possíveis preditores (dados de fator de condição relativo para *H. malabaricus* não estavam disponíveis). Além disso, o teste de Kruskal-Wallis foi utilizado para comparar a abundância de *Contracaecum* spp. entre os hospedeiros, e o teste de Mann-Whitney foi realizado para comparar a abundância de diplostomídeos entre *P. squamosissimus* e *Hoplias malabaricus* (eles não ocorrem no *R. vulpinus*). Todos os GLM utilizaram o critério de informação de Akaike para a seleção dos melhores modelos e todas as análises foram conduzidas considerando  $\alpha = 0,05$ . A análise de função discriminante foi realizada utilizando o software STATISTICA, versão 7.1 (Statsoft, Tulsa, EUA); GLM e outros testes foram conduzidos no ambiente R, versão 2.7.2 (R Development Core Team, 2010).

## RESULTADOS

Em cada localidade 35 peixes foram coletados, totalizando 105 espécimes examinados. Considerando todas as localidades, 5.873 endoparasitos pertencentes a 13 espécies foram registrados parasitando *P. squamosissimus*. As espécies de parasitos e os níveis de infecção em todas as localidades estão apresentados na Tabela I. Os únicos parasitos registrados em todas as localidades foram *Austrodiplostomum* sp. (larva) e cistos de cestóides. *Contracaecum* sp. 2 (larva) ocorreu em duas localidades, Solimões e Paraná.

*Escala biogeográfica.* A análise de função discriminante mostrou que as três localidades apresentam comunidade endoparasitárias perfeitamente distinguíveis ( $\Lambda=0,08$ ,  $p<0,0001$ ). Os menores e maiores escores da análise referem-se às formas larvais de Ascaridoidea gen. sp. (-0,760) e *Austrodiplostomum* sp. (0,206) na primeira função discriminante, e *Rhadinorhynchus plagioscionis* (-0,443) e *Austrodiplostomum* sp. (0,422) na segunda função discriminante, respectivamente (Fig. 2).

Considerando todas as localidades, a prevalência de cistos de cestóides foi menor no Rio Solimões, e a abundância de *Austrodiplostomum* sp. foi significativamente diferente entre as localidades ( $H=53,8$ ,  $p<0,0001$ ); o Rio Paraná apresentou maior abundância comparado aos rios Solimões ( $U=1003,5$ ,  $p<0,0001$ ) e Tocantins ( $U=883$ ,  $p<0,0001$ ) (Fig. 3). Apesar de

*Contracaecum* sp. 2 estar presente nos Rios Paraná e Solimões, apenas um espécime foi encontrado no Paraná. No GLM contruído com riqueza da infracomunidade como variável resposta e localidade e comprimento como possíveis preditores, apenas o comprimento apareceu como preditor significativo ( $t=4,17$ ,  $p<0,001$ ). A riqueza da infracomunidade foi maior no Rio Solimões, principalmente porque os peixes desta localidade apresentaram comprimento maior e a riqueza das infracomunidades correlacionou-se positivamente com o comprimento.

TABELA I. Endoparasitos de *Plagioscion squamosissimus* coletados nas bacias dos rios Paraná, Solimões e Tocantins (P=prevalência, AM = abundância média de parasitismo, i.e., número médio de parasitos por hospedeiro analisado).

Localidade	Grupo	Parasito	Sítio de infecção	P (%)	AM
Paraná (n=35)	Digenea	<i>Austrodiplostomum</i> sp. (larva) †	humor aquoso	88,6	87,51±153,36
	Cestoda	cistos †	mesentério	60,0	—
	Nematoda	<i>Contracaecum</i> sp. 1 (larva)	mesentério	54,3	4,34±8,86
		<i>Contracaecum</i> sp. 2 (larva) ‡	mesentério	2,9	0,03±0,18
	Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus</i> sp. (larva)	mesentério	22,9	0,40±0,69
Solimões (n=35)	Digenea	<i>Austrodiplostomum</i> sp. (larva) †	humor aquoso	40,0	4,34±7,79
		<i>Brasicystis bennetti</i>	opérculo	11,4	0,97±2,97
	Cestoda	Cistos †	mesentério	8,6	—
	Nematoda	<i>Contracaecum</i> sp. 2 (larva) ‡	mesentério	57,1	2,74±5,17
		<i>Terranova</i> sp. (larva)	mesentério	97,1	23,57±33,54
	Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus macronucleatus</i>	intestino	8,6	0,31±1,16
		<i>Rhadinorhynchus plagioscionis</i>	intestino	57,1	3,46±9,16
Tocantins (n=35)	Digenea	<i>Austrodiplostomum</i> sp. (larva) †	humor aquoso	8,3	0,11±0,53
		Digenea gen. sp.	intestino	2,8	0,03
	Cestoda	cistos †	mesentério	40,0	—
	Nematoda	Ascaridoidea gen. sp. (larva)	mesentério	100,0	33,00±18,63
		<i>Procamallanus (Spirocamallanus)</i> sp.	intestino	2,8	0,03
	Acanthocephala	<i>Neoechinorhynchus paraguayensis</i>	intestino	55,6	5,83±7,30

†Parasitos registrados em três localidades

‡Parasitos registrados em duas localidades

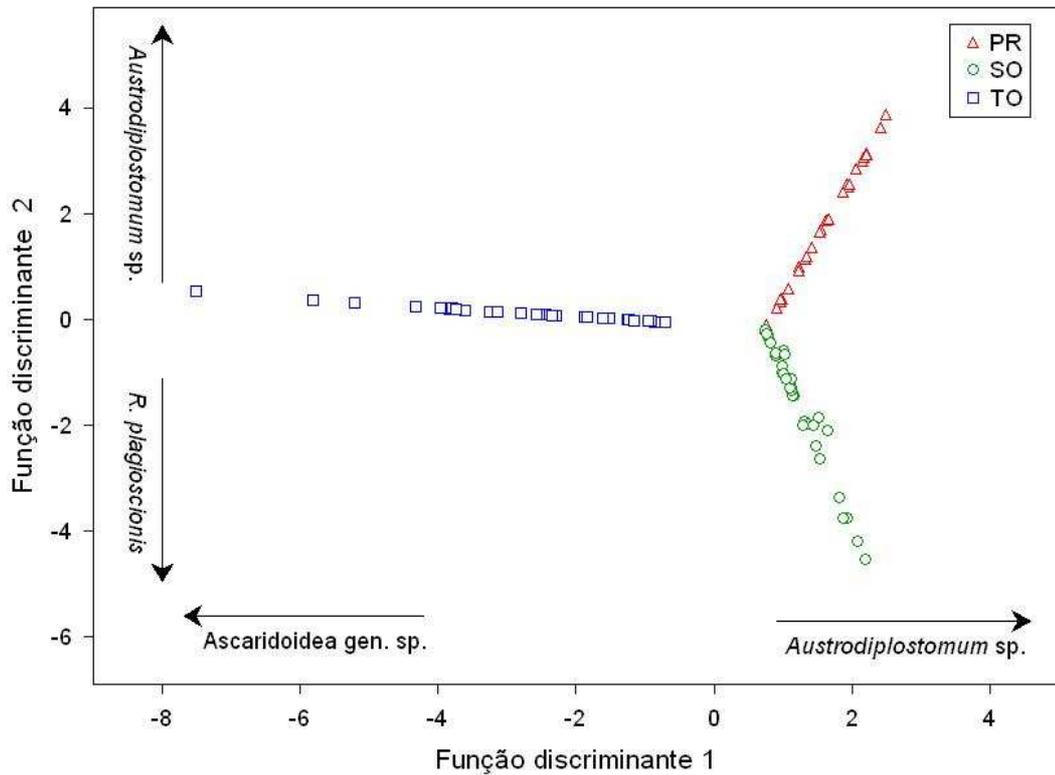


FIGURA 2. Representação das espécies de endoparasitos de *Plagioscion squamosissimus* coletados nos rios Paraná (PR, em vermelho), Solimões (SO, em verde) e Tocantins (TO, em azul), contra seus valores para as duas funções discriminantes.

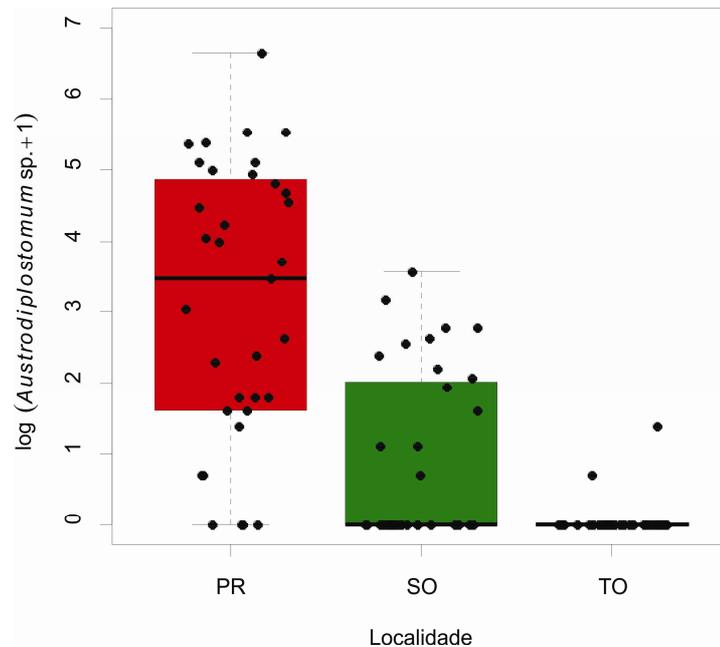


FIGURA 3. Abundância de *Austrodiplostomum* sp. ( $\log(x+1)$ -transformada), parasito de *Plagioscion squamosissimus* nos Rios Paraná (PR), Solimões (SO) e Tocantins (TO). Boxplots representam medianas, amplitude interquartil, mínimo e máximo sem outliers.

De acordo com os GLM construídos utilizando o fator de condição relativo dos hospedeiros como variável resposta e abundância de parasitos como possíveis preditores (Tabela II), nenhum dos parasitos revelou-se um preditor significativo do fator de condição relativo dos hospedeiros no Rio Paraná. No Rio Solimões, *R. plagioscionis* foi o único preditor significativo do fator de condição relativo dos peixes (log-transformado), com a abundância deste parasito e o fator de condição relativo do hospedeiro sendo correlacionados positivamente; entretanto, este efeito desapareceu após a remoção de um único outlier extremo (com mais de cinco vezes a quantidade de *R. plagioscionis* do que qualquer outro peixe). A abundância de Ascaridoidea gen. sp. foi o único preditor selecionado no modelo utilizando o fator de condição relativo dos peixes do Tocantins como variável resposta, e esta estava negativamente correlacionada com o fator de condição relativo dos peixes (Fig. 4).

TABELA II. Preditores retidos nos melhores modelos da análise GLM, utilizando o critério de informação de Akaike, com o fator de condição relativo dos peixes como variáveis respostas (assumindo distribuição de Gauss) e as abundâncias de parasitos como possíveis preditores (PR = Rio Paraná, SO = Rio Solimões, TO = Rio Tocantins).

Preditores	Fator de condição relativo dos hospedeiros					
	PR		SO (log)		TO	
	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>t</i>	<i>P</i>
Cistos de Cestoda	1,72	0,096	—	—	-1,15	0,259
<i>Neoechinorhynchus</i> sp. (larva)	1,37	0,178	—	—	—	—
<i>Rhadinorhynchus plagioscionis</i> (adulto)	—	—	2,76	0,009*	—	—
<i>Contracaecum</i> sp. 2 (larva)	—	—	1,85	0,074	—	—
<i>Terranova</i> sp. (larva)	—	—	0,22	0,828	—	—
<i>Contracaecum</i> sp. 2 (larva) x <i>Terranova</i> sp. (larva)	—	—	-1,52	0,139	—	—
Ascaridoidea gen. sp. (larva)	—	—	—	—	-2,08	0,046*
Cistos x Ascaridoidea gen. sp. (larva)	—	—	—	—	1,45	0,157

\*Valores significativos

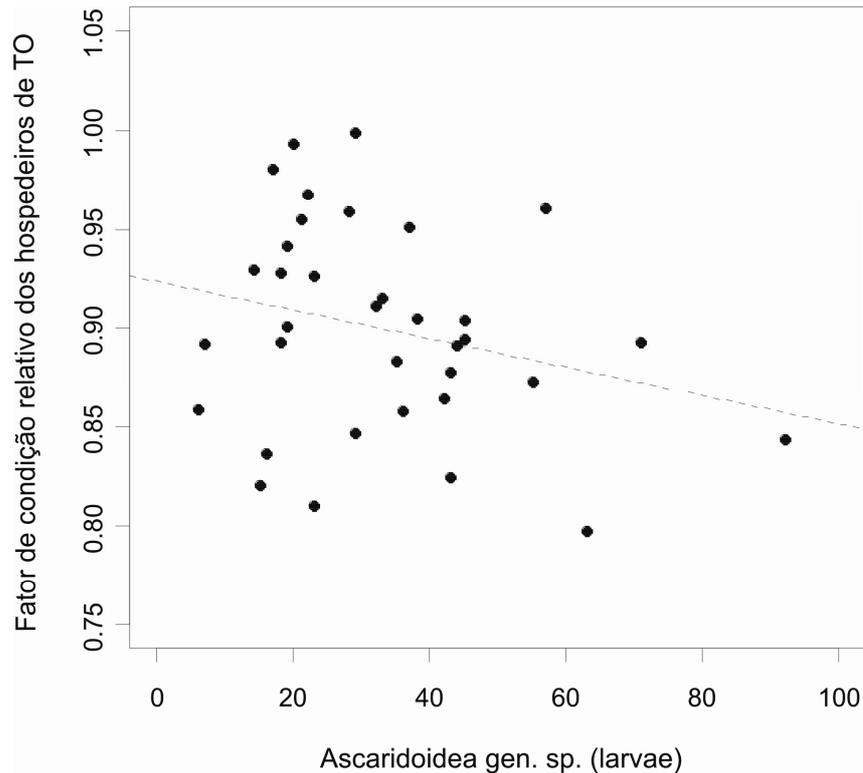


FIGURA 4. Correlação negativa significativa entre a abundância da larva de nematóide *Ascaridoidea* gen. sp. e o fator de condição relativo de *Plagioscion squamosissimus* no Rio Tocantins.

*Escala de comunidade.* O GLM construído com o fator de condição relativo dos hospedeiros *P. squamosissimus* e *R. vulpinus* no Rio Paraná como variável resposta, mostrou que a abundância das larvas dos parasitos *Contracaecum* spp. não é um bom preditor do fator de condição relativo dos hospedeiros. O único preditor selecionado no modelo final foi a espécie hospedeira, mostrando que o fator de condição relativo de *R. vulpinus* foi significativamente menor que o do peixe invasor ( $t = -2,44$ ,  $p < 0,02$ ), mas não foi influenciado pela abundância do parasito. De acordo com o teste de Kruskal-Wallis comparando as abundâncias de *Contracaecum* spp. entre os hospedeiros *P. squamosissimus*, *H. malabaricus* e *R. vulpinus* no Rio Paraná, houve diferenças significativas entre as três espécies de peixes ( $H = 11,32$ ,  $p < 0,004$ ). *Plagioscion squamosissimus* e *R. vulpinus* abrigaram abundâncias significativamente diferentes das larvas de *Contracaecum* ( $U = 745$ ,  $p < 0,05$ ), mas a maior diferença foi entre os nativos *H. malabaricus* e *R. vulpinus* ( $U = 858$ ,  $p < 0,001$ ) (Fig. 5). Em contrapartida, com relação aos diplostomídeos, a abundância foi um pouco maior no peixe nativo *H. malabaricus* que no peixe introduzido *P. squamosissimus* ( $U = 424,5$ ,  $p = 0,023$ ) (Fig. 6).

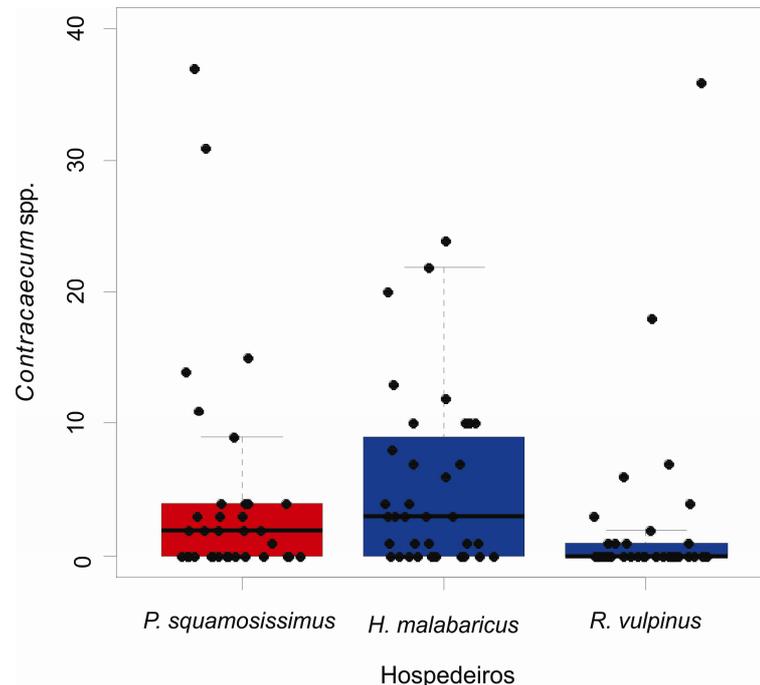


FIGURA 5. Abundância de *Contracaecum* spp. (larva) no peixe introduzido *Plagioscion squamosissimus* e nos hospedeiros nativos *Hoplias malabaricus* e *Raphiodon vulpinus* no alto Rio Paraná. “Boxplots” representam medianas, amplitude interquartil, mínimo e máximo sem “outliers”.

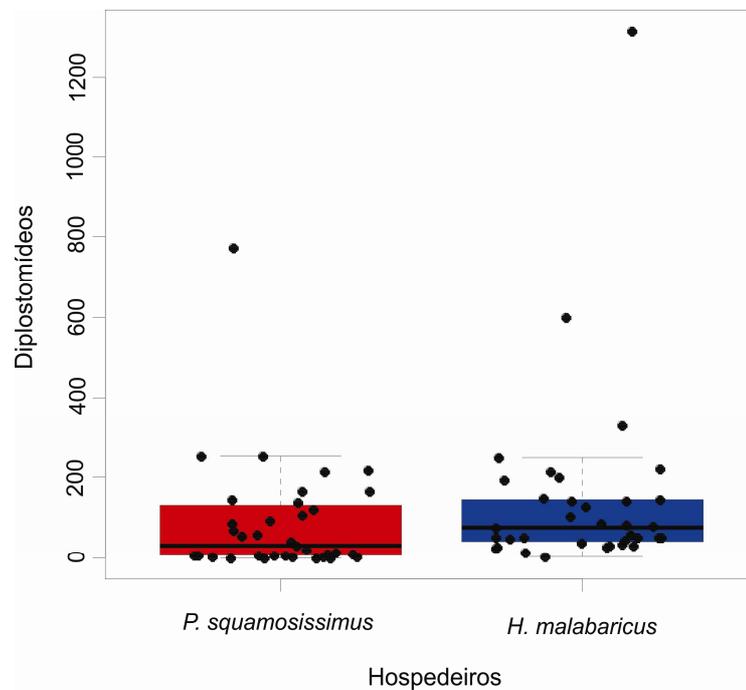


FIGURA 6. Abundância de metacercárias de diplostomídeos no peixe introduzido *Plagioscion squamosissimus*, e no peixe nativo *Hoplias malabaricus* no alto Rio Paraná. “Boxplots” representam medianas, amplitude interquartil, mínimo e máximo sem “outliers”.

## DISCUSSÃO

De acordo com nossos resultados, *P. squamosissimus* abriga uma fauna parasitária específica em cada ambiente. De fato, o escape da maioria dos parasitos nativos ocorreu, pois apenas dois parasitos foram encontrados em todas as localidades. Porém, esse escape não implica em vantagem para os hospedeiros introduzidos, pois estes se tornaram novos hospedeiros para parasitos nativos da área invadida.

*Escala biogeográfica.* A análise de função discriminante mostrou comunidades de endoparasitos muito diferentes para cada localidade, demonstrando que, no caso de *Plagioscion squamosissimus*, a fauna parasitária está mais relacionada a variáveis ambientais locais do que a fatores relacionados à distribuição original dos peixes. Mesmo as espécies de parasitos mais prevalentes no ambiente nativo, *Terranova* sp. e Ascaridoidea gen. sp., não foram introduzidas na nova área. Devido à sua alta prevalência, é muito provável que estas espécies tenham sido introduzidas juntamente com *P. squamosissimus*; entretanto, o motivo pelo qual elas não foram capazes de persistir no novo ambiente é incerto, podendo estar relacionado aos ciclos de vida complexos, que também incluem moluscos e aves migratórias piscívoras (Niewiadomska, 2005). Embora a maioria dos parasitos sejam espécies locais, a primeira função discriminante separou os ambientes Paran e Solimes do Tocantins, com base na abundncia de *Austrodiplostomum* sp.. Este resultado deve ser observado com cautela, pois no sabemos se a mesma espcie de diplostomdeo est presente nos dois ambientes, ou se trata-se de duas ou mais espcies congenricas.

A taxonomia das formas larvais de diplostomdeos  complexa, envolvendo tnue variao fenotpica (Seppl et al., 2007) e muitas espcies crpticas (Locke et al., 2010). Este parasito era registrado anteriormente na regio do alto Rio Paran como *Diplostomum* (*Austrodiplostomum*) spp., com este subgnero sendo mais tarde reconhecido como gnero (Niewiadomska, 2005). A abundncia muito elevada de *Austrodiplostomum* sp. em *P. squamosissimus* na bacia do Rio Paran (Kohn et al., 1995; Souza, 1998; Machado et al., 2005), e o registro recente deste diplostomdeo parasitando os olhos de hospedeiros nativos (Yamada et al., 2008; Zica et al., 2009), levaram alguns autores a sugerir que o diplostomdeo seja uma espcie invasora no Rio Paran (Machado et al., 2005; Yamada et al., 2008; Takemoto et al., 2009; Zica et al., 2009). Mas de acordo com nossos resultados,  pouco provvel que o parasito tenha sido introduzido com a corvina porque (1) nem mesmo as espcies de parasitos de maior prevalncia nas regies nativas, que teoricamente teriam a maior chance de ser introduzidas, foram encontradas no Rio Paran; (2) diplostomdeos utilizam aves migratrias como hospedeiros definitivos e isto poderia reduzir ou eliminar a

barreira geográfica para este grupo de parasitos; e (3) a abundância e a prevalência de *Austrodiplostomum* sp. são muito mais elevadas no Rio Paraná que em sua distribuição nativa, o que contrasta com a hipótese de escape do inimigo. Dessa forma, ao invés de introduzir um novo parasito no novo ambiente, parece mais provável que *P. squamosissimus* esteja atuando como um novo hospedeiro (e muito apropriado) para um parasito local, atuando como um reservatório de parasitos nativos a partir do qual as infecções são revertidas para hospedeiros nativos. Esse mecanismo é conhecido na literatura como “spillback”, e foi descrito por Kelly et al. (2009a). Hershberger et al. (2010) observaram este fenômeno em protistas parasitos do “shad” americano *Alosa sapidissima* introduzido na costa do Pacífico na América do Norte. No entanto, no caso de *Austrodiplostomum* sp., o mecanismo de “spillback” só poderia ser avaliado com a utilização de ferramentas genéticas para a diferenciação de espécies. Do mesmo modo, os cistos de cestóides não puderam ser identificados em níveis taxonômicos mais precisos, por isso também não podemos afirmar que todos eles pertencem à mesma espécie de parasito.

Os GLM mostraram que a abundância de nenhum dos parasitos teve efeito significativo sobre o fator de condição relativo dos hospedeiros no alto Rio Paraná. Mas, no ambiente onde *P. squamosissimus* é nativo (Rio Tocantins), o fator de condição relativo dos peixes foi negativamente afetado pela larva de nematóide Ascaridoidea gen. sp.. A ausência de efeito de muitos parasitos, até mesmo em grandes quantidades, no fator de condição relativo dos hospedeiros, é resultante, possivelmente, do fato de peixes em melhores condições alimentarem-se de grandes quantidades de hospedeiros intermediários (crustáceos) infectados, um mecanismo já descrito para outras associações parasito-hospedeiro (Lizama et al., 2006; Lacerda et al., 2009). No entanto, a correlação negativa entre o fator de condição relativo dos hospedeiros e a abundância de ascaridóides no Rio Tocantins reflete a patogenicidade das larvas de nematóides pertencentes a esta ordem, já conhecidos por causar sérios danos aos seus hospedeiros (Moravec, 1998). Além disso, estas larvas tiveram tempo evolutivo suficiente para maximizar sua estratégia de exploração do hospedeiro, que é algo que não aconteceu com nenhum dos novos parasitos adquiridos por *P. squamosissimus* no alto Rio Paraná. A ausência de correlação entre a abundância parasitária e o fator de condição relativo dos hospedeiros no Rio Paraná levanta outra questão: o peixe é realmente um hospedeiro adequado para os parasitos locais, *i.e.*, os parasitos estão efetivamente explorando os hospedeiros, ou o que ocorre é um efeito de diluição? A diluição de infecção acontece quando uma espécie introduzida interfere na transmissão do parasito local, reduzindo a carga parasitária em hospedeiros nativos (Kelly et al., 2009b; Thieltges et al., 2009; Poulin et al.,

2010). Vale ressaltar que todos os parasitos encontrados em *P. squamosissimus* no Rio Paraná são larvas. Talvez os parasitos nativos não tenham sido capazes de se reproduzir no novo hospedeiro e este só sirva como hospedeiro paratênico para larvas de parasitos nativos generalistas.

*Escala de comunidade.* No alto Rio Paraná, a abundância de *Contracaecum* spp. não se correlacionou com o fator de condição relativo dos hospedeiros, nativos ou introduzidos. A abundância dos parasitos diferiu entre os hospedeiros, mas principalmente entre os nativos *H. malabaricus* e *R. vulpinus*, com *P. squamosissimus* exibindo níveis intermediários de abundância. Quanto aos diplostomídeos, o peixe nativo *H. malabaricus* apresentou maior abundância comparado a *P. squamosissimus*, em contraste com os resultados de Machado et al. (2005), que estudaram o parasitismo das metacercárias em seis espécies hospedeiras do alto Rio Paraná, incluindo *P. squamosissimus* e *Hoplias malabaricus*. Esta diferença pode ser devido a possíveis flutuações sazonais nas populações componentes dos parasitos, já relatadas para diplostomídeos parasitando *P. squamosissimus* no reservatório de Volta Grande (Martins et al., 2001). A baixa abundância de diplostomídeos em *P. squamosissimus* em comparação com outras espécies de peixes nativas pode representar uma vantagem para os predadores introduzidos no caso de estarem competindo por presas, uma vez que este parasito é conhecido por manipular o comportamento do hospedeiro, reduzindo sua eficiência na captura de presas e tornando-o mais suscetível à predação por aves piscívoras, seu hospedeiro definitivo (Voutilainen et al., 2008). Dado que há sobreposição nas dietas de *P. squamosissimus* e *Hoplias malabaricus* na planície alagável do alto Rio Paraná (Luz-Agotinho et al., 2008), o invasor pode estar sendo beneficiado pela baixa abundância de metacercárias no globo ocular, quando comparado aos níveis de infecção em peixes nativos. Baixa abundância parasitária em peixes introduzidos em comparação a competidores nativos também foi relatada por Roche et al. (2010), para o invasor *Oreochromis niloticus* no México.

Nosso estudo mostrou que a riqueza de endoparasitos de *P. squamosissimus* não diferiu entre os ambientes nativos e invadido, mas a composição de espécies foi bastante distinta entre as localidades. O fator de condição relativo dos hospedeiros correlacionou-se significativamente com a abundância parasitária apenas no ambiente nativo, possivelmente refletindo a baixa patogenicidade nas novas relações parasito-hospedeiro da área invadida. Além disso, *P. squamosissimus* apresentou menores níveis de abundância de metacercárias em relação ao nativo *H. malabaricus* na área invadida, sugerindo que o invasor pode obter alguma vantagem se a competição pela presa estiver ocorrendo. Concluímos que, apesar de haver um escape dos inimigos da área de distribuição original, o invasor pode fazer novos

inimigos no novo ambiente. Uma questão que permanece é se esses inimigos, *i.e.*, os parasitos generalistas nativos estão se aproveitando ou não deste novo hospedeiro.

### LITERATURA CITADA

- ADEMA, C. M., C. M. LUN, AND R. S. SEVILLE. 2009. Digenean Trematode Infections of Native Freshwater Snails and Invasive *Potamopyrgus antipodarum* in the Grand Teton National Park/John D. Rockefeller Memorial Parkway Area. *Journal of Parasitology* 95: 224-227.
- AGOSTINHO, A. A., L. C. GOMES, AND F. M. PELICICE. 2007. *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá, Paraná, 501 p.
- ALMEIDA, S. C. 1998. *Ecologia de parasitas de Hoplias malabaricus do rio Paraná, região de Porto Rico, PR*. M.S. Tese. Universidade Estadual de Maringá, Maringá, Paraná, 50 p.
- ALMEIDA, V. L. L., N. S. HAHN, AND A. E. A. M. VAZZOLER. 1997. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Parana River floodplain (PR, Brazil). *Ecology of Freshwater Fish* 6:123-133.
- BUSH, A. O., K. D. LAFFERTY, K.D., J. L. LOTZ, AND A. W. SHOSTAK. 1990. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited. *Journal of Parasitology* 83: 575-583.
- CARNELÓS R. C., AND E. BENEDITO-CECILIO. 2002. Reproductive strategies of *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840 (Osteichthyes Scianidae) in the Itaipu Reservoir, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 45: 317-324.
- CRISCIONE, C. D., AND W. FONT. 2001. The guest playing host: colonization of the introduced Mediterranean gecko, *Hemidactylus turcicus*, by helminth parasites in Southeastern Louisiana. *Journal of Parasitology* 87: 1273-1278.
- ELTON, C. S. .1958. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants*. Methuen, London, 183 p.
- EIRAS, J. C., R. M. TAKEMOTO, AND G. C. PAVANELLI. 2006. *Métodos de estudos e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. EDUEM, Maringá, 199p.
- FERREIRA, E. J. G., J. A. S. ZUANON, AND G. M. SANTOS. 1998. *Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará*. IBAMA, Brasília, Distrito Federal, 211 p.
- HERSHBERGER, P., B. LEEUW, J. GREGG, G. COURTNEY, L. KENNETH, S. GUTENBERGER, M. PURCELL, J. WOODSON, J. WINTON, AND M. PARSLEY. 2010. Amplification and transport of an endemic fish disease by an introduced species. *Biological Invasions* 12: 3665-3675.

- JÚLIO JÚNIOR, H. F., C. D. TÓS, A. A. AGOSTINHO, AND C. S. PAVANELLI. 2009. A massive invasion of fish species after eliminating a natural barrier in the upper rio Paraná basin. *Neotropical Ichthyology* 7:709-718.
- KEANE, R. M., AND M. J. CRAWLEY. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution* 17:164-170.
- KELLY, D. W., R. A. PATERSON, C. R. TOWNSEND, R. POULIN, AND D. M. TOMPKINS. 2009a. Parasite spillback: A neglected concept in invasion ecology? *Ecology* 90: 2047-2056.
- KELLY, D. W., R. A. PATERSON, C. R. TOWNSEND, R. POULIN, AND D. M. TOMPKINS. 2009b. Has the introduction of brown trout altered disease patterns in native New Zealand fish? *Freshwater Biology* 54:1805-1818.
- KOHN, A., M. B. FERNANDES, AND M. F. D. BAPTISTA-FARIAS. 1995. Metacercariae of *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Trematoda, Diplostomidae) in the Eyes of *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei, Scianidae) from the Reservoir of the Hydroelectric Power Station of Itaipu, Brazil. *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 90: 341-344.
- LACERDA, A. C. F., R. M. TAKEMOTO, AND G. C. PAVANELLI. 2009. Ecology of endoparasites of the fluvial stingray *Potamotrygon falkneri* (Chondrichthyes: Potamotrygonidae) from the upper Paraná River, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 631-637.
- LE CREN, E. D. 1851. The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition of perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology* 20: 201-219.
- LIZAMA, M. A. P., R. M. TAKEMOTO, AND G. C. PAVANELLI. 2006. Parasitism influence on the hepato, splenosomatic and weight/length relation and relative condition factor of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Prochilodontidae) of the upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 15: 116-122.
- LOCKE, S. A., J. D. MCLAUGHLIN, S. DAYANANDAN, AND D. J. MARCOGLIESE. 2010. Diversity and specificity in *Diplostomum* spp. metacercariae in freshwater fishes revealed by cytochrome c oxidase I and internal transcribed spacer sequences q. *International Journal for Parasitology* 40: 333-343.
- LUZ-AGOSTINHO, K. D. G., A. A. AGOSTINHO, L. C. GOMES, AND H. F. JÚLIO-JR. 2008. Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the upper Paraná River floodplain. *Hydrobiologia* 607: 187-198.
- MACHADO, P. M., R. M. TAKEMOTO, AND G. C. PAVANELLI. 2005. *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Platyhelminthes, Digenea)

- metacercariae in fish from the floodplain of the upper Paraná River, Brazil. *Parasitology Research* 97: 436-444.
- MACK, R. M., D. SIMBERLOFF, W. M. LONSDALE, H. EVANS, M. CLOUT, AND F. A. BAZZAZ. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10: 689-710.
- MARTINS, M. L., R. Y. FUJIMOTO, A. A. NASCIMENTO, AND F. R. MORAES. 1999. Ocorrência de *Diplostomum* sp Nordmann , 1832 (Digenea Diplostomatidae) em *Plagioscion squamosissimus* Heckel, 1840, proveniente do Reservatório de Volta Grande , MG , Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences* 21: 263-266.
- MARTINS, M. L., A. MELLO, C. PAIVA, AND R. Y. FUJIMOTO. 2001. Prevalência, sazonalidade e intensidade de infecção por *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* Lutz, 1928 (Digenea, Diplostomidae), em peixes do reservatório de Volta Grande, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Acta Scientiarum Biological Sciences*: 469-474.
- MARTINS, M. L., R. S. SANTOS, N. GARCIA, H. K. TAKAHASHI, AND E. M. ONAKA. 2009. Seasonality of *Eustrongylides* sp. (Nematoda: Dioctophymatidae) larvae in fishes from Paraná River, South-Western Brazil. *Boletim do Instituto de Pesca* 35: 29 - 37.
- MORAVEC, F. 1998. Nematodes of freshwater fishes of the Neotropical region. Academia, Praha, 464 p.
- NIWIADOMSKA, K. 2005. Family Diplostomidae Poirier, 1886. *In Keys to the Trematoda Volume 1*, D. I. Gibson, A. Jones, and R. A. Bray (eds.). CAB International, London, U.K. p. 167-196.
- ONDRAČKOVÁ, M., M. DÁVIDOVÁ, R. BLAZEK, M. GELNAR, AND P. JURAIDA. 2009. The interaction between an introduced fish host and local parasite fauna: *Neogobius kessleri* in the middle Danube River. *Parasitology Research* 105: 201-208.
- POULIN, R., AND D. MOUILLOT. 2003. Host introductions and the geography of parasite taxonomic diversity. *Journal of Biogeography* 30: 837-845.
- POULIN, R., R. A. PATERSON, C. R. TOWNSEND, D. M. TOMPKINS, AND D. W. KELLY. 2011. Biological invasions and the dynamics of endemic diseases in freshwater ecosystems. *Freshwater Biology*, in press.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- RAHEL, F. J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 291-315.

- ROCHE, D. G., B. LEUNG, E. F. MENDOZA, AND M. E. TORCHIN. 2010. Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International Journal for Parasitology*, in press.
- SEPPÄLÄ, O., A. KARVONEN, AND E. T. VALTONEN. 2007. Phenotypic variation in infectivity of *Diplostomum spathaceum* cercariae within a population. *Journal of Parasitology* 93: 1244-1246.
- SIMBERLOFF, D. 2003. Confronting introduced species: a form of xenophobia? *Biological Invasions* 5: 179-192.
- SOUZA, A.T.S. 1998. Estudo do Parasitismo de *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (Perciformes, Scianidae) por *Diplostomum (Austrodiplostomum) compactum* (Lutz, 1928) (Trematoda, Digenea) no rio Tibagi, PR. Tese. Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, São Carlos, São Paulo, 125 p.
- TAKEMOTO, R. M., G. C. PAVANELLI, M. A. P. LIZAMA, A. C. F. LACERDA, F. H. YAMADA, S. T. M. MOREIRA, T. L. CESCHINI, AND S. BELLAY. 2009. Diversity of parasites of fish from the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69: 691-705.
- TARASCHEWSKI, H. 2006. Hosts and parasites as aliens. *Journal of Helminthology* 80: 99-128.
- TAVARES, L. E. R., C. D. R. SAAD, P. B. CEPEDA, AND J. L. LUQUE. 2007. Larvals of *Terranova* sp. (Nematoda: Anisakidae) parasitic in *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes: Scianidae) from Araguaia River, State of Tocantins, Brazil. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 115: 110-115.
- THIELTGES, D. W., K. REISE, K. PRINZ, AND K. T. JENSEN. 2009. Invaders interfere with native parasite – host interactions. *Biological Invasions* 11: 1421-1429.
- TORCHIN, M. E., K. D. LAFFERTY, A. P. DOBSON, V. J. MACKENZIE, AND A. M. KURIS. 2003. Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421: 628-630.
- TORRES, R. A. 2006. Molecular taxonomy of *Plagioscion* Heckel (Perciformes, Scianidae) and evidence from mtDNA RFLP markers for an invasive species in the Paraná river, Southern Brazil.” *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 1235-1242.
- VOUTILAINEN, A., K. FIGUEIREDO, AND H. HUUSKONEN. 2008. Effects of the eye fluke *Diplostomum spathaceum* on the energetics and feeding of Arctic charr *Salvelinus alpinus*. *Journal of Fish Biology* 73: 2228-2237.
- YAMADA, F. H., L. H. A. MOREIRA, T. L. CESCHINI, R. M. TAKEMOTO, AND G. C. PAVANELLI. 2008. Novas ocorrências de metacercária de *Austrodiplostomum compactum* (Lutz,

1928) (Platyhelminthes: Digenea) parasito de olhos de peixes da bacia do rio Paraná. *Brazilian Journal of Veterinary Parasitology* 17:163-166.

ZICA, E. O. P., K. R. SANTOS, I. P. RAMOS, A. S. ZANATTA, E. D. CARVALHO, AND R. J. SILVA. 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: 35-38.

NOVA ESPÉCIE DE *Cucullanus* (NEMATODA: CUCULLANIDAE),  
PARASITO INTESTINAL DE *Cichla piquiti* (PERCIFORMES: CICHLIDAE)  
DO RIO TOCANTINS, BRASIL

**Resumo**

*Cucullanus* n. sp. é descrita como parasita intestinal do tucunaré-azul *Cichla piquiti* (Kullander and Ferreira, 2006) no Rio Tocantins, Estado do Tocantins, Brasil. A nova espécie é caracterizada por apresentar na sua porção distal uma estrutura esclerotizada provida de espinhos na região ventral, presente em machos e fêmeas.

**Palavras-chave**

Nematoda, Cucullanidae, endoparasitos, Rio Tocantins

**Abstract**

*Cucullanus* n. sp. is described parasitizing the peacock bass *Cichla piquiti* (Kullander and Ferreira, 2006) from the Tocantins River, Tocantins State, Brazil. The new species is characterized by having a posterior extremity provided with a sclerotized structure presenting spines on the ventral portion, present both in males and females.

**Keywords**

Nematoda, Cucullanidae, endoparasites, Tocantins River

**Introdução**

O gênero *Cucullanus* Müller, 1777 compreende mais de 100 espécies de parasitos de peixes em todo o mundo (Timi e Lanfranchi 2006), incluindo 27 espécies descritas para a região Neotropical, 16 especificamente para o Brasil (Giese *et al.* 2010). Nenhuma espécie foi registrada na bacia do Rio Tocantins, porém há três espécies descritas parasitando peixes Siluriformes da região Amazônica: *C. grandistomis* (Ferraz e Thatcher, 1988) em *Oxydoras niger* (syn. *Pseudodoras niger*) (Valenciennes, 1821); *C. oswaldocruzi* Santos, Vicente e Jardim, 1979 em *Zungaro zungaro* (Humboldt, 1821) e *C. ageneiosus* Giese, Furtado, Lanfredi e Santos, 2010 em *Ageneiosus ucayalensis* Castelnau, 1855 (Giese *et al.* 2010). As espécies de *Cucullanus* encontradas no Brasil parasitam quase exclusivamente peixes da ordem Siluriformes, com exceção de *C. rhamphichthydis* Moravec, Kohn e Fernandes, 1997 descrita em *Rhamphichthys rostratus* (Linnaeus) (Gymnotiformes) e *C. cassinensis* Pereira e

Costa, 1996, em *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Perciformes). Neste estudo, uma nova espécie de *Cucullanus* é proposta e comparada a outras espécies do gênero presentes na mesma região zoogeográfica e no mesmo grupo de hospedeiros, a ordem Perciformes.

## **Materiais e Métodos**

No total, 25 espécimes de *Cichla piquiti* foram coletados no reservatório de Lajeado (10°66'55"S 48°42'36"W), Rio Tocantins, em outubro de 2009. Os peixes foram necropsiados e os parasitos coletados ainda vivos, sob estereomicroscópio, seguindo a metodologia sumarizada por Eiras *et al.* (2006). Foram encontrados 14 espécimes de *Cucullanus* n. sp., e estes foram fixados em solução de álcool, formaldeído e ácido acético (AFA) a 60°C e conservados na mesma solução. Lâminas temporárias em ácido láctico foram montadas para os desenhos, realizados com o auxílio de uma câmara clara acoplada ao microscópio Nikon Alphashot 2 YS2. Os desenhos foram posteriormente aprimorados com o uso do programa CorelDRAW X5. Todas as medidas em milímetros.

## **Resultados**

### **Cucullanidae Cobbold, 1864**

#### ***Cucullanus* Müller, 1777**

#### ***Cucullanus* (*Cucullanus*) n. sp. (Fig 1 e 2)**

Nematóides de médio porte. Cápsula pseudobucal (esofastoma) lateralmente afilada, cercada por colarinho membranoso provido de pequenos denticulos. Lábios ausentes. Ala lateral ausente. Dois pares de papilas cefálicas e um par de anfídios. Esôfago muscular, em forma de clave, com a extremidade anterior dilatada para formar o esofastoma e extremidade posterior também dilatada. Anel nervoso circundando o esôfago, a distância de 35-46% do comprimento do esôfago. Cecos ausentes. Deirídios não observados. Poro excretor na altura da maior largura do esôfago. Cauda cônica, provida de uma estrutura pontiaguda esclerotizada com espinhos na porção ventral.

Macho (3 espécimes medidos): corpo: 5,00±0,69 (4,50–5,87) de comprimento e 0,27±0,06 (0,27–0,37) de largura. Esôfago: 0,66±0,06 (0,65–0,75) de comprimento; esofastoma: 0,16±0,01 (0,14–0,17) de comprimento e 0,11±0,01(0,11–0,12) de largura;

esôfago representa 13% (13–15) do comprimento do corpo. Distância do anel nervoso a extremidade anterior:  $0,30 \pm 0,03$  (0,26–0,32), representando 45% do comprimento do esôfago. Poro excretor a 0,58 da extremidade anterior. Ventosa pré-anal não observada. Espículas levemente desiguais, espícula menor  $1,05 \pm 0,07$  (0,96–1,10) e maior  $1,18 \pm 0,09$  (1,10–1,28) de comprimento. Gubernáculo esclerotizado, em forma de colher em vista lateral,  $0,08 \pm 0,01$  (0,08–0,10) de comprimento. Papilas caudais: 5 pares pré-anais, 2 pares adanais e 4 pós-anais. Cauda cônica:  $0,17 \pm 0,01$  (0,16–0,18), com estrutura esclerotizada:  $0,07 \pm 0,01$  (0,06–0,08), provida de espinhos na porção ventral.

Fêmea (5 espécimes medidos): corpo:  $5,25 \pm 0,90$  (4,75–7,00) de comprimento e  $0,47 \pm 0,05$  (0,40–0,55) de largura. Esôfago:  $0,80 \pm 0,02$  (0,78–0,84) de comprimento; esofastoma:  $0,19 \pm 0,01$  (0,17–0,20) de comprimento e  $0,16 \pm 0,01$  (0,15–0,18) de largura; esôfago representa 15% (12–16) do comprimento do corpo. Distância do anel nervoso a extremidade anterior:  $0,33 \pm 0,06$  (0,23–0,39), representando 41% do comprimento do esôfago. Poro excretor a  $0,68 \pm 0,01$  (0,67–0,68) da extremidade anterior. Vulva pós-equatorial, a  $2,80 \pm 0,26$  (2,45–2,95) da extremidade anterior do corpo, com lábios levemente elevados. Vagina muscular anteriormente direcionada,  $0,42 \pm 0,08$  (0,36–0,48) de comprimento e  $0,05$  (0,05–0,06) de largura. Útero oposto. Ovos:  $0,04 \pm 0,03$  (0,02–0,06) de comprimento e  $0,03 \pm 0,02$  (0,01–0,04) de largura. Cauda cônica:  $0,21 \pm 0,02$  (0,18–0,22), provida de um par de papilas laterais. A cauda termina em uma estrutura esclerotizada,  $0,06 \pm 0,02$  (0,03–0,07), provida de espinhos na porção anterior.

Hospedeiro tipo: *Cichla piquiti* Kullander e Ferreira, 2006.

Sítio de infecção: intestino.

Prevalência: 35% (7 peixes parasitados de 25 peixes examinados).

Intensidade média: 2 (1–4).

Localidade: reservatório de Lajeado, Rio Tocantins (10°66'55"S 48°42'36"W).

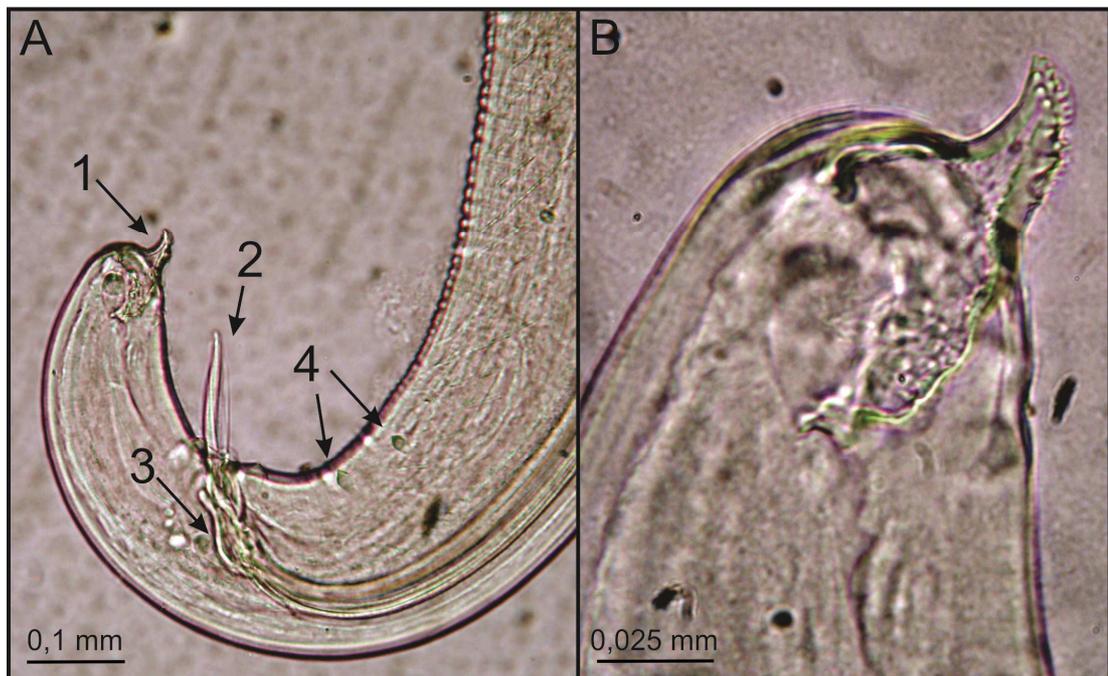
Material tipo: holótipo e parátipos serão depositados na Coleção Helmintológica do Instituto Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro.

Etimologia: para a espécie nova descrita aqui não foi utilizado o epíteto específico, considerando que de acordo com o Código Internacional de Nomenclatura Zoológica este trabalho não é uma publicação formal.

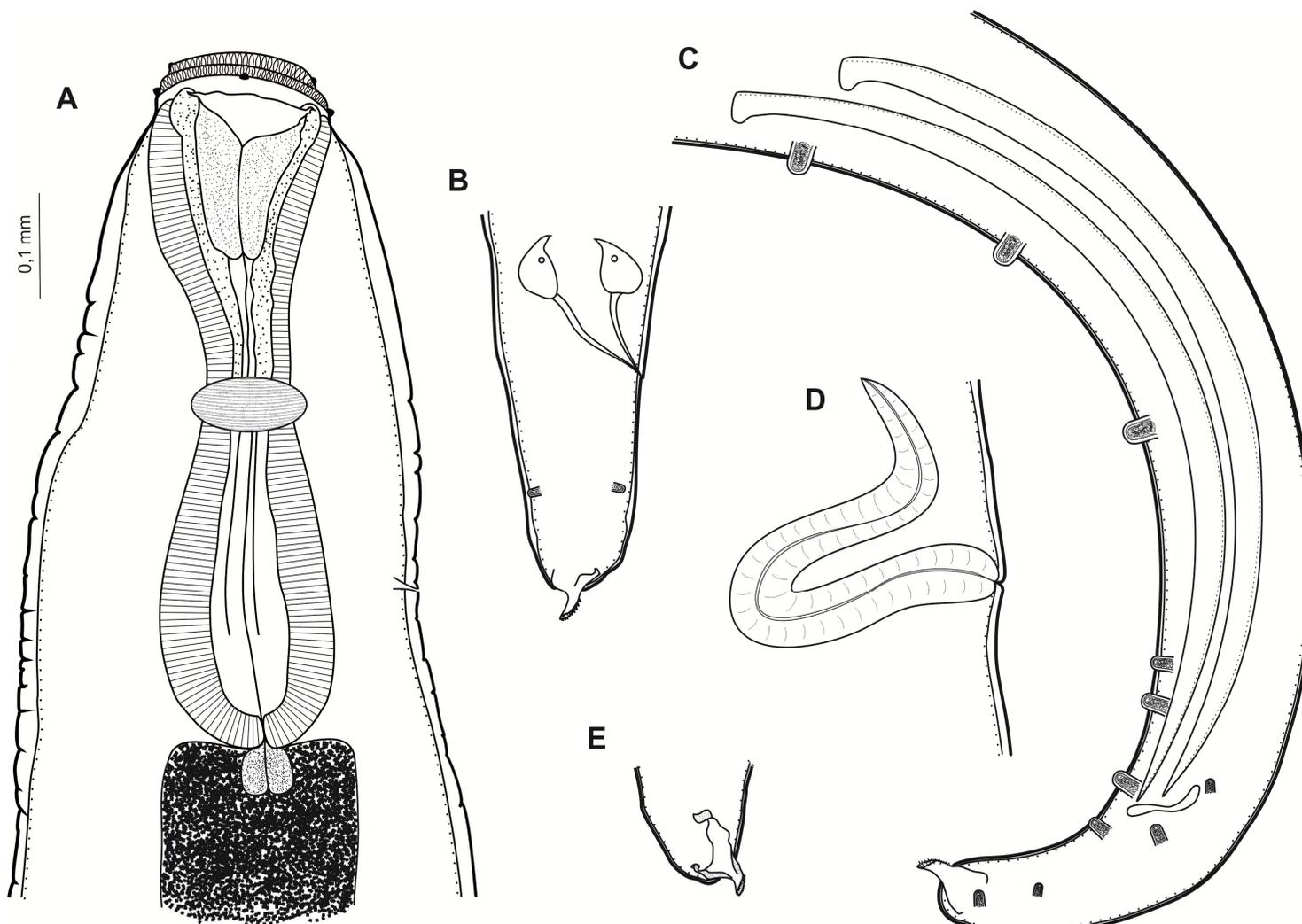
Diagnose: As espécies de *Cucullanus* também encontradas na região Amazônica são: *C. grandistomis* parasito de *Oxydoras niger*, *C. oswaldocruzi* parasito de *Zungaro zungaro* e *C. ageneiosus* parasito de *Ageneiosus ucayalensis*. As medidas corporais de *Cucullanus* sp. n. são bem maiores que as de *C. cassinensis* (mais de 5 vezes maior) e bem menores que as de

*C. oswaldocruzi* (mais de três vezes menor), assemelhando-se a *C. ageneiosus* nesse aspecto. Entretanto, outras características fazem de *Cucullanus* sp. n. e *C. ageneiosus* espécies bem distintas. A nova espécie possui espículas grandes, medindo quase dez vezes o tamanho das espículas de *C. ageneiosus* e 2 pares de papilas adanais, ausentes em *C. ageneiosus*; *Cucullanus* sp. n. foi registrada em um ciclídeo no ambiente de água doce, enquanto *C. ageneiosus* parasita um bagre de águas salobras. Além disso, uma característica que distingue a espécie nova de todas as outras é a presença de uma estrutura esclerotizada na extremidade distal da cauda, provida de espinhos na porção ventral (Fig 1).

A única espécie registrada anteriormente no Brasil parasitando um peixe da ordem Perciformes foi *C. cassinensis*, que apresenta medidas corporais muito menores que as da espécie nova (mais de 5 vezes menor). Adicionalmente, as duas espécies diferem em relação: ao formato do gubernáculo, a nova espécie apresenta forma de colher e *C. grandistomis* forma de Y; à distância do poro excretor à extremidade anterior, que é duas vezes maior na espécie nova; à proporção de papilas pré-anais, adanais e pós-anais, que para *Cucullanus* sp. n. é 5:2:4 e para *C. grandistomis* é 4:4:3, além da espécie nova apresentar cauda provida de estrutura esclerotizada.



**Fig.1.** A. Extremidade posterior de um exemplar macho de *Cucullanus* n. sp.; setas representam (1) estrutura esclerotizada, (2) espículas, (3) gubernáculo e (4) papilas. B. Estrutura esclerotizada em detalhe. Aumento de 40x.



**Fig. 2.** *Cucullanus* n. sp. **A.** Extremidade anterior, vista ventral. **B.** Extremidade posterior da fêmea. **C.** Extremidade posterior do macho. **D.** Vulva e vagina. **E.** Cauda com estrutura esclerotizada em detalhe.

**Referências**

- Eiras J.C., Takemoto R.M., Pavanelli G.C. 2006. Métodos de estudos e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes. 2. ed. EDUEM, Maringá, 199 pp.
- Giese E.J., Furtado A.P., Lanfredi, R.M., Santos, J.N. 2010. A new Cucullanid species (Nematoda) from *Ageneiosus ucayalensis* Castelnau, 1855 (Pisces: Auchenipteridae) from Pará, Brazil. *Journal of Parasitology*, 96, 389-394.
- Timi J.T., Lanfranchi A.L. 2006. A new species of *Cucullanus* (Cucullanide) parasitizing *Conger orbignianus* (Pisces: Congridae) from Argentinean waters. *Journal of Parasitology*, 92, 151-154.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os parasitos devem ser incluídos nos estudos de ecologia e em trabalhos de levantamento de biodiversidade, pois podem ter grande influência nos resultados obtidos; em alguns casos, ignorar sua presença significaria admitir a possibilidade de mascarar algum aspecto da comunidade. Em relação à introdução de espécies, o papel dos parasitos passou a ser mais considerado nos últimos anos. Contudo, estudos sobre parasitos e espécies invasoras, incluindo os próprios argumentos da HEI, abordam apenas a riqueza de espécies da comunidade de parasitos e seus níveis de infecção, quando a influência do parasitismo sobre seus hospedeiros também deveria ser observada. A hipótese do escape do inimigo por si só não serve como justificativa para o sucesso das espécies invasoras *Cichla piquiti* e *Plagioscion squamosissimus* na bacia do Rio Paraná. No lugar do escape do inimigo, o escape do efeito dos parasitos sobre o fator condição dos hospedeiros explica melhor a relação entre hospedeiros invasores e seus parasitos. Estudos sobre os parasitos de espécies introduzidas devem incorporar este enfoque e investigar aspectos fisiológicos e ecológicos que expliquem diferenças entre ambientes nativos e invadidos, no que diz respeito à patogenicidade dos parasitos abrigados por espécies não-nativas.