

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

LETÍCIA CUCOLO KARLING

**Enfatizando a ecologia nas interações parasito-hospedeiro**

Maringá  
2015

LETÍCIA CUCOLO KARLING

**Enfatizando a ecologia nas interações parasito-hospedeiro**

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 Doutor em Ciências Ambientais

Área de concentração: Ciências Ambientais

Orientador: Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli

Maringá  
2015

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

K18e Karling, Leticia Cucolo, 1986-  
Enfatizando a ecologia nas interações parasito-hospedeiro / Leticia Cucolo Karling. -  
- Maringá, 2015.  
69 f. : il.

Tese (doutorado em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais)--Universidade  
Estadual de Maringá, Dep. de Biologia, 2015.  
Orientador: Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli.

1. Parasitismo - Teoria trófica. 2. Interação parasito-hospedeiro - Teoria. 3. Ecologia  
parasitária. 4. Invasões biológicas - Parasitismo. I. Universidade Estadual de Maringá.  
Departamento de Biologia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes  
Aquáticos Continentais.

CDD 23. ed. – 577.85701  
NBR/CIP - 12899 AACR/2

LETÍCIA CUCOLO KARLING

**Enfatizando a ecologia nas interações parasito-hospedeiro**

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 Doutor em Ciências Ambientais pela Comissão Julgadora composta pelos membros:

COMISSÃO JULGADORA

Prof. Dr. Gilberto Cezar Pavanelli

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá (Presidente)

Prof. Dr. Luiz Eduardo Roland Tavares

Universidade Federal do Mato Grosso (UFMS)

Prof. Dr. Edson Fontes de Oliveira

Universidade Tecnológica Federal do Paraná (UTFPR)

Prof. Dr. Norma Segatti Hahn

Nupélia/Universidade Estadual de Maringá

Aprovada em: 08 de maio de 2015.

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

Dedico este trabalho aos meus pais, Ivo e Rosa, que são meus maiores exemplos de vida. Pra vocês meu eterno amor.

## AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador, Dr. Gilberto Cezar Pavanelli, que sempre foi muito querido comigo ao longo de tantos anos. Em todas as nossas coletas pelo Brasil a fora me tratava como uma filha. Sou muito grata pela sua amizade e orientação, pois além de tudo, me ensinou como funciona toda a parte burocrática da ciência, desde a formulação de um projeto de pesquisa até a prestação de contas... e quantas prestações!

Ao Dr. Ricardo Massato Takemoto, pela orientação desde o meu primeiro dia de estágio em 2006, sentou ao meu lado com toda a sua paciência nipônica e começou a me mostrar o fascinante mundo da parasitologia. Uma das inúmeras qualidades do Takemoto é ser um excelente pesquisador, e eu sempre adorei subir na salinha dele e ficar conversando sobre ecologia. Tenho muito orgulho de ter sido sua orientanda.

Ao Professor Dr. Anders Nilson e aos membros do departamento da Aquatic Ecology, Lund University, Suécia, por contribuírem para a realização deste trabalho durante os oito meses de estágio.

A Mari e a Eliane, pelas nossas conversas às sete da manhã (muitos choros e risadas) dos mais variados assuntos, além de todo conhecimento compartilhado.

A Sybelle Bellay, que também esteve presente desde o início, me ensinou muitas coisas sobre os monos, inclusive foi com ela que descrevi a minha primeira espécie, muito obrigada pela ajuda, amizade e companheirismo.

Ao Fábio Yamada e a Carol Lacerda, que além de serem excelentes profissionais são meus amigos e guardo com muito carinho todas as nossas boas recordações. Obrigada Carol pelas suas correções, ensinamentos e incentivo em trabalhar com espécies invasoras, é sempre um prazer trabalhar com você.

A minha Zé ruela querida, Luiza P.C. Lopes, uma das minhas melhores “aquisições” durante o mestrado e doutorado, uma amizade pra lá de especial, quantos momentos maravilhosos passamos juntas... saudade das suas palhaçadas.

As minhas antuenitas Fabrício, Michelle Maria e Rodrigo, meus parceiros e amigos do fundão, sempre dispostos a me ajudar, a conversar e a gargalhar. Vocês podem ter certeza que as minhas tardes foram muito mais agradáveis ao lado de vocês!

Ao Bruno Hideo, já que fui obrigada a fazer uma dedicatória pra você, só tenho a dizer que você não fez mais que a sua obrigação em ajudar a sua amiga aqui nas informáticas da vida.

A Andréia Isaac, pela sua amizade, companheirismo e além de tudo isso, sempre trocamos muitas idéias sobre parasitismo. Muito obrigada pela suas valiosas contribuições neste trabalho.

Aos “antigos” e “atuais” colegas e amigos do laboratório de Ictioparasitologia do Nupélia, Filipe, Luizinho, Thiago, Ana1, Ana 2, Luciana, Guilherme, Eloiza, Flávia, Antônio, Geza, Janaina, Djamy, Sueli, Thamy, Natália, Gisele por compartilharem tantos momentos de descontração no laboratório e fazer com que o dia passasse sempre muito rápido.

Aos amigos, Elixir, Hugo, Paulão, Cabelis, Carlos, Gustavo, Paty, Cris, Aninha, Érika, Gi, Cristina, pelas agradáveis aulas do nosso mestrado.

Ao PEA por propiciar convivência com excelentes pesquisadores tanto os da casa, quanto os diversos convidados, que contribuíram na minha formação através de palestras, estágios e disciplinas.

Ao Nupélia, pela infraestrutura e recursos oferecidos para a realização deste trabalho.

A Maria Salete pela atenção, profissionalismo e amizade, sempre nos acolhendo com muito carinho materno na biblioteca, principalmente com seu “netinho polaco”.

A Aldenir e a Jocemara por nos auxiliar com tantas dúvidas burocráticas, sempre atendendo com carinho e dedicação.

Aos demais colegas de departamento, docentes, pescadores, técnicos, zeladoras, muito obrigada por toda ajuda.

A Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da Bolsa de Doutorado e Bolsa do Programa de Doutorando com Estágio no Exterior (PDSE).

As amigas do peito Jordana, Ligia, Paula, Camila, Marielly, Nihi, Ellen, Fran, Leka, Batata e Dri por estarem sempre presentes.

Em especial a minha FAMÍLIA, que é e sempre foi meu suporte, a qual me garantiu aconchego e segurança em todos os momentos. Vocês são TUDO e o que mais importa no mundo.

A Cidinha e Vicente, minha família de coração. Sempre me deram todo carinho e atenção deste mundo, além de serem avós maravilhosos, são meus sogros queridos.

A minha segunda família (da tia Julita), que estão presentes em todos os momentos da minha jornada.

Aos meus pais, Ivo e Rosa, a quem sou grata e dedico esta tese, pois sempre fizeram o possível e impossível pelas filhas, tenho muito orgulho da família linda, unida e amorosa que tenho! Meu muito obrigada por toda vida!

As minhas irmãs, Aline e Lilian, tesouros da minha vida. Além de irmãs, são minhas melhores amigas e sempre dispostas a me ajudar em qualquer coisa. A minha vida não teria nenhum sentido sem vocês.

Ao Igor, meu coração, companheiro e amigo de cada minutinho. Obrigada por dividir a sua vida comigo, sou muito feliz ao seu lado e espero realizar todos os nossos planos e sonhos juntos. Além de tudo isso é co-autor desses trabalhos, com suas excelentes contribuições.

Ao Theo, meu grande e verdadeiro amor, veio ao mundo para alegrar todos a sua volta, nem tenho palavras para te agradecer, pois a minha vida só é completa com você ao meu lado.



## Enfatizando a ecologia nas interações parasito-hospedeiro

### RESUMO

Parasitas necessitam de pelo menos um hospedeiro para sobreviver e provocam algum custo ao mesmo. Interações parasito-hospedeiro ocorrem de inúmeras maneiras, o que torna essa relação difícil de ser modelada ou abordada sob o ponto de vista de teorias e hipóteses gerais de ecologia. O mecanismo *top-down/bottom-up*, por exemplo, é amplamente utilizado para descrever efeitos tróficos em ecologia de comunidades. As interações parasito-hospedeiro se configuram de forma muito semelhante às relações predador-presa, nas quais parasitos atuam como predadores e se apropriam de recursos dos hospedeiros, que por sua vez atuam como presas. A interação parasito-hospedeiro é abordada sob a perspectiva do mecanismo *top-down/bottom-up* de modo a considerar a relação entre peso e comprimento do corpo (condição do corpo) como um parâmetro para avaliação do bem-estar do hospedeiro, e correlacionar tal medida com a biomassa de parasitos. Essa nova abordagem trófica prediz que interações podem ser mediadas por recursos para o parasito ou pela imunidade dos hospedeiros. A fim de exemplificar esta abordagem, um estudo de caso investiga a correlação entre a abundância de endoparasitos e a condição do corpo de 15 espécies de peixes de diferentes guildas tróficas amostradas ao longo de 13 anos na planície de inundação do alto Rio Paraná. A correlação positiva observada para todas as guildas pode ser atribuída tanto a fatores externos como alta disponibilidade de alimento para os hospedeiros, que por sua vez oferecem recursos de qualidade para os parasitos, quanto ao fato de hospedeiros com melhor condição do corpo apresentar maior tolerância ao parasitismo. Sob outra perspectiva ecológica, a Hipótese do Escape do Inimigo justifica o potencial sucesso no processo de introdução de espécies pela perda de seus parasitos e predadores naturais. Comparou-se a fauna parasitária de brânquias de *Plagioscion squamosissimus* de rios onde é nativa e de rios onde é introduzida sob ponto de vista dessa hipótese. Para isso, espécimes de hospedeiro de cada rio foram analisados e a riqueza total de parasitos nas bacias nativas foi expressivamente maior do que nas bacias onde os hospedeiros foram introduzidos, sugerindo que durante o processo de introdução a espécie de peixe perdeu a maioria de seus parasitos branquiais. O fato de os parasitos não necessariamente conseguirem se estabelecer nas novas áreas configura uma vantagem a contribuir para o sucesso do estabelecimento de espécies de peixe não nativos em novas regiões.

**Palavras-chave:** Teoria. Framework. Planície de inundação Neotropical. Invasão biológica

## Emphasizing the ecology in the parasite-host interaction

### *ABSTRACT*

Parasites require at least one host to survive and cause some damage to it. Host-parasite interactions occur in many different ways, which makes this difficult relationship to be modeled or approached from the point of view of ecological general theories and hypotheses. Top-down and bottom-up mechanisms for example are widely used to describe trophic effects in community ecology. The parasite-host interactions are configured much like the predator-prey relationships in which parasites act as predators and appropriate host resources, which act as prey. In this thesis the host-parasite interaction is addressed from the top-down/bottom-up perspective in order to consider the relationship between weight and body length (body condition) as a parameter to evaluate the host welfare, and correlate such measure with the biomass of parasites. This new approach predicts that interactions can be mediated by resources for the parasite or by the immunity of the host. To illustrate such approach, a case study investigates the correlation between abundance of endoparasites and the relative condition factor of 15 species of fish of different trophic guilds sampled over 13 years in the Upper Paraná River floodplain. The positive correlation observed for all guilds can be attributed to both external factors such as high food availability for the hosts, which in turn provide quality resources for the parasites, as to whether hosts with better body condition have a higher tolerance parasitism. Under other ecological perspective, the Enemy Escape Hypothesis justifies the potential success in the introduction of species process the loss of their natural predators and parasites. Thus, another objective of this study was to compare the parasitic fauna of the gills of *Plagioscion squamosissimus* in rivers where it is native and rivers where it is introduced from the point of view of this hypothesis. To this end, host of specimens of each river were analyzed and the total wealth of parasites in native basins was significantly higher than in basins introduced, suggesting that during the introduction process the fish species lost most of their gill parasites. The fact that the parasites do not necessarily colonize successfully new areas has shown one more factor contributing to the success of the establishment of non-native fish species into new regions.

**Keywords:** Theory. Framework. Neotropical floodplain. Biological invasion

Tese elaborada e formatada conforme as normas da publicação científica *Trends in Parasitology* (capítulo 2) e *Parasitology* (capítulo 3 e 4).  
Disponíveis em:  
<http://www.cell.com/trends/parasitology/authors> e  
[http://assets.cambridge.org/PAR/PAR\\_ifc.pdf](http://assets.cambridge.org/PAR/PAR_ifc.pdf)

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL.....	13
Referências.....	14
2 PARASITE-HOST'S BODY CONDITION INTERACTIONS IN A TOP-DOWN/BOTTOM-UP PERSPECTIVE.....	15
Abstract .....	15
Resumo.....	16
2.1 Introduction.....	17
2.11 Essential features for a top-down/bottom-up host-parasite interaction approach.....	18
2.12 Conceptual framework.....	19
2.13 Concluding remarks.....	23
References.....	25
3 ENDOPARASITES AND CONDITION FACTOR OF HOSTS: IS THERE ANY PATTERN IN THIS RELATIONSHIP IN FISHES OF DIFFERENT TROPHIC GUILD FROM A NEOTROPICAL FLOODPLAIN?.....	33
Abstract .....	33
Resumo.....	34
3.1 Introduction.....	35
3.2 Material and methods.....	36
3.21 Study area.....	36
3.22 Sampling fish and parasites.....	37
3.23 Statistical analysis.....	38
3.3 Results.....	39
3.4 Discussion.....	40
Acknowledgments.....	43
References.....	44
4 ECTOPARASITOS DE <i>PLAGIOSCION SQUAMOSISSIMUS</i> (HECKEL, 1840) (PERCIFORMES, SCIAENIDAE) SOB A PERSPECTIVA DA HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO.....	50
Resumo.....	50
Abstract.....	51
4.1 Introdução.....	52
4.2 Materiais e métodos.....	54
4.21 Área de estudo, amostragem de peixes e parasitos.....	54
4.22 Análises dos dados.....	55
4.3 Resultados.....	55
4.4 Discussão.....	59
Referências.....	63
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	69

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

No início dessa tese o objetivo era responder como endoparasitos afetavam o fator de condição relativo do corpo (Kn) de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. Esperava-se que os resultados se mostrassem correlacionados negativamente, no entanto, após avaliações preliminares dos dados, notou-se que o contrário era verdadeiro, e que a intensidade de endoparasitos estava positivamente correlacionada com o Kn dos peixes. Dessa forma, a discussão tomou outras direções.

Na tentativa de enquadrar tais resultados em um contexto ecológico, observou-se que apesar de alguns autores abordarem as interações parasito-hospedeiro sob amplos pontos de vista ecológicos, tais como o mecanismo *top-down/bottom-up* (*i.e.* Pedersen & Fenton, 2006; Zanette & Clinchy, 2010), é comum encontrar conclusões especulativas e muitas vezes contraditórias sobre as interações parasito-hospedeiro. Por exemplo, alguns autores justificam que um hospedeiro apresenta alto Kn por possuir um sistema imune eficiente, ou o contrário, hospedeiros com alto Kn representam recursos de qualidade, conseqüentemente parasitos são atraídos para esse hospedeiro. Ou seja, correlações como essa são passíveis de várias interpretações diferentes.

A busca por padrões gerais é uma das grandes expectativas da ecologia, e o entendimento de processos e mecanismos ecológicos é essencial para o sucesso na detecção de tais padrões. Desta forma, o segundo capítulo dessa tese apresenta uma proposta de utilização do mecanismo *top-down/bottom-up* que considera a condição do corpo do hospedeiro como nível basal e o parasito como consumidor. O terceiro capítulo apresenta um estudo de caso, em que endoparasitos de várias espécies de peixes de diferentes guildas tróficas de uma planície neotropical foram amostrados a fim de verificar a existência do mecanismo *top-down/bottom-up* proposto no primeiro capítulo. No quarto capítulo, outra abordagem, a da hipótese do escape do inimigo, é explorada na tentativa de explicar o sucesso de uma espécie não-nativa pela perda de parte dos parasitos que ocorrem em seu ambiente natural.

**Referências**

Pedersen, A.B. and Fenton, A. (2006) Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends Ecol Evol*. DOI:10.1016/j.tree.2006.11.005

Zanette, L. and Clinchy, M. (2010) Food supplementation leads to bottom-up and top-down food–host–parasite interactions. *J. Anim. Ecol.* DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01724.x.

## 2 PARASITE-HOST'S BODY CONDITION INTERACTIONS IN A TOP-DOWN/BOTTOM-UP PERSPECTIVE

### *ABSTRACT*

One of the most popular concepts of parasites is that they are organisms that compulsorily require at least one host to survive, provoking some cost to it. A very common method to infer about host health affected by parasitism is by assessing the body condition (BC). However, it is common to find merely descriptive or comparative studies on parasitology that not address a broad ecological perspective of such relation. Within community ecology, host-parasite interactions have a similar approach to prey-predator interactions, where a parasite feeds on the host. Prey-predator relationships are widely covered by top-down and bottom-up mechanisms in order to describe two-way effects of one on each other. To the best of our knowledge, no major approach in literature about the existence of these dual top-down and bottom-up effects regards host' body condition and parasitism; and such mechanisms are often ignore when reporting results. We present a framework of a trophic approach where interactions can be mediated either by resources for the parasite or immunity of the hosts. Such interaction can be dynamic in a way that the resource-consumer relationship varies in different situations: (i) high BC favors a high level of parasitism; (ii) parasitism leads hosts to display high BC; (iii) low BC favors high level of parasitism; (iv) high level of parasitism leads to low BC; (v) high BC prevents high levels of parasitism; (vi) low level of parasitism allows a high BC. We believe that this general approach can facilitate the comprehension and evaluation of the possible pathways whereby the host-parasite interactions occur, and consequently elucidate basic ecological and evolutionary questions, as well as encourage new hypotheses.

**Keywords:** ecology, framework, immunity, parasitism.

### **RESUMO**

Um dos conceitos mais populares de parasitos é de que são organismos que requerem obrigatoriamente pelo menos um hospedeiro para sobreviver, provocando algum custo ao mesmo. Um método utilizado para inferir sobre a saúde do hospedeiro em relação ao parasitismo é através da condição do corpo do hospedeiro (BC). No entanto, é comum encontrar estudos meramente descritivos ou comparativos sobre parasitologia que não abordam uma ampla perspectiva ecológica desta importante relação. Dentro de ecologia de comunidades, as interações parasito-hospedeiro tem uma abordagem semelhante às interações predador-presa, onde o parasito se alimenta do hospedeiro. A relação predador-presa é amplamente coberta pelos mecanismos *top-down/bottom-up*, a fim de descrever os efeitos de um sobre o outro. Literaturas que abordem o mecanismo *top-down/bottom-up* e relacionam o parasitismo com a condição do corpo do hospedeiro são escassas. Nós apresentamos um *framework* com abordagem trófica, onde as interações podem ser mediadas por recursos para o parasito ou imunidade dos hospedeiros. Tal interação pode ser dinâmica, de modo que a relação de recurso-consumidor varia em diferentes situações: (i) elevado BC favorece elevado nível de parasitismo; (ii) parasitismo leva hospedeiros a exibir alto BC; (iii) baixo BC favorece alto nível de parasitismo; (iv) alto nível de parasitismo leva a diminuição BC; (v) alta BC evita altos níveis de parasitismo; (vi) baixo nível de parasitismo permite alto BC. Acreditamos que esta abordagem geral facilitará a compreensão e avaliação dos possíveis caminhos nas interações parasito-hospedeiro, e consequentemente elucidar questões ecológicas e evolutivas, além de incentivar novas hipóteses.

**Palavras-chave:** ecologia, framework, imunidade, parasitismo.



## 2.1 Introduction

One of the most popular concepts of parasites is that they are organisms that compulsorily require at least one host to survive, provoking some cost to it. Parasites affect their hosts negatively either altering specific physiological functions and/or producing large populations within their bodies. Also, the hosts' resources are often misappropriated by parasites resulting change on energy flow patterns, which may influence ecosystem functioning (Hudson 2005). From an ecological point of view, parasitism faces dualisms: parasites can generate diversity but can cause population declines; they may increase the hosts' growth rate but can decrease the reproduction output; and they can stimulate an immune response but at the same time facilitate a secondary infection (Hudson 2005).

In a co-evolutionary perspective, parasites consume hosts either directly by feeding on their tissues, or indirectly by deviating resources (although, when they deviate resources, such as tapeworms, they can be considered competitors; see Raffel et al. 2008 for details), and hosts defend themselves using specific behaviour (Christe et al. 1994) and physiological and/or immunological mechanisms that can result in loss of fitness for the parasite (Dogiel 1970, Roitt 1991, Krasnov et al. 2005).

Generally, the quality of the resources a host offers to a parasite varies within the host population, and might depend on the host's nutritional status and/or immunological. Some situations are often reported in parasites researches: (i) parasites preferentially feed on hosts in good nutritional condition (e.g. Keymer et al. 1983, Blanco et al. 1997, Dawson & Bortolotti 1997) as such organisms provide better resources for the parasites' growth, survival and reproduction; (ii) hosts in good condition are better able to develop defense mechanisms (Gershwin et al. 1985, Cook 1991, Lochmiller et al. 1993, Saino et al. 1997, Ing et al. 2000), which in turn can reduce the reproductive success of the parasite (Wakelin & Apanius 1997, Tschirren et al. 2007); and (iii) in a different scenario, energy-deprived hosts might be obvious targets for parasites once they are less resistant and therefore, more vulnerable (Wakelin 1989, Lloyd 1995, Krasnov et al. 2005).

A very common method to infer about animal health is by assessing the ratio between weight and length (Jakob et al. 1996, Froese 2006), which from here on will be referred as body condition (BC). BC is largely used in animal parasitology, as provides important information about the physiological status of animals and assumes that

individuals with greater mass in a given length are in better condition (Le Cren 1951, Froese 2006). Characteristics like past feeding success, ability to cope with environmental pressures and parasitism can be assessed through a BC evaluation (Bolger 1989, Jakob et al. 1996, Oppliger et al. 1996, Brown et al. 2000, Jokela et al. 2005).

Despite some efforts to insert parasites in a broad trophic context (Marcogliese & Cone 1997, Byers 2008, Lafferty et al. 2008), ecologists often neglect the role of parasites in food webs. Within community ecology, host-parasite interactions have a similar approach to predator-prey interactions (Pedersen & Fenton 2006, Hall et al. 2007), where a parasite feeds on the host (Raffel et al. 2008). Predator-prey relationships are widely covered by top-down (TD) and bottom-up (BU) mechanisms in order to describe two-way effects of one on each other (Guégan et al. 2005). Pedersen & Fenton (2006) provided a hypothetical interaction network regarding TD/BU within the hosts' bodies, where the basal level represents the host resources; parasites are in intermediate level and eat the tissues of the hosts; and the immune systems of hosts act as predator. Zanette & Clinchy (2010) have studied bird's nest parasitism and supplied important results in one of the first attempts to insert food-host-parasite interaction in a TD/BU approach. However, to the best of our knowledge, no major approach in literature about the existence of these dual TD/BU effects regards hosts' body condition and parasitism; and scientists often ignore such mechanisms when report results.

### **2.11 Essential features for a top-down/bottom-up host-parasite interaction approach**

We believe that a general approach can facilitate the comprehension of the possible pathways whereby the host-parasites interactions occur, and consequently elucidate basic ecological and evolutionary questions. However, there are barriers to reaching the broad context of such interaction. One of the hardest questions is to distinguish causes and consequences (both in individual and population levels). For example, for a host that has high BC and low level of parasitism, does it mean that the host has few parasites because it has a high BC and consequently an efficient immune system; or the host has a high BC because it was not infected by parasites? The answer depends on several questions, like the infection time, the pathogenicity (or virulence) of parasites, the efficacy of the host to avoid parasites, the ratio between host and parasite

sizes, among others. Likewise, several ecological features, e.g. resources availability, reproductive status, competition, predation pressure and environmental stress, can affect BC. Considering this, we will roughly refer to infection stages, time of infection and environmental features that influence BC, and we believe that they only can be measured under well monitored samples or experiments, and that each host-parasite interaction is context-dependent.

Another curious point in parasitology is that most of the studies investigate host-parasite interactions from the host perspective (Jokela et al. 2005, Rohlenová et al. 2011, Tadiri et al. 2013). Our purpose is to consider both the host and the parasite perspectives in a broad way and we rather focused on the major TD/BU mechanisms that describe the possible host-parasite interactions.

## **2.12 Conceptual framework**

Given to the incredible amount of parasites' life strategies, host-parasite interactions in a wide perspective are hard to be modeled. Steps backwards of modeling, conceptual frameworks are theoretical entities closely related with empirical approaches and the recognition of its utility in ecology has been increasing. A conceptual framework organized conceptions and gives direction to studies in a particular field, and despite it is not a proper model, it can lead to the development of models and to the generation of new hypothesis (Gurevitch et al. 2011).

We present here a trophic approach for the most common host-parasite relationships where the interactions can be mediated either by resources for parasite or immunity of hosts. To build this framework we considered empirical possibilities of relation between BC of host and biomass of parasites (no microparasites were considered).

Although parasitic infections are known to be pervasive, hosts not necessarily show obvious effects. The host-parasite interaction can be very dynamic in a way that the resource-consumer relationship varies in different situations (Figure 1).

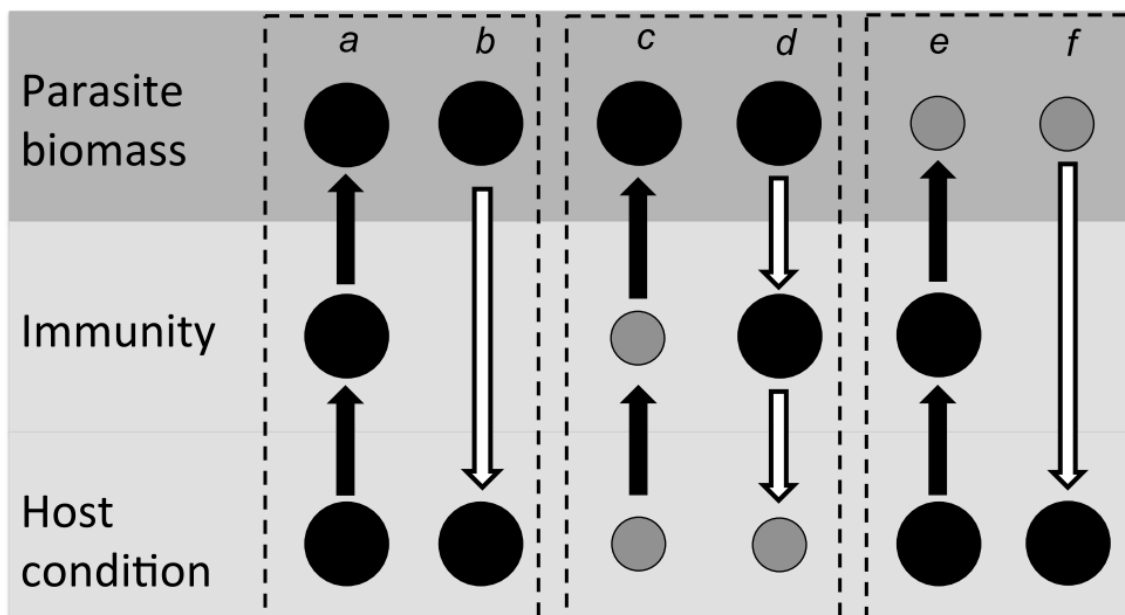


Figure 1 – A top-down (white arrows) and bottom-up (black arrows) framework with common situations in host-parasite interactions. Basal level (light grey) represents hosts' body condition (resources for parasites) and the top level (dark grey) represents parasites (consumers). Large circles indicate high levels of the referred items and small circles represent low levels. **(a)** High BC favors a high level of parasitism. **(b)** Parasitism leads hosts to display high BC. **(c)** Low BC favors high level of parasitism. **(d)** High levels of parasitism favors low BC of hosts. **(e)** High BC prevents high levels of parasitism. **(f)** Low level of parasitism allows a high BC. Each situation will be discussed in details below.

### High body condition and parasitism

**a) High BC favors a high level of parasitism.** A host with a high BC represents an organism with great amount of resources; nonetheless it attracts and supports a large amount of parasites (Zanette & Clinchy 2010). Tolerance (Box 1) plays the main role in this situation. The costs of activation and maintenance of an immune response for is widely discussed by Sheldon & Verhulst (1996), Zuk & Stoehr (2002) and Stevens et al. (2007).

Hosts often face the trade-off between allocating energy to prevent/heal parasite infections or improving other essential functionalities (Sheldon & Verhulst 1996, Hamilton & Poulin 1997, Sinková et al. 2008, Martin et al. 2011). For example, in food-deprived circumstances, short-term immunology suppressions can be advantageous because allows reallocating energy to functions that supply immediate and urgent needs (Apanius 1998), e.g. feeding. It is likely that parasites take this lack of defense as

opportunity to infect the hosts. On the other hand, environments with high availability of resources allow hosts to increase their intake rates and consequently support higher levels of parasitism.

**b) Parasitism leads hosts to display high BC.** A phenomena known as gigantism, in which parasitized hosts are larger than non-parasitized, is often associated with hosts castration (Hall et al. 2007, Lafferty & Kuris 2009). Although this seems to be unexpected from general concepts of parasitism, this situation is observed for many invertebrates and fish species (Minchella 1985, Ballabeni 1995, Arnott et al. 2000, Hall et al. 2007).

This strategy deprives host's reproductive systems of energy or actually parasites consume some of the reproductive tissues, in a way that all energy that could be used by the host to reproduce, become available to increase parasite's fitness (Baudoin 1975, Ebert et al. 2004, Bonds 2006, Lafferty & Kuris 2009). When hosts are exposed to parasitic castrators it is likely that they show strong adaptation to resist rather than to tolerate infections. However, once they are infected the defense against parasites ends soon after the maturation of parasite inside de host (Lafferty & Kuris 2009).

In a population perspective, parasitic castrators can substantially decrease the host's densities and affect population dynamics (Fogelman et al. 2009). Consequently, hosts have to adjust their life history traits (growth and reproduction) in a way to decrease the impact of parasites on their fitness, e.g. lower the age of first reproduction (Michalakis 2009).

### **Low body condition and parasitism**

**c) Low BC favors high level of parasitism.** In this bottom-up situation, malnutrition results in low resistance and allows high loads of parasites in individual hosts (Wakelin 1989, Lloyd 1995). The activation and maintenance of an effective immune system is an energetically demanding process (*e.g.* Moret & Schmidt-Hempel 2000) that requires trade-off decisions among energy demands for growth (Soler et al. 2003, Brommer 2004), predator avoidance (Rigby & Jokela 2000), reproduction (Gustafsson et al. 1994, Ilmonen et al. 2000, Bonneaud et al. 2003, Jacot et al. 2004, Ahtiainen et al. 2005), competition (Norris & Evans 2000, Simková et al. 2008), among others. Some studies

reported that resource allocation to immune function seems to be a flexible process, of which the outcome depends on other resource demands (Sheldon & Verhust 1996).

Resources extracted from hosts in poor condition can be of a lower quality (De Pedro et al. 2003), this means that parasites face a trade-off between attacking less defended but lower quality, vs more defended but high quality hosts (Krasnov et al. 2005). According to these same authors, reproductive success of parasites can be higher when their fitness is more related to low defense hosts than the low quality of the extracted resource.

At the population level, malnutrition is often linked with high burdens of parasites and high mortality of infected animals (Anderson & May 1981, Gulland 1992, 1995), because the defense mechanisms of the hosts is harmed and leads to an increase in parasite within-host growth and transmission (Pulkkinen & Ebert 2004). In addition, hosts with low BC and high biomass of parasites are hard to be found in nature because sick or debilitated individuals are quickly eaten by predators (Thatcher et al. 2005) or remain less active.

**d) High level of parasitism leads to low BC.** Parasites have a strong impact on individual hosts' fitness and reproduction (Neuhaus 2003). Manipulation of number of parasites demonstrate that in some host-parasite interactions, parasitism have provoked the decrease of BC (Neuhaus 2003) instead of the low BC have attracted the parasites (situation c). This happens because the infection often negatively affects the capability of hosts to obtain food (Barber & Wright 2005), which in turn harms e.g. reproduction (Lafferty & Kuris 2009) and predator avoidance (Luong et al. 2011).

Parasites may increase their fitness by increasing the rate of host exploitation that leads to increased virulence and immune response. As the immune response is very costly to the host, consequently reduces host fitness and in some case induced host mortality (Jokela 2005). Thus, virulence largely depends on life-cycle characteristics of each particular parasite species (Frank 1996, Jokela 2005). However, few studies have addressed parasite virulence in natural environments (Herre 1993, Jaenike et al.1995, Polak 1996, Webberley & Hurst 2002).

### **Low parasitism and host's body condition**

**e) High BC prevents high levels of parasitism.** Well-fed hosts resist better to parasitism, either by displaying specific behaviors (Hart 1992, Moore 2002) or via physiological mechanisms (Pastoret et al. 1998, Pulkkinen & Ebert 2004). Considering that the first goal of any potential host is to avoid being parasitized, resistance (Box 1) plays the main role in this case.

Host behaviours such as escape responses, changes in habitat choice and social behaviours, as well as morphological barriers e.g. cuticles, furs and skin are important for preventing parasitism or stopping infection before it has even started (Hart 1990, Moller 1993, Moore 2002, Karvonen et al. 2004, Michalakis 2009). However, behaviour and physical barriers in isolation often are not enough to keep parasites away. Thus hosts have immunological ways to defend themselves when such encounters occur (Sorci et al. 2009), and despite parasites can be attracted by high availability of resources, hosts' with high BC are able to allocate energy to improve resistance and behave more efficiently to avoid parasites.

**f) Low level of parasitism allows a high BC.** Hosts with low parasitism pressures are able to invest energy in growth and reproduction, rather than in mechanisms to prevent parasites. This situation can be found mainly when non-native hosts leave behind their natural enemies (e.g parasites) and do not have to deal with parasitism in the new geographic distribution (Torchin et al. 2002). This principle that explains part of the success of non-native species is known as the Enemy Release Hypothesis (Keane & Crawley 2002, Torchin et al. 2003).

Torchin et al (2003) studied 26 species of hosts from different classes and concluded that non-native populations suffer less parasitism in comparison with the native population. The negative effects of parasites are minimized and potential hosts are able to reallocate energy to other functions that provide competing advantages and contribute to the success of the introduction (Torchin et al. 2003, Vignon et al. 2009).

### **2.13 Concluding remarks**

Recognizing possible pathways of host-parasite trophic interactions will help elucidating ecological and evolutionary questions and serve to improve the prospects for efficiently understanding such interactions, which can be the key to generate new hypothesis in parasites researches. The framework presented here provides possible

pathways in host-parasite interactions than existed previously, an important step on the broader host-parasites knowledge. However we recognize that several biotic and abiotic attributes might have strong influence in such interactions, e.g. variation in resources for the host may affect host BC, leading to variation in the availability of resources for the parasite. Therefore, using this approach requires well-controlled experimental conditions or good knowledge on communities' interactions for higher accuracy on reporting results. These TD/BU mechanisms in host-parasites merits more attention as the field of trophic ecology continues to develop.

### **Box 1 – Resistance and tolerance**

Understanding tolerance and resistance is a key issue for the ecology and evolution of host-parasite interaction. Resistance is the reduction of prevalence of pathogens by decreasing the parasite fitness, either by avoiding or attacking the parasites (Read et al. 2008, Schneider & Ayres 2008, Råberg et al. 2009); and tolerance is the ability to limit the cost caused by parasites (Råberg et al. 2007, 2009). Both mechanisms have to be considered separately because resistance protects the host and have negative effects on parasites, while tolerance saves the host from damages with neutral (or positive) effects on parasites (Roy & Kirchner 2000, Boots 2008).



## References

- Ahtiainen, J.J. et al. (2005). A trade-off between sexual signalling and immune function in a natural population of the drumming wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. *J. Evol. Biol.* DOI:10.1111/j.1420-9101.2005.00907.x.
- Anderson, R.M. and May, R.M. (1981) The population dynamics of microparasites and their invertebrate hosts. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 291, 451–524.
- Apanius, V. (1998) Stress and immune defence. Stress and Behavior. In *Advances in the Study of Behavior* (eds Møller, A.P., Millinski, M. and Slater, P.J.B.), pp. 133–153. Academic Press.
- Arnott, S.A. et al. (2000) Parasite-associated growth enhancement in a fish-cestode system. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267, 657-663.
- Ballabeni, P. (1995) Parasite-induced gigantism in a snail: a host adaptation? *Funct. Ecol.* 9, 997-893.
- Barber, I. and Wright, H.A. (2005). Effects of parasites on fish behavior: interactions with host physiology. In *Behaviour and Physiology of Fish* DOI: 10.1016/S1546-5098(05)24004-9
- Baudoin, M. (1975) Host Castration as a Parasitic Strategy. *Evol.* 2, 335-352.
- Blanco, G. et al. (1997) Feather mites on group-living Red-billed Choughs: a non-parasitic interaction? *J. Avian Biol.* 28, 197–206.
- Bolger, T. and Connolly, P.L. (1989) Selection suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *J. Fish Biol.* 34, 171-182.
- Bonds, M.H. (2006) Host Life-History Strategy Explains Pathogen-Induced Sterility. *Am. Nat.* 168, 281-293.
- Bonneaud, C. et al. (2003) Assessing the cost of mounting an immune response. *Am. Nat.* 161, 367-379.
- Boots, M. (2008). Fight or learn to live with the consequences? *Trends Ecol. Evol.* DOI:10.1016/j.tree.2008.01.006

- Brommer, J.E. (2004) Immunocompetence and its costs during development: an experimental study in blue tit nestlings. *Proc. R. Soc. Lond. B.* DOI: 10.1098/rsbl.2003.0103 271.
- Brown, M.J.F. et al. (2000) Condition-dependent expression of virulence in a trypanosome infecting bumblebees. *Oikos*. 91, 421-427.
- Byers, J.E. (2008) Including parasites in food webs. *Trends Parasitol.* 25, 55-57.
- Christe, P. et al. (1994) Ectoparasite affects choice and use of roost sites in the great tit, *Purus major*. *Anim. Behav.* 47, 895-898.
- Cook, M.E. (1991) Nutrition and the immune response of the domesticated fowl. *Crit. Rev. Poultry Biol.* 3, 167–190.
- Dawson, R.D. and Bortolotti, G.R. (1997) Ecology of parasitism of nestling American kestrels by *Carnus hemapterus* (Diptera: Carnidae). *Can. J. Zool.* 75, 2021–2026.
- De Pedro, N. et al. (2003) Changes in glucose, glycogen, thyroid activity and hypothalamic catecholamines in tench by starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol. B.* DOI: 10.1007/s00360-003-0355-7.
- Dogiel, V.A. (1970) Ecology of the parasites of freshwater fishes. In *Parasitology of fishes*. (Dogiel, V.A., Petrushevski, G.K. and Polyanski, Y., eds.). pp. 1-47, Oliver & Boyd.
- Ebert, D. et al. (2004) The Evolution of Virulence When Parasites Cause Host Castration and Gigantism. *Am. Nat.* 164, S19-S32.
- Fogelman, R.M. et al. (2009) Parasitic castration of a vertebrate: Effect of the cymothoid isopod, *Anilocra apogonae*, on the five-lined cardinalfish, *Cheilodipterus quinquelineatus*. *Int. J. Parasitol.* 39, 577–583.
- Frank, S.A. (1996) Models of Parasite Virulence. *Q. Rev. Biol.* 71, 37-78.
- Froese, R. (2006) Cube law, condition factor and weight–length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *J. Appl. Ichthyol.* DOI: 10.1111/j.1439-0426.2006.00805.x

- Gershwin, M.E. et al. (1985) Nutrition and Immunity. Academic Press, Orlando.
- Guégan, J.F. et al. (2005) Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In *Parasitism and Ecosystems* (Thomas,F., Renaud,F. and Guegan, J.F, eds), pp. 22-42. Oxford University Press.
- Gulland, F.M.D. (1992). The role of nematode parasites in Soya sheep (*Ovis-aries* L) mortality during a population crash. *Parasitol.* 105, 493–503.
- Gulland, F.M.D. (1995) The impact of infectious diseases on wild animal populations— a review. In *Ecology of infectious disease in natural populations.* (Grenfell B. T.and Dobson, A. P., eds), pp. 20–51, Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gurevitch, J. et al. (2011) Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecol. Lett.* doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01594.x
- Gustafsson, L. et al . (1994) Infectious Diseases, Reproductive Effort and the Cost of Reproduction in Birds. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 346, 323-331.
- Hall, S.R. et al. (2007). Eating yourself sick: transmission of disease as a function of foraging ecology. *Ecol. Lett.* 10, 207–218.
- Hamilton, W.D. and Poulin, R. (1997) The Hamilton and Zuk hypothesis revisited: ameta-analytical approach. *Behaviour.* 134, 299-320.
- Hart, B.L. (1990) Behavioral adaptations to pathogenes and parasites: five strategies. *Neurosci. Biobehav. Rev.* 14, 273–294.
- Hart, B.L. (1992) Behavioral adaptations to parasites: an ethological approach. *J. Parasitol.* 78, 256–265.
- Herre, E.A. (1993). Population structure and the evolution of virulence in nematode parasites of fig wasps. *Science.* 259, 1442-1445.
- Hudson, P. (2005) Parasites, diversity, and the ecosystem. In *Parasitism and Ecosystems* (Thomas,F., Renaud,F. and Guegan, J.F, eds), pp.1-13, Oxford University Press.

Ilmonen, P. et al. (2000) Experimentally activated immune defense in female pied flycatchers results in reduced breeding success. *Proc. R. Soc. Lond. [Biol]*. 267, 665–670.

Ing, R. et al. (2000) Suppressed T helper 2 immunity and prolonged survival of a nematode parasite in protein-malnourished mice. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 97, 7078–7083.

Jacot, A. et al. (2004) Costs of an induced immune response on sexual display and longevity in field crickets. *Evol.* 58, 2280-2286.

Jaenike, J. et al. (1995) Parasite-induced mortality in mycophagous *Drosophila*. *Ecology*. 76, 383-391.

Jakob, E.M. et al. (1996) Estimating fitness: a comparison of body condition indice. *Oikos*. 77, 61-67.

Jokela, J. et al. (2005) Virulence of parasites in hosts under environmental stress: experiments with anoxia and starvation. *Oikos*. 108, 156-164.

Karvonen, A. et al. (2004) Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish. *Parasitol.* 129,159 – 164.

Keane, R.M. and Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol. Evol.* 17, 164-170.

Keymer, A. et al. (1983) Parasite population biology and host nutrition – dietary fructose and Moniliformis (Acanthocephala). *Parasitol.* 87, 265–278.

Krasnov, B.R. et al. (2005) Is a starving host tastier? Reproduction in fleas parasitizing food-limited rodents. *Funct. Ecol.* 19, 625–631.

Lafferty, K. and Kuris, A.M. (2009) Parasitic castration: the evolution and ecology of body snatchers. *Trends Parasitol.* doi: 10.1016/j.pt.2009.09.003.

Lafferty, K.D. et al. (2008) Parasites in food webs: the ultimate missing links. *Ecol. Lett.* DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01174.x.

- Le Cren, E.D. (1951) The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition perch *Perca fluviatilis*. *J. Anim. Ecol.* 20, 201-219.
- Lloyd, S. (1995). Environmental influences on host immunity. In *Ecology of infectious diseases in natural populations* (Grenfell, B. T. and Dobson, A. P., eds) pp. 327–361, Cambridge University Press.
- Lochmiller, R.L. et al. (1993) Relationship between protein nutritional status and immuno-competence in Northern bobwhite chicks. *Auk* 110, 503–510.
- Luong, L.T. et al. (2011). Parasite-induced Changes in the Anti-predator Behavior of a Cricket Intermediate Host. *Ethol.* 117, 1019–1026.
- Marcogliese, D.J. and Cone, D.K. (1997) Food webs: A plea for parasites. *Trends Ecol. Evol.* 12, 320–325.
- Martin, L.B. et al. (2011). An introduction to ecological immunology. *Funct. Ecol.* 25, 1-4.
- Michalakis, Y. (2009). Parasitism and evolution of life-history traits. In *Ecology and Evolution of Parasitism* (Thomas, F., Guégan, J.F. and Renaud, F.) pp. 19-28. Oxford University Press.
- Minchella, D.J. (1985). Host life-history variation in response to parasitism. *Parasitol.* 90, 205-216.
- Moller, A.P. et al. (1993) Parasites and the evolution of host social behavior. *Adv Study Behav.* 22, 65–102.
- Moore, J. (2002) Parasites and the behavior of animals. Oxford University Press.
- Moret, Y. and Schmid-Hempel, P. (2000) Survival for Immunity: The Price of Immune System Activation for Bumblebee Workers. *Science.* 290,1166-68.
- Neuhaus, P. (2003). Parasite removal and its impact on litter size and body condition in Columbian ground squirrels (*Spermophilus columbianus*). *Proc. R. Soc. Lond. B.* doi: 10.1098/rsbl.2003.0073

- Norris, K. and Evans, M. R. (2000) Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behav. Ecol.* DOI:10.1093/beheco/11.1.19
- Oppliger, A. et al. (1996) Clutch size and malaria resistance. *Nature.* 381.
- Pastoret, P.P. et al. (1998) Handbook of vertebrate immunology. Academic Press.
- Pedersen, A.B. and Fenton, A. (2006) Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends Ecol Evol.* doi:10.1016/j.tree.2006.11.005.
- Polak, M. (1996). Ectoparasitic effects on host survival and reproduction: the *Drosophila* *Macrocheles* association. *Ecology.* 77, 1379-1389.
- Pulkkinen, K. and Ebert, D. (2004) Host starvation decreases parasite load and mean host size in experimental populations. *Ecology.* 85, 823–833
- Råberg, L., et al. (2007) Disentangling Genetic Variation for Resistance and Tolerance to Infectious Diseases in Animals. *Science.* 318, 812-814.
- Råberg, L. et al. (2009) Decomposing health: tolerance and resistance to parasites in animals. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B.* 364, 37–49.
- Raffel, T.R. et al. (2008) Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends Ecol. Evol.* 23, 610–618.
- Read, A.F. et al. (2008) Animal defenses against infectious agents: is damage control more important than pathogen control? *PloS Biol.* 6, 2638–2641.
- Rigby, M.C and Jokela, J. (2000) Predator avoidance and immune defence: costs and trade-offs in snails. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 267, 171-176.
- Rohlenová, K. et al. (2011) Are fish immune systems really affected by parasites? an immunoeological study of common carp (*Cyprinus carpio*). *Parasit. Vectors.* 4,120.
- Roitt, I.M. (1991) Essential Immunology, Blackwell.
- Roy, B.A. and Kirchner, J. W. (2000) Evolutionary dynamics of pathogen resistance and tolerance. *Evolution.* doi:10.1111/j.0014-3820.2000.tb00007.x

- Saino, N. et al. (1997) Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort. *J. Anim. Ecol.* 66, 827–836.
- Schneider, D.S. and Ayres, J.S. (2008). Two ways to survive infection: what resistance and tolerance can teach us about treating infectious diseases. *Nature Rev. Immunol.* 8, 889–895.
- Sheldon, B.C. and Verhulst, S. (1996) Ecological immunology: costly parasite defenses and trade offs in evolutionary ecology. *Trends Ecol. Evol.* 11, 317–321.
- Šimková A. et al. (2008) Parasitism, life history traits and immune defense in cyprinid fish from Central Europe. *BMC Evol. Biol.* 8, 29.
- Soler, J.J. et al. (2003) Trade-off between immunocompetence and growth in magpies: an experimental study. *Proc. R. Soc. B.* doi:10.1098/rspb.2002.2217
- Sorci, G., Boulinier, T., Gauthier-Clerc, M., Faivre B. (2009) The evolutionary ecology of the immune response. In *Ecology and Evolution of Parasitism* (Thomas, F., Guégan, J.F. and Renaud, F., eds), pp. 5-18. Oxford University Press.
- Stevens, M.T. et al. (2007) Resistance and tolerance in *Populus tremuloides*: genetic variation, costs, and environmental dependency. *Evol. Ecol.* 21, 829-847.
- Tadiri, C.P. et al. (2013) Relative host body condition and food availability influence epidemic dynamics: a *Poecilia reticulata-Gyrodactylus turnbulli* host-parasite model. *Parasitol.* doi:10.1017/S0031182012001667
- Thatcher, V.E. (1991) Amazon fish parasites. *Amazoniana.* 11, 263-571.
- Torchin, M.E. et al. (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature.* 421, 628-630.
- Torchin, M.E. et al. (2002). Parasites and marine invasions. *Parasitol.* 124, 137-151.
- Tschirren, B, et al. (2007) Host condition and host immunity affect parasite fitness in a bird–ectoparasite system. *Funct. Ecol.* 21, 372–378.

Vignon, M. et al. (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.* doi: 10.1007/s00436-008-1254-3

Wakelin, D. and Apanius, V. (1997) Immune defense: genetic control. In *Host–parasite Evolution: General Principles and Avian Models* (Clayton, D.H. and Moore, J., eds), pp. 30–58, Oxford University Press.

Wakelin, D. (1989) Nature and nurture: overcoming constraints on immunity. *Parasitol.* 99, S21–S35.

Webberley, K.M. and Hurst, G.D.D. (2002) The effect of aggregative overwintering on an insect sexually transmitted parasite system. *J. Parasitol.* 88, 707-712.

Zanette, L. and Clinchy, M. (2010) Food supplementation leads to bottom-up and top-down food–host–parasite interactions. *J. Anim. Ecol.* DOI: 10.1111/j.1365-2656.2010.01724.x.

Zuk, M. and Stoehr, A.M. (2002) Immune Defense and Host Life History. *Am. Nat.* 160, S9-S22.



### 3 ENDOPARASITES AND CONDITION FACTOR OF HOSTS: IS THERE ANY PATTERN IN THIS RELATION IN FISHES OF DIFFERENT TROPHIC GUILDS FROM A NEOTROPICAL FLOODPLAIN?

#### *ABSTRACT*

Within community ecology, fish-parasite interactions have a similar approach to prey-predator interactions, where the parasite acts as predator and prey as the host. Prey-predator relationships are widely covered by top-down and bottom-up mechanisms in order to describe two-way effects of one on each other. Such interaction can be dynamic in a way that the resource-consumer relationship varies in different situations. We present a case study investigating the relationship of parasites and relative condition factor of several fish species, sampled for 13 years from the Upper Paraná River floodplain. In total 15 fish species ( $n = 1551$ ) were sampled and categorized into the following conservative guilds: detritivorous, insectivorous, omnivorous and piscivorous. Contradicting the expected, our results for all guilds showed positive correlation with the amount of parasites and Kn (bottom-up). This positive correlation may be assigned by different factors, as greater food quantity/quality in the digestive tract available for parasites in hosts with the highest Kn and response of the immune system of fish.

**Keywords:** Body condition. Bottom-up. Ecology. Top-down.

### **RESUMO**

Dentro de ecologia de comunidades, a interação peixe-parasito tem uma abordagem semelhante a interação presa-predador, onde o parasito atua como predador e o hospedeiro como presa. Relações presa-predador são amplamente interpretadas pelo mecanismo *top-down* e *bottom-up*, a fim de descrever os efeitos dessas duas vias. Tal interação pode ser dinâmica, de forma que a relação de recurso-consumidor varia em diferentes situações. Nós apresentamos um estudo de caso que investiga a relação dos parasitos e fator de condição relativo de várias espécies de peixes, coletados ao longo de 13 anos na planície de inundação do Alto Rio Paraná. No total, 15 espécies de peixes (n= 1.551) foram amostradas e categorizadas nas seguintes guildas conservativas: detritívoras, insetívoras, onívoras e piscívoras. Contrariando o esperado, nosso resultado para todas as guildas apresentou correlação positiva com a quantidade de parasitos e o fator de condição relativo (*bottom-up*). Esta correlação positiva pode ser atribuída a fatores como maior quantidade /qualidade de alimento no trato digestivo disponível para parasitos em hospedeiros com mais alto Kn e a resposta do sistema imunitário dos peixes.

**Palavras-chave:** Condição corporal. *Bottom-up*. Ecologia. *Top-down*.

### 3.1 Introduction

One of the major goals addressed by ecologists interested in fish parasitology is to understand how species of parasites are distributed within fish assemblages (Lacerda *et al.* 2013) and how populations of hosts react to parasitism. Large-scale studies of distribution patterns of parasites are important to detect effects of these organisms in different levels of the food webs. Parasites often affect the abundance and diversity of organisms in the environment by *e.g.* increasing mortality of hosts; affecting their nutritional status and growth; altering the outcome of intra and interspecific competition; increasing host susceptibility to predation and influencing sexual selection (Minchella and Scott, 1991).

Studies that aim to relate parasitism with host body condition commonly use the relative condition factor (Kn). This method takes into account the expected and observed weight and some variations cause changes in this value (in normal conditions the optimal value is 1) (Le Cren, 1951). The values can vary among individuals and populations, and can reveal abiotic effects as the quality of the environment and food resources (Bolger and Connolly, 1989), as well as effects of biotic factors, such as the effects of species of parasites on their hosts and the reproductive status (Ranzani-Paiva *et al.* 2000). As the parasites cause harm to the host, it is expected that the Kn decrease with increasing intensity of parasites.

Several parasites are transmitted through hosts' diet (predation of the intermediate host), and hosts, by their feeding preferences, can influence parasite community characteristics (Moore, 1987). Grouping species into trophic guilds has been useful for understanding aquatic communities enabling and simplifying the modeling of complex ecosystems (Garrison and Link, 2000; Vander Zanden and Vadeboncoeur, 2002; Esteves *et al.* 2008; Han *et al.* 2011).

Within community ecology, host-parasite interactions have a similar approach to prey-predator interactions (Pedersen and Fenton, 2006; Hall *et al.* 2007), where a parasite feeds on the host (Raffel *et al.* 2008). Prey-predator relationships are widely covered by top-down and bottom-up mechanisms in order to describe two-way effects of one on each other. Such interaction can be dynamic in a way that the resource-consumer relationship varies in different situations (Karling *et al.* chapter One).

In this context, it is important emphasize to necessity the analysis long term data that was sampled in the same area using the same sampling methods to obtain a more

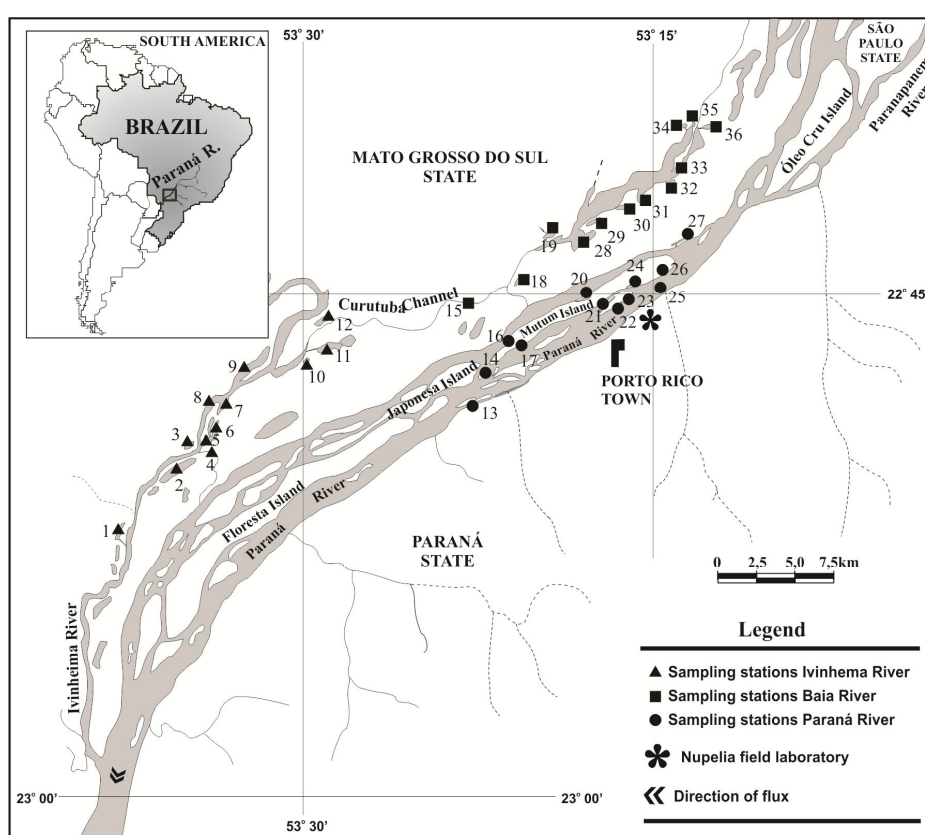
precise picture of the status of certain populations (Takemoto *et al.* 2005). Thus, herein we present a case study investigating the relationship of parasites and Kn on several fish species from different conservative guilds, sampled for 13 years from the Upper Paraná River floodplain, a tropical system of great ecological importance in South America (Hoeinghaus *et al.* 2009). We aimed on assessing if there is a predominance of top-down or bottom-up mechanisms and in which situation the framework fits better to explain fish-endoparasite interactions regarding different conservative guilds, in addition presenting the parasitic parameters for each guild.

### 3.2 Material and methods

#### 3.2.1 Study area

Located immediately downstream to Porto Primavera dam and about 200 km upstream Itaipu reservoir, the Upper Paraná River floodplain ( $22^{\circ}20' - 22^{\circ}80'S$ ;  $53^{\circ}10' - 53^{\circ}40'W$ ) (Fig.1) is formed by a complex network of shallow lagoons, channels and three major rivers: Paraná, Baía and Ivinhema (Petry *et al.* 2013). This is the last stretch of the Paraná River within Brazilian territory that is free of direct influence of dams (Souza-Filho and Stevaux, 2004), with great ecological importance for maintaining regional biodiversity of terrestrial and aquatic organisms (Thomaz *et al.* 2004).

**Fig. 1** – Study area, indicating all the 36 sampling sites along the high Paraná River floodplain. Fish were sampled between 2000 and 2013.



### 3.22 Sampling fish and parasites

Fish were sampled quarterly between 2000 and 2013 following the Long-Term Ecological Program (LTEP, Site 6). Samplings were conducted using rods; gill nets (2 to 16 cm opposite knots) placed for 24 h at each sampling station and checked every 8 h; beach seines (20 m long and 0.5cm opposite knots); and sieve (1.5x1m; nylon mesh of 0.5mm) applied in each of the sampling sites. An important note is that in this samples, parasites of fish were not equally monitored (as fish by the LTEP), in a way that the fish sampling (for parasites studies) followed each researchers' project interests independently.

Following the collection period fish were taken to laboratory and immediately euthanatized with 10% benzocaine. All specimens were measured for standard length, weight and identified at species level according to Reis, R. *et al.* (2003), Graça and Pavanelli (2007) and consultation with specialists.

Each fish was submitted to a longitudinal incision on the ventral surface and all internal organs were removed and examined with aid of a stereomicroscope in order to collect parasites. Sampling, fixation, conservation and preparation of the parasites followed Eiras, J. *et al.* (2006) and identification by Moravec, 1998; Gibson *et al.* 2002; Thatcher, 2006; Kohn *et al.* 2007. All parasite identifications were carried out or confirmed by researchers responsible for Icthioparasitology Laboratory of Universidade Estadual de Maringá, State of Paraná, southern Brazil.

Burns (1989) proposed the use of the term "trophic guild" as a group of species that exploit similarly the same trophic resources. However, observation studies that use trophic guilds as descriptors reveals that many classifications are made based on diet data, combined with data from studies conducted in different watersheds, periods and sampling methodologies fish, which generates some controversy (Isaac, 2013). Thus, the same authors proposed the term "conservative guild" as "a group of species that exploit the same class of food resources over time and in the same watershed". Once endoparasitism is closely related to the feeding of hosts, fish species were categorized into four conservative guilds: detritivores, insectivores, omnivores and piscivores (Isaac, 2013).

In total 15 fish species (n = 1551) were sampled and categorized into conservative guilds (Table 1). From the fish, 34433 metazoan parasites belonging to Nematoda, Digenea, Cestoda and Acanthocephala were accounted.

Table 1. The fish species categorized into conservative guilds, collected between 2000 and 2013 in the Upper Parana River floodplain.

Guilds	Species of fish
Detritivorous (n=353)	<i>Loricariichthys platymetopon</i> Isbrücker & Nijssen, 1979
	<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes, 1837)
	<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann, 1889)
Insectivorous (n=617)	<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda Ribeiro, 1918)
	<i>Moenkhausia forestii</i> Benine, Mariguela & Oliveira, 2009
Omnivorous (n=347)	<i>Astyanax altiparanae</i> Garutti & Britski, 2000
	<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes, 1850)
	<i>Leporinus obtusidens</i> (Valenciennes, 1837)
Piscivorous (n=234)	<i>Cichla kelberi</i> Kullander & Ferreira, 2006
	<i>Hemisorubim platyhynchus</i> (Valenciennes, 1840)
	<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel, 1840)
	<i>Pseudoplastystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz, 1829)
	<i>Rhaphiodon vulpinus</i> Spix & Agassiz, 1829
	<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier, 1816)
	<i>Sorubim lima</i> (Bloch & Schneider, 1801)

### 3.23 Statistical analysis

The relative condition factor (Kn) was calculated for each host and for each species, which corresponds to the ratio between the observed weight (Wo) and the theoretically expected weight (We) for a given length, *i.e.*  $Kn = Wo/We$  (Le Cren, 1951). The constants *a* and *b* of the length–weight relationship were used to estimate the theoretically expected values of body weight by the formula  $a.Ls.We = b$ , where *Ls* is the standard length. This index was calculated using the Gnumeric 1.1 statistical software.

The Spearman correlation coefficient "rs" was used to determine possible correlations between the number of parasites per fish in each guild with the Kn of hosts (Zar, 1996). This analysis was performed using Biostat 5.3 software. The Mann-Whitney test was used to verify if the differences between the medians of Kn of parasitized and non-parasitized hosts were significant (Siegel, 1975). This statistical analysis was conducted on Past (Hammer *et al.* 2001). The prevalence, mean abundance and mean intensity infection of parasites were obtained in accordance with Bush, A. *et al.* (1997). The level of statistical significance adopted for all analysis was  $p \leq 0.05$ .

### 3.3 Results

The Spearman correlation showed that all guilds were positively correlated with the number of parasites and the Kn of the hosts, but this relation was significant only for the detritivorous and piscivorous guild (Table 2). The Mann-Whitney test verified that all guilds showed significant differences between the median Kn of parasitized hosts and Kn of non-parasitized. Additionally, the median of the Kn of infected fish was higher compared to non-parasitized fish (Table 2).

Table 2: Results of Spearman's rank correlation coefficient 'rs' correlating the total of parasites with the relative condition factor of the host and results of the Mann-Whitney's U test. The fish were categorized into conservative guilds, collected between 2000 and 2013 in the Upper Parana River floodplain. NPF = median condition factor of non-parasitized fish; PF = median condition factor of parasitized fish. Bold letters indicate significant values.

Guild	Spearman correlation	NPF	PF	Mann-Whitney
Detritivores	rs = 0.25 <b>p &lt; 0.001</b>	1.04	1.077	U = 3716.5 <b>p = 0.05</b>
Insectivores	rs = 0.002 p = 0.16	0.94	1.00	U = 2783 <b>p = 0.04</b>
Omnivores	rs = 0.08 p = 0.1	0.97	1.05	U = 3471.5 <b>p &lt; 0.001</b>
Piscivores	rs = 0.24 <b>p &lt; 0.001</b>	1.03	1.18	U = 2137.5 <b>p &lt; 0.001</b>

Detritivores was the guild with highest prevalence and mean intensity of parasitism, omnivores had the lowest prevalence and insectivores the lowest mean intensity. The highest mean abundance was observed for detritivores and the lowest for insectivores (Table 3).

Table 3: Parasitic indices values of fish collected between 2000 and 2013 in the Upper Paraná River floodplain and categorized by conservative guilds. P = prevalence; MI = mean intensity and MA = mean abundance.

Guild	P(%)	MI	MA
Detritivores	84	53	44
Insectivores	80.2	9.3	7.4
Omnivores	56.7	30.9	17
Piscivores	75	44.6	33.6

### 3.4 Discussion

Contradicting expected that high levels of parasitism promoting low Kn (top-down situation), our results for all guilds showed positive correlation with amount of parasites and Kn (bottom-up). This positive correlation may be assigned by different factors, such as: pathogenicity of parasites; greater food quantity/quality in the digestive tract available for parasites in hosts with the highest Kn; and response of the immune system of fish.

According to Bauer (1970), the pathogenic activity of parasites necessarily affects host condition in a negative way. Some parasites can affect the osmoregulatory and bleeding processes, gut efficiency, leading to decreased host growth rate, in addition to expose the secondary infections (Irshadullah and Mustafa, 2012; Ribeiro and Takemoto, 2014). However, our results suggest that pathogenicity of parasites was not the main factor that influenced Kn of hosts because it was analyzed a large number of species of fish and parasites and it is known that the pathogenic response, in a particular way, is dependent on the species of parasite/host, intensity of parasitism and site of infection (Esch and Huffines, 1973; Hamers *et al.* 1992).

Hosts in good condition can be a better food source than hosts in poor condition (Dawson and Bortolotti, 1997). Consequently, parasites face a trade-off between attack the less defended but lower-quality *vs* more defended and higher-quality, hosts. According to Krasnov, B. *et al.* (2005) from the evolutionary perspective, this choice would depend on relative fitness rewards from exploiting these hosts. Our results demonstrate that higher level of parasites occur in hosts with better resource quality (high Kn), which support high levels of parasitism without a significant Kn decrease. Hosts may compensate the parasites demand by increasing resource intake (Moret and Schmid-Hempel, 2000), which may be a plausible explanation for such results,



especially considering the great amount of food resources in Upper Paraná River floodplain.

Hosts are known to use two strategies to defend from parasites. They can avoid or attack parasites in order to reduce parasite load (resistance); or they can physiologically minimize the costs caused by a given parasite burden (tolerance) (Cobb, 1894; Read *et al.* 2008; Schneider and Ayres, 2008; Råberg *et al.* 2009). It is likely that the immune system of the hosts in this case has predominantly operated with tolerance, which saves the host from parasite harms but show no negative effects for the parasites (Råberg *et al.* 2009). The tolerance mechanism can act both producing immune responses that do not affect directly the parasites but are rather focused on the harmful substances produced by them (Playfair *et al.* 1990) and damping down inappropriate immune responses (Råberg *et al.* 2009).

Many studies in the Upper Paraná River floodplain with a single fish species show two types of results. First where there was positive correlation between the level of endoparasitism with Kn, like Lizama, M. *et al.* (2006) (*Prochilodus lineatus*), Moreira, L. *et al.* (2010) (*Metynnis lippincottianus*), Karling, L. *et al.* (2013) (*Salminus brasiliensis*) and second that there was no correlation with endoparasites and Kn of fish Dias, P. *et al.* (2004) (*Pterodoras granulosus*) and Ceschini, T. *et al.* (2010) (*Steindachnerina brevipinna*). Although these data have been reported considering fish species separately, however this type of analysis is very important to understand the biology and the parasitic fauna of each host species.

Our results showed there was no interference of the fish trophic guilds in ratio to the relative condition factor and parasitism level, in other words, the high Kn of hosts was always related to high levels of parasitism, regardless of the food of the host. It should be noted that the condition factor of fish probably has a support capacity to the level of parasitism, so it is likely that if the number of parasites in a single host is exceeding this support capacity, the condition factor of the fish tend to decline, resulting in harm to the host.

Analyzing the differences in parasitic indices between the guilds, were observed that mean abundance, mean intensity were lower for insectivores when compared with other trophic levels. Most endoparasites are transmitted by the feeding activity, where consumers that are in better physical conditions feed on a great quantity of potential intermediate hosts, being more susceptible to infections, like piscivores, omnivores and

detritivores. Thus the species that occupy high trophic levels present favourable conditions to endoparasitic infections because they include a greater number of prey species in their diet. This large difference of parasitic indices in insectivores probably is due to the small size of the species analyzed (e.g. *Moenkhausia forestii*) as well to the fact that most of parasite species involves mollusks (Dias *et al.* 2003; Souza *et al.* 2008) and crustaceans to complete their cycles (Santos *et al.* 2013).

Studies about relationships in fish from natural environments and their parasites are important tools for further understanding of diverse pathologies that occur in these hosts when they are confined (Tavares-Dias *et al.* 2000). As suggested by Dias, P. *et al.* (2004) and Moreira, L. *et al.* (2010), hosts and parasites in natural conditions tends to exhibit stable relationship over time, with a high degree of adaptation. This tendency can become different in captivity conditions where the high densities of fish in artificial environments can negatively influence the development of these animals, either by reducing growth, concentrating toxic waste, proliferating and transmitting communicable diseases; or environmental changes, making them vulnerable to the action of pathogens (Pavanelli *et al.* 2002).

The endoparasites have a complex life cycle, requiring more than one host in their life cycles and the absence of intermediate host involved in this process mean to interrupt their life cycle (Thatcher, 1991), hindering its development in fish farms. These containment environments favor the proliferation of monogeneans due a quality of pond water, stocking density and the stressful situation of fish favor playback in addition to possess direct life cycle (Thoney and Hargis, 1991; Buchmann and Bresciani, 1997; Pavanelli *et al.* 2002). Some studies show that the conditional factor of fish are correlated negatively with the number of monogeneans (Lizama *et al.* 2007 a,b; Marinho *et al.* 2013). This leads us to hypothesize that fish farms in the top-down mechanism is mainly for ectoparasites.

We provided results from a long term study that contradicts the expectations of parasites decreasing host's body condition. This cannot be considered a general pattern, and we believe that many factors beyond parasites can influence this relation. Finally, we encourage other scientists to produce long-term data and experiments to evaluate such mechanisms in the other environments.

**Acknowledgments**

The authors thanks researchers (Ana Carolina F. Lacerda, Eliane Fernandes, Fabio H. Yamada, Fabricio H. Oda, Fernando C. Tavernari, Filipe M.S. Alvarenga, Gislaine M. Guidelli, Luiza P.C. Lopes, Luiz A. Moreira, Maria de los Angeles P. Lizama, Marion H. Machado, Thiago L. Ceschini) from the Ichthyoparasitology Laboratory from Núcleo de Pesquisas em Limnologia, Ictiologia e Aquicultura (Nupélia) at Universidade Estadual de Maringá (UEM), Paraná State, Brazil, who provided the data used for this study.

## References

- Bauer, O. N.** (1970). Parasites and Diseases of USSR coregonids In: *Biology of coregonid fishes* (Ed. Lindsey, C. C. and Woods, C. S.), pp. 267-278. Winnipeg: University of Manitoba Press.
- Bolger, T. and Connolly, P. L.** (1989). Selection suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology* **34**, 171-182.
- Buchmann, K. and Bresciani, J.** (1997). Parasitic infections in pond-reared rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* in Denmark. *Diseases of Aquatic Organisms* **28**, 125-138.
- Burns, T. P.** (1989). Lindman's contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology* **70**, 1355-1362.
- Bush, A. O., Lafferty, K. D., Lotz, J. M. and Shostak, A. W.** (1997). Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. 1982. Revisited. *Journal of Parasitology* **83**, 575-583.
- Ceschini, T. L., Takemoto, R. M., Yamada, F. H., Moreira L. H. A. and Pavanelli, G. C.** (2010). Metazoan parasite community of *Steindachnerina brevipinna* (Curimatidae) from Southern Brazil. *Helminthologia* **47**, 164 – 169. doi: 10.2478/s11687-010-0025-8.
- Cobb, N.** (1894) Contributions to an economic Knowledge of Australian rusts (Uredineae). *The Agricultural Gazette of New South Wales* **5**, 239–250.
- Dawson, R. D. and Bortolotti, G. R.** (1997). Ecology of parasitism of nestling American kestrels by *Carnus hemapterus* (Diptera: Carnidae). *Canadian Journal of Zoology* **75**, 2021-2026
- Dias, P. G., Furuya, W. M., Pavanelli, G. C., Machado, M. H. and Takemoto, R. M.** (2004). Efeito da carga parasitária de *Rondonia rondoni* Travassos, 1920, (Nematoda, Atractidae) sobre o fator de condição do armado, *Pterodoras granulosus* Valenciennes, 1833 (Pisces, Doradidae). *Acta Scientiarum Biological Sciences* **26**, 151-156.
- Dias, M. L.G. G., Eiras, J. C., Machado, M. H., Souza, G. T. R. and Pavanelli, G. C.** (2003). The life cycle of *Clinostomum complanatum* Rudolphi 1814 (Digenea, Clinostomidae) at the floodplain of the high Paraná river, Brazil. *Parasitology Research* **89**, 506-508.

- Esch, G. W. and Huffines, W. J.** (1973). Histopathology associated with endoparasitic helminths in bass. *Journal of Parasitology* **59**, 306-313.
- Eiras, J. C., Takemoto, R. M. and Pavanelli, G. C.** (2006). *Methods of study and laboratorial techniques on ichthyoparasitology*. 2. Rd Edn. Maringá State University Publisher, Brazil.
- Esteves, K. E., Lobo, A. V. P. and Faria, M. D. R.** (2008). Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tietê River Basin, Brazil). *Hydrobiologia* **598**, 373-387.
- Garrison, L. P. and Link, J. S.** (2000). Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* **202**, 231-240.
- Gibson, D. I., Jones, A., Bray, R. A.** (2002). *Keys to the Trematoda*. CAB international and the Natural history museum, London, UK.
- Graça W. J. and Pavanelli C. S.** (2007). *Fishes from the high Paraná River floodplain*. Maringá State University Publisher, Maringá, Brazil.
- Hall, S. R., Sivars-Becker, L., Becker, C., Duffy, M. A., Tessier, A. J. and Cáceres, C. E.** (2007). Eating yourself sick: transmission of disease as a function of foraging ecology. *Ecology Letters* **10**, 207–218.
- Hamers, R. L., Sturenberg, F. J. and Taraschewski, H.** (1992). In vitro study of migratory and adherent responses of fish leucocytes to the eel pathogenic acanthocephalan *Paratenuisentis ambiguus* (Van Cleave, 1921) Bullock et Sammuel, 1975 (Eoacanthocephala: Tenuisentidae). *Fish Shellfish Immunology* **2**, 43–51.
- Hammer, O., Harper, D. A. T. and Ryan, P. D.** (2001). PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis: Paleontologia Eletronica.
- Han, J. H., Kumar, H. K., Lee, J. H., Zhang, C. I., Kim, S. W., Lee, J. H., Kim, S. D. and An, K. G.** (2011). Integrative trophic network assessments of a lentic ecosystem by key ecological approaches of water chemistry, trophic guilds, and ecosystem health assessments along with an ECOPATH model. *Ecological Modelling* **222**, 3457-3472.
- Hoeninghaus, D. J., Agostinho, A. A., Gomes, L. C., Pelicice, F. M., Okada, E. K., Latini, J. D., Kashiwaqui, E. A. L. and Winemiller, K. O.** (2009) Effects of river

impoundment on ecosystem services of large tropical rivers: embodied energy and market value of artisanal fisheries. *Conservation Biology* **23**, 1222–1231.

**Isaac, A.** (2013). Metodologias de classificação de peixes em guildas tróficas para uso em estudos ecológicos e avaliações ambientais. Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia de Ambientes Aquáticos Continentais. Universidade Estadual de Maringá.

**Irshadullah, M. and Mustafa, Y.** (2012). Pathology induced by *Pomporhynchus kashmiriensis* (Acanthocephala) in the alimentary canal of naturally infected Chirruh snow trout, *Schizothorax esocinus* (Heckel). *Helminthology* **49**, 11-15.

**Karling, L. C., Isaac A., Affonso I. P., Takemoto R. M. and Pavanelli, G. C.** (2013). The impact of a dam on the helminth fauna and health of a neotropical fish species *Salminus brasiliensis* (Cuvier 1816) from the upper Paraná River, Brazil. *Journal of Helminthology* **87**, 245–251. doi:10.1017/S0022149X1200034X.

**Kohn, A., Fernandes B. M. M. and Cohen, S.** (2007). *South american trematodes parasites of fishes*. Rio de Janeiro, Brasil.

**Krasnov, B. R., Khokhlova, I. S., Arakelyan, M. S. and Degen, A. A.** (2005). Is a starving host tastier? Reproduction in fleas parasitizing food-limited rodents. *Functional Ecology* **19**, 625–631.

**Lacerda, A. C. F., Bellay, S., Takemoto, R. M. and Pavanelli, G. C.** (2013). Randomness of component communities of parasites of fish in a neotropical floodplain. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* **8**, 39-50.

**Le Cren, E. D.** (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition perch *Perca fluviatilis*. *Journal of Animal Ecology* **20**, 201-219.

**Lizama, M. A. P., Takemoto, R. M. and Pavanelli, G. C.** (2006). Parasitism influence on the hepato, splenossomatic and weight/length relation factor of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Prochilodontidae) of the upper Parana river floodplain, Brazil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* **15**, 116-122.

**Lizama, M. A. P., Takemoto, R. M. and Ranzani-Paiva, M. J. T.** (2007a). Relação parasito-hospedeiro em peixes de pisciculturas da região de Assis, Estado de São Paulo,

Brasil. 2. *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1957). *Acta Scientiarum Biological Science* **29**, 223-231.

**Lizama, M. A. P., Takemoto, R. M. and Ranzani-Paiva, M. J. T** (2007b). Relação parasito-hospedeiro em peixes de pisciculturas da região de Assis, Estado de São Paulo, Brasil. 2. *Piaractus mesopotamicus* (Holmberg, 1887). *Acta Scientiarum Biological Science* **29**, 437-445.

**Marinho, R. G. B., Tavares-Dias M. L., Dias-Grigório, M. K. R., Neves, L. R., Yoshioka, E. T. O., Boijink, C. L. and Takemoto, R. M.** (2013). Helminthes and protozoan of farmed pirarucu (*Arapaima gigas*) in eastern Amazon and host-parasite relationship. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia* **65**, 1192-1202.

**Minchella, D. J. and Scott, M. E.** (1991) Parasitism: a cryptic determinant of animal community structure. *Trends in Ecology and Evolution* **6**, 250–254.

**Moore, J.** (1987). Some roles of parasitic helminths in trophic interactions. A view from North America. *Revista Chilena de Historia Natural* **60**, 159-179.

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

**Moreira, L. H. A, Yamada, F. H., Ceschini, T. L, Takemoto, R. M. and Pavanelli, G. C.** (2010). The influence of parasitism on the relative condition factor (Kn) of *Metynnus lippincottianus* (Characidae) from two aquatic environments: the upper Parana river floodplain and Corvo and Guairacá rivers, Brazil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* **32**, 83-86. doi: 10.4025/actascibiolsci.v32i1.3668.

**Moret, Y. and Schmid-Hempel, P.** (2000) Survival for Immunity: The Price of Immune System Activation for Bumblebee Workers. *Science* **290**, 1166-68.

**Pavanelli, G. C., Eiras, J. C. and Takemoto, R. M.** (2002). *Doenças de peixes: profilaxia, diagnóstico e tratamento*. 2 rd Edn. Eduem, Maringá, Brazil.

**Pedersen, A. B and Fenton, A.** (2006). Emphasizing the ecology in parasite community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **22**, 133-139. doi:10.1016/j.tree.2006.11.005.

**Petry, A. C., Abujanra, F., Gomes, L. C., Julio Jr. H. F. and Agostinho, A. A.** (2013). Effects of the interannual variations in the flood pulse mediated by hypoxia

tolerance: the case of the fish assemblages in the upper Paraná River floodplain. *Neotropical Ichthyology* **11**, 413-424.

**Playfair, J., Taverne, J., Bate, C. and de Souza, J.** (1990). The malaria vaccine: anti-parasite or anti-disease? *Immunology Today* **11**, 25–27. doi:10.1016/0167-5699(90)90007-V

**Råberg, L., Graham, A. L. and Read, A. F.** (2009). Decomposing health: tolerance and resistance to parasites in animals. *Philosophical Transactions of the Royal Society Biological Sciences* **364**, 37–49.

**Raffel, T. R., Martin, L. B. and Rohr, J. R.** (2008) Parasites as predators: unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **23**, 610–618.

**Ranzani-Paiva, M. J. T., Silva-Souza, A. T., Pavanelli, G. C. and Takemoto, R. M.** (2000). Hematological characteristics and relative condition factor (Kn) associated with parasitism in *Schizodon borelli* (Osteichthyes, Anostomidae) and *Prochilodus lineatus* (Osteichthyes, Prochilodontidae) from Paraná River, Porto Rico region, Paraná, Brazil. *Acta Scientiarum Biological Science* **22**, 515–521.

**Read, A. F., Graham, A. L. and Råberg, L.** (2008) Animal defenses against infectious agents: is damage control more important than pathogen control? *Plos Biology* **6**, 2638–2641.

**Reis, R. E., Kullander, S. O. and Ferraris Jr, C. J.** (2003). *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. Catholic Pontifical University Press, Porto Alegre, Brazil.

**Ribeiro, T. S. and Takemoto, R. M.** (2014). Resposta inflamatória do pintado à infecção por *Nomimoscolex pertierra* (EUCESTODA: PROTEOCEPHALIDEA) *Boletim do Instituto de Pesca* **40**, 111–120.

**Santos, C. P., Machado, P. M. and Santos, E. G. N.** (2013). *Acanthocephala*. In *Parasitologia de peixes de água doce do Brasil* (eds Pavanelli, G. C., Takemoto, R. M and Eiras, J. C.), Eduem, Maringá, Brazil.

**Schneider, D. S. and Ayres, J. S.** (2008) Two ways to survive infection: what resistance and tolerance can teach us about treating infectious diseases. *Nature Reviews Immunology* **8**, 889–895.



- Siegel, S.** (1975). *Estatística não paramétrica (para as ciências do comportamento)*. McGraw-Hill do Brasil, São Paulo, BR.
- Souza, G. T. R., Machado, M. H., Dias, M. L. G. G, Yamada, F. H., Pagotto, J.P. and Pavanelli, G. C.** (2008). Composição e sazonalidade dos moluscos do alto rio Paraná, Brasil, e sua potencialidade como primeiros hospedeiros intermediários de digenéticos. *Acta Scientiarum Biological Science* **30**, 309-314.
- Souza-Filho, E. E. and Stevaux, J. C.** (2004) *Geology and geomorphology of the Baía–Curutuba–Ivinheima river complex*. In *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation* (Eds Thomaz, S. M., Agostinho, A. A. and Hahn, N.S.). Leiden, Backhuys.
- Takemoto, R. M., Pavanelli G. C., Lizama, M. A. P., Luque, J. L. and Poulin, R.** (2005). Host population density as the major determinant of endoparasites species richness in floodplain fishes of the upper Paraná River, Brazil. *Journal of Helminthology* **79**, 75–84.
- Tavares-Dias, M., Martins, M. L. and Moraes, F. R.** (2000). Relação hepatossomática e esplenossomática em peixes teleósteos de cultivo intenso. *Revista Brasileira de Zoologia* **17**, 273-281.
- Thatcher, V. E.** (2006). *Amazon Fish Parasites*. 2 rd Edn. Pensoft Publishers, Sofia, Bulgaria.
- Thatcher, V. E.** (1991). Amazon fish parasites. *Amazoniana* **11**, 263-571.
- Thomaz, S. M., Agostinho, A. A. and Hahn, N. S.** (2004) *The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation*. Backhuys Publishers, Leiden, Holland.
- Thoney, D. A. and Hargis Jr, W. J.** (1991) Monogenea (Platyhelminthes) as hazards for fish in confinement. *Annual Review of Fish Diseases* **1**, 133–153
- Vander-Zanden, M. and Vadeboncoeur, Y.** (2002). Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* **83**, 2152-2161.
- Zar, J. H.** (1996) *Biostatistical Analysis* 3 rd Edn. Prentice-Hall International Editions, New Jersey, USA.

#### 4 ECTOPARASITOS DE *PLAGIOSCION SQUAMOSISSIMUS* (HECKEL, 1840) (PERCIFORMES, SCIAENIDAE) SOB A PERSPECTIVA DA HIPÓTESE DO ESCAPE DO INIMIGO

##### **RESUMO**

Quando um organismo não-nativo é inserido em uma nova área, vários de seus inimigos naturais podem ser deixados na região de origem. A Hipótese do Escape do Inimigo explica o sucesso no processo de introdução de espécies pela perda de seus parasitos e predadores naturais. Deste modo, o objetivo deste estudo foi verificar a fauna parasitária de brânquias de *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes), nativa da bacia Amazônica e introduzida nas bacias do rio Paraná e São Francisco, sob a abordagem da Hipótese do Escape do Inimigo. Vinte espécimes de hospedeiro de cada rio foram analisados e a riqueza total de parasitos nas bacias nativas foi expressivamente maior do que nas bacias introduzidas, o que sugere que durante o processo de introdução a espécie de peixe perdeu mais de 90% de sua riqueza de parasitos branquiais. A única espécie comum nas quatro bacias foi o monogenético *Diplectanum piscinarius*. Concluímos que o sucesso do estabelecimento de *P. squamosissimus* não está somente relacionado aos fatores ambientais favoráveis na nova região, mas também à perda de seus ectoparasitos branquiais.

**Palavras-chave:** Copepoda. Ecologia. Introdução de espécies. Monogenea. Variação espacial.

***ABSTRACT***

When a non-native organism is inserted into a new area, many of its natural enemies can be left in the region of origin. The Enemy Release Hypothesis explains the success of the introduction of species by the loss of their natural predators and parasites. Thus, the aim of this study was to verify the parasitic fauna from gills of *Plagioscion squamosissimus* (Perciformes) native from the Amazon and Negro rivers and introduced in Paraná and São Francisco rivers from the perspective of the Enemy Release Hypothesis. Twenty specimens of hosts from each river were analyzed and the total richness of parasites in native basin was significantly higher than that introduced in the basin, suggesting that during the introduction process the fish species lost over 90% of the richness of gill parasites. The only common species in the four basins was the monogenetic *Diplectanum piscinarius*. The successful of the establishment of *P. squamosissimus* is not only related to favorable environmental factors in the new region, but also to the loss of their gill ectoparasites.

**Keywords:** Copepoda. Ecology. Monogenea. Spatial variation. Species introduction.

#### 4.1 Introdução

Invasões biológicas são consideradas a segunda maior causa de perda da biodiversidade, após a destruição de habitats (Vitousek *et al.* 1997; Butchart *et al.* 2010). Aspectos ecológicos como a dinâmica de sucessão, perturbação das funções ecossistêmicas, alteração na diversidade e abundância de espécies nativas e alto investimento econômico a fim de limitar a sua proliferação, configuram os mais comuns impactos negativos relacionados a invasões biológicas (Inderjit *et al.* 2005). Praticamente não há lugares imunes às invasões de espécies (Mack *et al.* 2000), e os ambientes de água doce são particularmente sujeitos a esses eventos, uma vez que a dispersão é facilitada pelo próprio fluxo da água (Espíndola *et al.* 2003).

Dentre os vertebrados, o grupo dos peixes é o de maior destaque em relação à introdução de espécies, com graves consequências em diferentes partes do mundo (Rocha *et al.* 2005). A transmissão de patógenos e a introdução de novos parasitos são fenômenos que podem acompanhar as introduções de peixes, sendo detectadas apenas tardiamente, devido à invisibilidade inicial do patógeno. Geralmente, peixes introduzidos em ambientes naturais não passam por quarentena nem por processos de desinfecção, e mesmo se passassem, a existência de patógenos desconhecidos dificultaria o processo de esterilização (Agostinho *et al.* 2007). Além disso, quando uma espécie hospedeira é deslocada para fora da sua área de origem, esta pode deixar para trás alguns, se não a maior parte dos seus parasitos, e ganhar novos parasitos em seu novo habitat (Poulin and Mouillot, 2003).

A diversidade de parasitos marinhos é consideravelmente menor em regiões onde foram introduzidos do que em suas áreas nativas, apoiando assim a noção de que parasitos são perdidos durante o processo de introdução (Torchin *et al.* 2002). Entretanto, o inverso também ocorre e organismos introduzidos podem trazer consigo patógenos de sua região de origem. Um exemplo clássico da introdução acidental de parasitos aquáticos no Brasil é o da espécie de copépode *Lernaea cyprinacea*, que veio com duas espécies de carpas importadas da Hungria e é responsável por grande mortalidade em peixes de cultivo (Pavanelli *et al.* 2002). Esse crustáceo se adaptou bem aos novos ambientes de modo a parasitar várias espécies nativas de peixes, principalmente algumas utilizadas em piscicultura (Pavanelli *et al.* 2002).

*Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) (conhecida como “pescada” nas regiões norte e nordeste do país e “corvina” no rio Paraná) é uma espécie piscívora

(Hahn *et al.* 2004) e de grande interesse comercial (Ferreira *et al.* 1998). É nativa da bacia Amazônica (Cooke *et al.* 2012) e foi introduzida no final da década de 1950 na bacia do rio São Francisco (ANA/GEF/PNUMA/OEA, 2004) e em 1966 na bacia do Paraná pela Companhia Energética de São Paulo (CESP, 1993) (Braga, 1998; Agostinho e Júlio Júnior, 1999; Agostinho *et al.* 2007). A proliferação da corvina nas bacias onde foi introduzida tem efeitos extremamente deletérios para espécies nativas de pequeno porte (Santos *et al.* 1994).

O sistema parasito-hospedeiro representa um modelo peculiar para estudos ecológicos, pois garante a ocupação de duas classes de ecossistemas pelos parasitos. Uma delas é o próprio hospedeiro (ambiente biótico) e a outra é a área geográfica (ambiente abiótico) na qual a população hospedeira está inserida (Dogiel, 1961; Brown *et al.* 2005). Deste modo, cada espécime hospedeiro representa um habitat fragmentado, composto por comunidades parasitárias hierarquicamente estruturadas. Tais habitats constituem uma réplica natural em relação ao outro hospedeiro, o que permite excelentes oportunidades de estudos que envolvam análises comparativas da variabilidade nas estruturas comunitárias em todos os seus níveis (Guégan *et al.* 2005).

Na tentativa de explicar o sucesso de algumas espécies introduzidas pela perda de seus inimigos naturais (parasitos e predadores) da região de origem, foi proposta a Hipótese do Escape do Inimigo – HEI (originalmente publicada como *Enemy Release Hypothesis*) (Keane e Crawley, 2002; Torchin *et al.* 2003). A HEI começou a ser discutida para plantas e, posteriormente, para alguns grupos de animais. Quando espécies são introduzidas em uma nova região, a HEI prediz que: (1) inimigos especialistas estarão ausentes na nova região; (2) parasitos especialistas raramente trocarão hospedeiros nativos por congêneres introduzidos; e (3) inimigos generalistas terão maior impacto sobre os hospedeiros nativos que sobre hospedeiros introduzidos (Keane e Crawley, 2002). Embora a HEI contribua para explicar o sucesso de uma espécie introduzida em um novo ambiente, existem poucas análises quantitativas que utilizam tal hipótese (Lacerda *et al.* 2012, 2013).

Parasitos espécie-específicos, tais como ectoparasitos branquiais, frequentemente não obtêm sucesso no processo de introdução, pois dependem de uma gama restrita de hospedeiros para a transmissão contínua (Kennedy e Bush, 1994). Entretanto, já houve invasões similares bem sucedidas e existe o risco desses eventos aumentarem com cada nova espécie de peixe introduzida (Dove e Ernst, 1998). Sendo

assim, no presente estudo a HEI foi testada para *P. squamosissimus* oriundas de suas bacias nativas e introduzidas, e seus parasitos branquiais foram utilizados como variável resposta. Partiu-se da premissa que o hospedeiro estudado apresentará menor riqueza parasitária na bacia onde foi introduzido.

## 4.2 Materiais e métodos

### 4.2.1 Área de estudo, amostragem de peixes e parasitos

As coletas dos peixes foram realizadas em dois rios onde a espécie *P. squamosissimus* é nativa, o Madeira e Negro (fevereiro de 2012) e em dois rios onde foi introduzida, Paraná (de Setembro de 2011 a Dezembro de 2012) e São Francisco (Março de 2013) (Fig.1).



**Figura 1.** Mapa hidrográfico do Brasil e locais de amostragem nos rios Madeira (3°55'11.5"S 59°10'26.6"W) e Negro (3°03'08.2"S 60°23'38.9"W), na região Norte; e rios Paraná (22°46'11"S 53°17'6"W) e São Francisco (9°25'27.1"S 40°32'25.9"W), nas regiões Sul e Nordeste, respectivamente.

Com exceção do rio Paraná, onde foram realizadas amostragens trimestrais através do Projeto Ecológico de Longa Duração (PELD – Sítio 6), nos demais rios foi realizada uma única coleta. Os espécimes de *P. squamosissimus* foram capturados por redes de espera (2 a 16 cm nós opostos esticada) instaladas por um período de 24 h em cada ponto de amostragem, com despescas a cada 8h. Nas regiões norte e nordeste os peixes foram adquiridos diretamente com pescadores locais.

Os peixes foram eutanasiados por meio de anestesia com benzocaína 10% e as brânquias foram retiradas e acondicionadas individualmente em sacos plásticos, congelados e transportados até o laboratório de Ictioparasitologia da Universidade Estadual de Maringá, onde foram armazenados em formol 5% até serem submetidos ao exame em estereomicroscópio.

Os parasitos foram fixados, preparados e montados conforme Eiras *et al.* (2006). Monogenea e Copepoda foram identificados de acordo com as características das estruturas esclerotizadas em preparações permanentes em meio Hoyer e para visualização dos órgãos internos dos monogenéticos foi utilizado tricrômico de Gomori.

#### 4.22 Análise dos dados

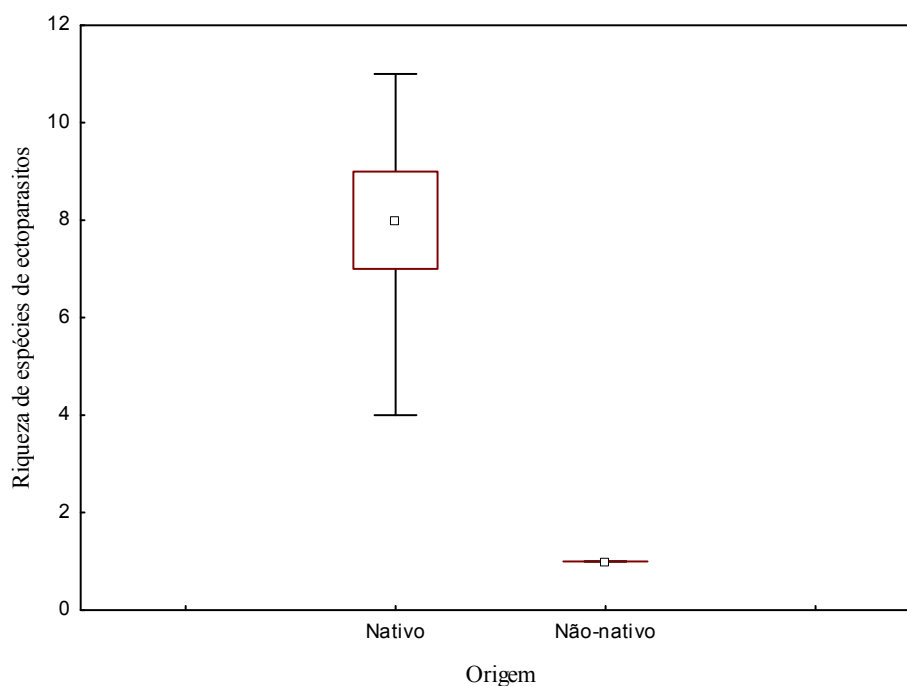
Foi realizado o teste de Kruskal-Wallis em nível de infracomunidade com objetivo de (i) comparar a riqueza de parasitos presentes nas regiões de origem (nativo e não-nativo); e (ii) comparar a intensidade da espécie de parasito comum nos quatro rios amostrados.

O Índice de diversidade de Brillouin foi utilizado para determinar a diversidade da infracomunidade de parasitos dos rios Negro e Madeira, e para testar se essas diferenças são significativas foi realizado o teste de Mann-Whitney (Siegel 1975). O índice de dominância de Berger Parker foi calculado separadamente em nível de comunidade componente para os rios Negro e Madeira, e é dado pela fórmula  $d = N_{\max}/N$ ; onde  $N_{\max}$  é o número de indivíduos da espécie mais abundante, e  $N$  é o número total de indivíduos da comunidade. As análises estatísticas foram realizadas por meio do programa Statistica versão 7.0.

### 4.3 Resultados

No total 80 espécimes de *P. squamosissimus* foram analisados, sendo 20 hospedeiros de cada área amostrada. Foram coletados 10.999 ectoparasitos pertencentes

a 15 espécies: os monogenéticos *Diplectanum decorum*, *D. gymnopus*, *D. hilum*, *D. pescadae*, *D. piscinarius* (todas descritas por Kritsky *et al.* 1984), *Euryhaliotrema chaoi*, *E. lovejoyi*, *E. monacanthus*, *E. potamocetes*, *E. succedaneus*, *E. thatcheri* (descritas por Kritsky e Boeger 2002), *Anakohnia* sp., *Euryhaliotrema* sp., e os copépodes *Myracetyma* sp. e *Vaigamus* sp. A riqueza de ectoparasitos entre o local de origem (nativo e não-nativo) foi estatisticamente diferente (KW-H= 68 e  $p \leq 0,001$ ) (Fig.2).

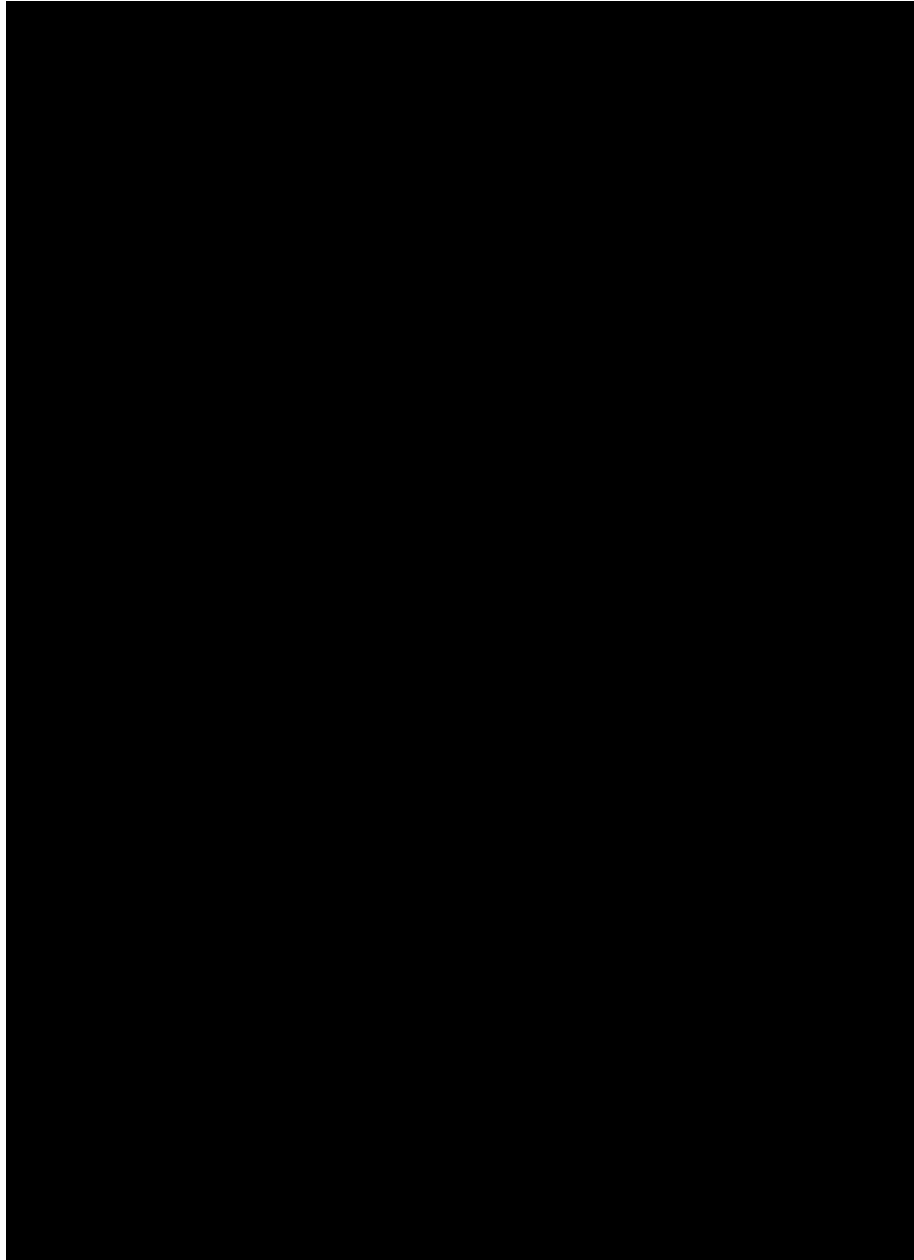


**Figura 2.** Riqueza de espécies de ectoparasitos de *Plagioscion squamosissimus* e seu local de origem: Nativo (rios Madeira e Negro) e Não-nativo (rios Paraná e São Francisco). *Boxplots* representam medianas, amplitude interquartil, mínimo e máximo sem outliers.

No rio Madeira ocorreram todas as espécies de ectoparasitos citadas (N = 15) e no rio Negro (N = 13), essa fauna se diferenciou apenas pela ausência de *D. hilum* e *Myracetyma* sp. (Tab.1).

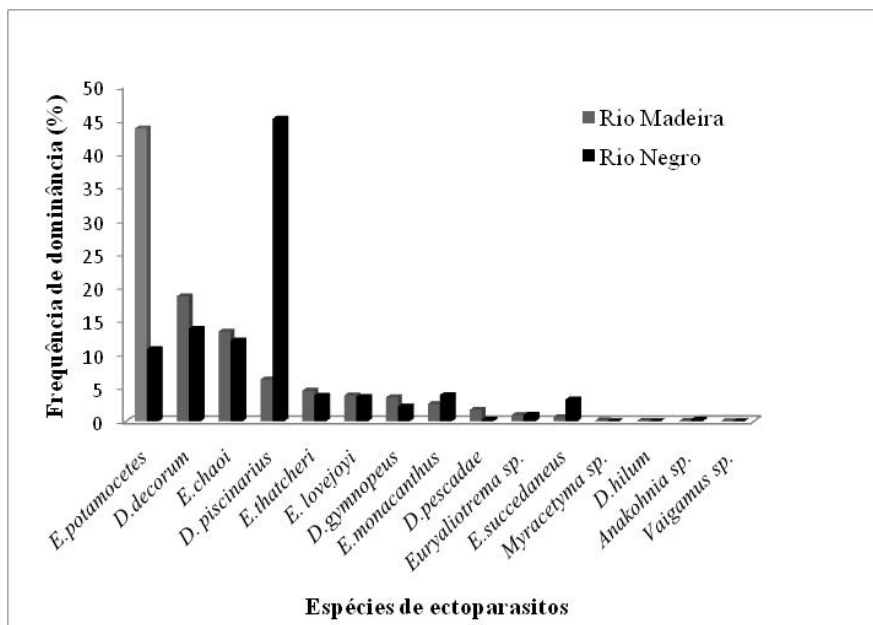


**Tabela 1.** Ectoparasitos de *Plagioscion squamosissimus* coletados nas bacias dos rios Madeira, Negro, Paraná e São Francisco (P = prevalência, AM = abundância média de parasitismo, IM = intensidade média de parasitismo).



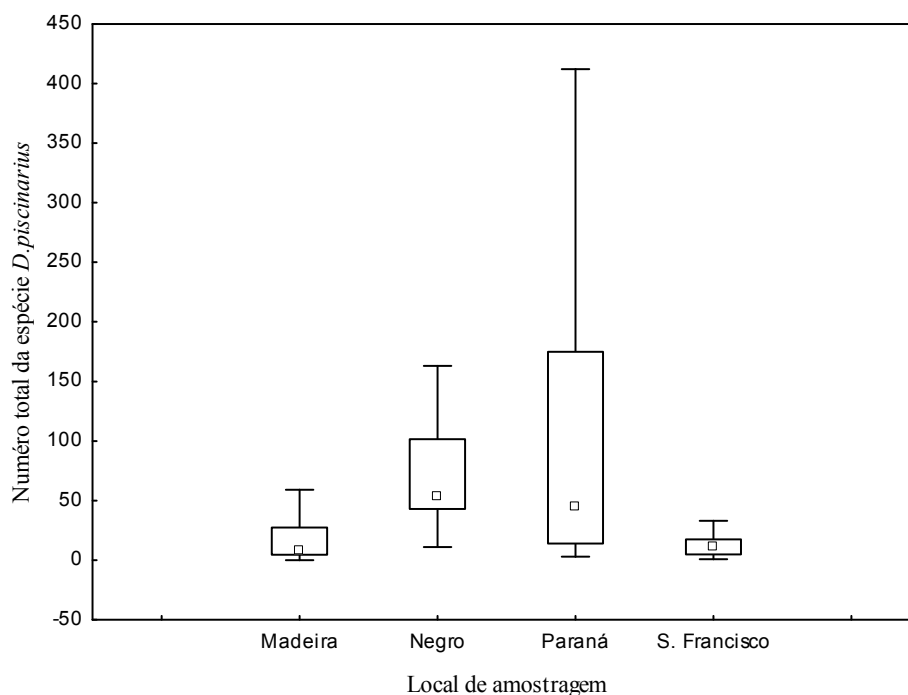
O índice de dominância de Berger Parker apresentou média de  $160,34 \pm 0,0062$  no rio Madeira, sendo a espécie dominante *E. potamocetes* (44%), enquanto que no rio Negro a média foi de  $30,74 \pm 0,032$  e a espécie dominante foi *D. piscinarius* (45%) (Fig.3). As infracomunidades de ectoparasitos dos peixes dos rios Madeira e Negro

apresentaram diversidade média de  $H= 1,44$  e  $H= 1,43$  respectivamente. O teste U de Mann-Whitney mostrou que as diferenças da diversidade média não foram significativas ( $U= 196$  e  $p= 0,9$ ).



**Figura 3.** Frequência de dominância das espécies de ectoparasitos de *Plagioscion squamosissimus* coletados nos rios Negro e Madeira (AM), em fevereiro de 2012.

Nos rios Paraná e São Francisco, houve registro de apenas uma espécie, *D. piscinarius* (Tab.1). A abundância dessa espécie apresentou diferença significativa entre os quatro ambientes amostrados ( $KW-H= 32,84$  e  $p< 0,001$ ), sendo a maior delas encontrada nos peixes do Rio Paraná (Fig.4).



**Figura 4.** Intensidade da espécie de Monogenea *Diplectanum piscinarius*, parasito de *Plagioscion squamosissimus* dos rios Madeira, Negro, Paraná e São Francisco. *Boxplots* representam medianas, amplitude interquartil, mínimo e máximo sem *outliers*.

#### 4.4 Discussão

Os resultados confirmam a HEI, uma vez que a riqueza total de parasitos de *P. squamosissimus* foi maior na região onde a espécie é nativa, ou seja, durante o processo de introdução nas bacias do rio Paraná e São Francisco, é provável que essa espécie de peixe tenha perdido cerca de 90% da sua fauna ectoparasitária e tenha mantido consigo somente *D. piscinarius*. Durante a introdução de uma nova espécie de hospedeiro, algumas pressões estocásticas e seletivas deixam os hospedeiros mais susceptíveis à perda de seus parasitos (Torchin *et al.* 2002). Uma das principais razões é que geralmente esses hospedeiros introduzidos são derivados de uma amostra da população original (e às vezes por hospedeiros não parasitados), e isso reduz a probabilidade de introduzir parasitos juntamente com uma espécie de hospedeiro. Além disso, é provável que a perda de parasitos seja inversamente proporcional a sua prevalência na população nativa (Drake, 2003, Colautti *et al.* 2004). Ademais, durante o processo de colonização do hospedeiro no novo ambiente ocorrem pressões ambientais que selecionam os

hospedeiros mais resistentes, que geralmente são os menos parasitados (Colautti *et al.* 2004).

Os parasitos também podem ser perdidos como resultado da redução das oportunidades de transmissão (Colautti *et al.* 2004), que pode ocorrer tanto por conta de seu ciclo de vida quanto por um fenômeno conhecido como Efeito Gargalo (redução drástica na sua população de hospedeiros). Parasitos que possuem ciclo de vida complexo dificilmente se estabelecem no novo ambiente, pois necessitam obrigatoriamente de um ou mais hospedeiros intermediários que dificilmente estarão presentes na nova área (Keane e Crawley, 2002), o que inviabiliza sua reprodução. Porém, para os Monogenea o risco de impedimento de transmissão parece ser diminuído pelo fato de as espécies apresentarem ciclo de vida monoxênico, estando principalmente relacionado com as condições ambientais.

Em contrapartida, o Efeito Gargalo reduz a probabilidade de encontro dos parasitos com seus hospedeiros específicos, ou seja, mesmo que os Monogenea consigam invadir o novo ambiente, tal efeito pode dificultar ou até mesmo inviabilizar a transmissão direta do parasito (Torchin *et al.* 2002; Muller *et al.* 2002; Cristescu *et al.* 2004). Com exceção dos Gyrodactylidae que podem apresentar estratégia de infestação de hospedeiros não específicos e usá-los como paratênicos, os Monogenea exibem alta especificidade de hospedeiros (Dove e Ernst, 1998).

No Brasil há poucos estudos sobre a relação parasito-hospedeiro que contemplam escalas biogeográficas. Lacerda *et al.* (2012) estudaram endoparasitos de *P. squamosissimus* e observaram que durante o processo de introdução esta espécie possivelmente perdeu alguns de seus parasitos nativos e ganhou outros parasitos generalistas oriundos da nova área. Em estudo com *Cichla piquiti*, Lacerda *et al.* (2013) concluíram que a riqueza de espécies de parasitos talvez não seja um indicativo da HEI tão bom quanto a diminuição de efeitos negativos do parasitismo, que parece expressar melhor o sucesso relativo desta espécie no novo ambiente.

Além da perda de algumas espécies de parasitos da corvina durante o processo de introdução em novos ambientes, foi possível notar que mesmo nas regiões nativas existem diferenças na dominância das espécies de ectoparasitos entre elas. Provavelmente isso ocorre devido a diferenças limnológicas, geológicas e geomorfológicas na região da nascente dos corpos d'água, que influenciam as características das águas de cada um desses rios amazônicos, por conseguinte,

características biológicas de hospedeiros e parasitos. Rios de água branca como o Madeira, de origem Andina e Pré-Andina, carregam muitos sedimentos provindos de processos erosivos das cabeceiras e são ricos em nutrientes e sais minerais, com pH relativamente neutro (Junk, 1989). Já os rios de água húmica como o Negro, nascem em formações antigas dos maciços pré- cambrianos do Brasil Central e das Guianas e apresentam poucos sedimentos e coloração escura ocasionada pela decomposição do material orgânico produzido pela floresta amazônica, e, portanto, acidificando o pH (Sioli; 1984). Pelegrini (2011) mostrou que a diversidade de parasitos de *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) foi maior no rio de águas brancas (Solimões) do que no rio de águas húmicas (Negro).

Para as bacias do norte do Brasil, Kritsky *et al.* (1984) descreveram cinco espécies de monogeneas para *P. squamosissimus* (*Diplectanum decorum*, *D. gymnopeus*, *D. hilum*, *D. pescadae*, *D. piscinarius*) e Kritsky e Boeger em 2002 descreveram mais seis espécies: *Euryhaliotrema chaoi*, *E. lovejoyi*, *E. monacanthus*, *E. potamocetes*, *E. succedaneus* e *E. thatcheri*. Neste estudo quatro novas espécies foram encontradas nas brânquias de *P. squamosissimus*; duas de Copepoda (*Myracetyma* sp. e *Vaigamus* sp.) e duas de Monogenea (*Euryhaliotrema* sp.; *Anakohnia* sp.), todas novas para a ciência e estão em processo de descrição.

Dentre essas novas ocorrências, o gênero *Anakohnia* merece maior atenção por ter sido registrado, até então, somente nos cianídeos estuarinos *Centropomus paralellus* (Bravo-Hollis, 1986) e *C. undecimalis* (Azevedo *et al.* 2010). O gênero *Plagioscion* Gill, 1962 é um indicador biogeográfico dos principais eventos relacionados a incursão marinha na América do Sul. Boeger e Kritsky (2002) desenvolveram uma hipótese da história biogeográfica baseada na filogenia dos seus parasitos monogeneas *Euryhaliotrema*, na geologia da América do Sul e em alguns registros fósseis. Eles sugerem que a colonização nas águas doces ocorreu concomitantemente entre o ancestral comum e seus parasitos. O registro desse novo gênero como parasito de *P. squamosissimus* possibilita o ressurgimento da discussão sobre a hipótese da história geográfica dessa espécie e reafirma a importância dos estudos de parasitos para estudos evolutivos e que buscam entender a origem de espécies em suas áreas de ocorrência naturais.

A única espécie de parasito encontrada nas quatro localidades foi *D. piscinarius*, que demonstrou alta plasticidade adaptativa ao se estabelecer nos diversos ambientes

amostrados. Seus altos valores de abundância provavelmente se devem ao fato de não haver competição interespecífica, já que o hospedeiro não possui outras espécies de ectoparasitos branquiais (Roche *et al.* 2010). O primeiro registro de *D. piscinarius* para o alto rio Paraná foi realizado por Tavernari *et al.* (2005) e até então este parasito não foi encontrado em outras espécies de peixes nessa localidade. Já na bacia do Rio São Francisco, dados de parasitos de peixes são escassos, o que dificulta uma conclusão mais precisa sobre a história de introdução dessas espécies.

A maioria dos estudos que levam em consideração a baixa probabilidade dos parasitos em se estabelecer no novo ambiente, dificilmente discrimina quais mecanismos causam a perda desses parasitos (Prenter *et al.* 2004). Estas informações são importantes, pois se a espécie introduzida não possui parasito como resultado da baixa densidade populacional, os seus parasitos podem chegar e se estabelecer subsequentemente, e então reduzir o sucesso demográfico da espécie de hospedeiro na nova área. Por outro lado, se a perda dos parasitos ocorre devido a sua mortalidade durante o processo de translocação, esse efeito *a posteriori* provavelmente não será observado (Torchin *et al.* 2003, Prenter *et al.* 2004).

A introdução de espécies de hábito piscívoro como a corvina tem grande potencial para desestruturar a fauna nativa (Agostinho *et al.* 2007). Quanto maior o conhecimento das interações de espécies não-nativas com espécies nativas, das características do habitat invadido e do tempo de introdução, maiores serão as chances de sucesso no desenvolvimento de planos de manejo e conservação eficientes (Rocha *et al.* 2005; Barney e Whitlow, 2008; Roy *et al.* 2011). Ademais, estudos sobre a introdução de espécies que não levam em conta os seus parasitos podem perder cerca de 70 % das informações de diversidade biológica (Galli *et al.* 2005).

A HEI não necessariamente determina que o escape do inimigo seja o principal mecanismo para explicar o sucesso das invasões biológicas, mas estudos de invasão sob a sua perspectiva auxiliam a compreensão de quais espécies são mais prováveis de se beneficiar do escape de um potencial inimigo (Keane e Crawley, 2002). *Plagioscion squamosissimus* se adaptou bem aos ambientes onde foi introduzida, como na bacia do rio Paraná (Agostinho *et al.* 2007) e São Francisco, ao contrário de seus parasitos naturais da bacia Amazônica, configurando um caso bem sucedido de exploração de uma área nova por um organismo não nativo sob a perspectiva dessa hipótese.

## Referências

- Agostinho, A. A., Gomes, L. C. and Pelicice, F. M.** (2007). *Ecologia e manejo de recursos pesqueiros em reservatórios do Brasil*. Eduem, Maringá, BR.
- Agostinho, A. A. and Julio JR, H. F.** (1999). Peixes da bacia do Alto Paraná. In: *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes tropicais* (Ed. Lowe-McConnell, R. H). pp. 374-400. EDUSP, São Paulo, BR.
- ANA/GEF/PNUMA/OEA.** Projeto de gerenciamento integrado das atividades desenvolvidas em terra na bacia do São Francisco. Subprojeto 4.5C– Plano Decenal de Recursos Hídricos da Bacia Hidrográfica do Rio São Francisco - PBHSF (2004-2013), 2004.
- Azevedo, R. K., Abdallah, V. D. and Luque, J. L.** (2010). Acanthocephala, Annelida, Arthropoda, Myxozoa, Nematoda and Platyhelminthes parasites of fishes from the Guandu river, Rio de Janeiro, Brazil. *Check List* **6**, 659- 667.
- Barney, J. N. and Whitlow, T. H.** (2008). A unifying framework for biological invasions: the state factor model. *Biological Invasions* **10**, 259–272.
- Boeger, W. A. and Kritsky, D. C.** (2002). Parasites, fossils and geologic history: Historical biogeography of the South American freshwater croakers, *Plagioscion* spp. (Teleostei, Sciaenidae). *Zoologica Scripta* **32**, 3-11.
- Braga, F. M. S.** (1998). Aspectos da reprodução e alimentação de peixes comuns em um trecho do rio Tocantins entre Imperatriz e Estreito, estados do Maranhão e Tocantins, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* **50**, 547-558.
- Bravo-Hollis, M.** (1986). Sobre una subfamilia, género y species nuevos de un microcotilido de las branquias de un pez marino *Centropomus paralellus*, de Brasil. *Anales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México* **56**, 671-682.
- Brown, S. P., André, J. B., Ferdy, J. B. and Godelle, B.** (2005). Subverting hosts and diverting ecosystems: an evolutionary modelling perspective. In: *Parasitism and Ecosystems* (eds. Thomas F., Renaud F. & Guégan J.-F.). pp. 140-155. Oxford University Press, Oxford, UK.

**Butchart, S. H. M., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A. and Scharlemann, J. P. W. et al.** (2010). Global Biodiversity: Indicators of Recent Declines. *Science* **328**, 1164-1168.

**CESP.** (1993). A pescada do piauí, *Plagioscion squamosissimus* HECKEL, 1840 (Osteichthyes, Perciformes), nos reservatórios da CESP- Companhia Energética de São Paulo. São Paulo, BR.

**Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A. and Macisaac, H. J.** (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecology Letters* **7**, 721-733.

**Cooke, G. M., Chao, N. L. and Beheregaray, L. B.** (2012). Marine incursions, cryptic species and ecological diversification in Amazonia: the biogeographic history of the croaker genus *Plagioscion* (Sciaenidae). *Journal of Biogeography* **39**, 724–738.

**Cristescu, M. E. A., Witt, J. D. S., Grigorovich, I. A., Hebert, P. D. N. and MacIssac, H. J.** (2004). Dispersal of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus*: Invasion waves from the Pleistocene to the present. *Heredity* **92**, 197–203.

**Dogiel, V. A.** (1961). Ecology of the parasites of freshwater fishes. In *Parasitology of Fishes* (ed. Dogiel, V. A., Petrushevski, G. K. and Polyanski, Y. U. I.), pp. 1–47. Oliver and Boyd, Edinburgh and London, UK.

**Dove, A. D. M. and Ernst, I.** (1998). Concurrent invaders - four exotic species of Monogenea now established on exotic freshwater fishes in Australia. *International Journal for Parasitology* **28**, 1755-1764.

**Drake, J. M.** (2003) The paradox of the parasites: implications for biological invasion. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* **270**, S133–S135.

**Eiras, J. C., Takemoto, R. M. and Pavanelli, G. C.** (2006). *Métodos de estudo e técnicas laboratoriais em parasitologia de peixes*. Eduem, Maringá, BR.

**Espíndola, E. L. G., Branco, M. B. C., Fracácio, R., Guntzel, A. M., Moretto, E. M., Pereira, R. H. G., Reitzler, A. C., Rocha, O., Rodgher, S., Smith, W. S and Tavares, K. S.** (2003) Organismos Aquáticos. In *Fragmentação de ecossistemas: causas, efeitos sobre a biodiversidade e recomendações de políticas públicas*. (Eds. Rambaldi, D. M. and Oliveira, D. A. S.) pp.201-238. MMA/SBF Brasília, BR.



**Ferreira, E. J. G., Zuanon, J. A. S. and Santos, G. M.** (1998). *Peixes comerciais do médio Amazonas: região de Santarém, Pará*. Edições IBAMA, Brasília, BR.

**Galli, P., Stefani, F., Benzoni, F. and Zullini, A.** (2005). Introduction of alien host-parasite complexes in a natural environment and the symbiota concept. *Hydrobiologia* **548**, 293–299.

**Guégan, J. F., Morand, S. and Poulin, R.** (2005). Are there general laws in parasite community ecology? The emergence of spatial parasitology and epidemiology. In *Parasitism and Ecosystems* (eds. Thomas, F., Renaud, F. and Guégan, J. F.). pp. 22-42 Oxford University Press, Oxford, UK.

**Hahn, N. S., Fugi, R., Loureiro, V. E., Peretti, D. and Russo, M. R.** (2004). Trophic structure of the fish fauna. In *Structure and functioning of the Parana River and its floodplain LTER - SITE 6 (PELD sítio 6)* (eds. Agostinho, A. A., Rodrigues, L., Gomes, L. C., Thomaz, S. M. and Miranda, L. E.) pp.139-143. EDUEM, Maringá, BR.

**Inderjit, Cadotte, M. W. and Colautti, R. I.** (2005). The ecology of biological invasions: past, present and future. In *Invasive Plants: Ecological and Agricultural Aspects*. (ed. Inderjit) pp.19-43. Birkhauser-Verlag, CH.

**Junk, W. J.** (1989). Flood tolerance and tree distribution in central Amazonian floodplains. In *Tropical forest botanical dynamics - speciation and diversity*. (eds. Holm-Nielsen, L. B., Nielsen, I.C. and Balslev, H.). pp. 47-64. Academic Press, London, UK.

**Keane, R. M. and Crawley, M. J.** (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 164-170.

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

**Kritsky, D. C. and Boeger, W. A.** (2002). Neotropical Monogenoidea. 41: new and previously described species of Dactylogyridae (Platyhelminthes) from the gills of marine and freshwater perciform fishes (Teleostei) with proposal of a new genus and a hypothesis on phylogeny. *Zoosystema* **24**, 7-40.

- Kritsky, D. C. and Thatcher, V. E.** (1984) Five new species of Diplectanum (Diplectanidae) from freshwater teleosts, *Plagioscion* spp. (Sciaenidae), in Brazil. *Proceedings of the Biological Society of Washington* **97**, 432-441.
- Lacerda, A. C. F., Takemoto, R. M., Poulin, R. and Pavanelli G.** (2012). Comparative parasitism of the fish *Plagioscion squamosissimus* in native and invaded river basins. *The Journal of Parasitology* **98**, 713–717.
- Lacerda, A. C. F., Takemoto, R. M., Poulin R. and Pavanelli, G. C.** (2013). Parasites of the fish *Cichla piquiti* (Cichlidae) in native and invaded Brazilian basins: release not from the enemy, but from its effects. *Parasitology Research* **112**, 279–288. doi: 10.1007/s00436-012-3135-z
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. and Bazzaz, F. A.** (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* **10**, 689–710.
- Muller, J. C., Schramm, S. and Seitz, A.** (2002). Genetic and morphological differentiation of *Dikerogammarus* invaders and their invasion history in Central Europe. *Freshwater Biology* **47**, 2039–2048.
- Pavanelli, G. C., Eiras, J. C. and Takemoto, R. M.** (2002). Doenças de peixes: profilaxia, diagnóstico e tratamento. Eduem, Maringá, BR.
- Pelegrini, L. S.** (2011). Fauna de metazoários parasitas do aruanã *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) (Osteoglossiformes: Osteoglossidae) dos rios Negro e Solimões, Amazônia central, Brasil. Instituto nacional de pesquisas da Amazônia-INPA programa de pós-graduação em biologia de água doce e pesca interior – badpi. Manaus, Amazonas.
- Poulin, R. and Mouillot, D.** (2003). Parasite specialization from a phylogenetic perspective: a new index of host specificity. *Parasitology* **126**, 473-480.
- Prenter, J., MacNeil, C., Dick, J. T. A. and Dunn, A. M.** (2004). Roles of parasites in animal invasions. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 385-390.
- Rocha, O., Espíndola, E. L. G., Fenerich-Verani, N., Verani, J. R. and Rietzler, A. C.** (2005). O problema das invasões biológicas em águas doces. In. *Espécies invasoras em águas doces: estudo de caso e proposta de manejo*. (Rocha, O., Espíndola, E. L. G.,

Fenerich-Verani, N., Verani, J. R. and Rietzler, A.C.). pp. 9-12. EdUFSCar, São Carlos, BR.

**Roche, D. G., Leung, B., Mendoza, E. F. and Torchin, M. E.** (2010). Higher parasite richness, abundance and impact in native versus introduced cichlid fishes. *International Journal for Parasitology* **40**, 1525-1530.

**Roy, H. E., Lawson Handley L. J., Schonrogge, K., Poland, R. L. and Purse B. V.** (2011). Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *Biological Control* **56**:451–468. Doi: 10.1007/s10526-011-9349-7

**Santos, G. B., Maia-barbosa, P. M., Vieira, F. and López, C. M.** (1994). Fish and zooplankton community structure in reservoirs of southeastern Brazil: effects of the introduction of exotic predatory fish. In *Ecology and human impact on lakes and reservoirs in Minas Gerais, with special reference to future development and management strategies*. (eds. Pinto-Coelho, R. M., Giani, A. and Von Sperling, E.). pp. 115-132. SEGRAC. Belo Horizonte, BR.

**Sigiel, S.** Estatística não-paramétrica (para as ciências do comportamento). McGraw-Hill, Brasil.

**Sioli, H.** (1984) The Amazon and its main affluents: hidrography, morphology of the river courses and river types. In *The Amazon: limnology and landscape ecology of a mighty tropical river and its basin*. (eds. Sioli, H.). p. 127-165. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht. DE.

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

**Torchin, M. E., Lafferty, K. D. and Kuris, A. M.** (2002) Parasites and marine invasions. *Parasitology* **124**, 137-151.

**Torchin, M. E., Lafferty, K. D., Dobson, A. P., Mackenzie, V. J. and Kuris, A. M.** (2003). Introduced species and their missing parasites. *Nature* **421**, 628-630.

**Vitousek, P. M., D'Antonio C. M., Loope, L. L., Rejmanek, M. and Westbrooks, R.**  
(1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change.  
*New Zealand Journal of Ecology* **21**, 1-16.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos permitem reconhecer as possíveis vias das interações parasita-hospedeiro e elucidam questões ecológicas e evolutivas que podem ser a chave para gerar novas hipóteses em pesquisas parasitárias. Além disso, um estudo de caso que aborda tal questão foi realizado para investigar a relação dos parasitos e o fator de condição relativo (Kn) de várias espécies de peixes de diferentes guildas tróficas, coletados ao longo de 13 anos na planície de inundação do Alto Rio Paraná. Todas as guildas apresentaram correlação positiva com a quantidade de parasitos e o fator de condição relativo e pode ser atribuída a fatores como maior quantidade/qualidade de alimento no trato digestivo disponível para parasitos em hospedeiros com mais alto Kn e a resposta do sistema imunitário dos peixes. Apesar de este não poder ser considerado um padrão geral uma vez que muitos fatores podem influenciar esta relação, representa um exemplo sólido de como explorar a nova abordagem proposta. Em relação à introdução de espécies, o papel dos parasitos passou a ser mais considerado nos últimos anos. A hipótese do escape do inimigo (HEI) foi testada para *Plagioscion squamosissimus* oriundas de suas bacias nativas e introduzidas, e seus parasitos branquiais foram avaliados enquanto variável resposta. *P.squamosissimus* se adaptou bem aos ambientes onde foi introduzida, como na bacia do rio Paraná e São Francisco, ao contrário de seus parasitos naturais da bacia Amazônica, configurando um caso bem sucedido de exploração de uma nova área por um organismo não nativo sob a perspectiva dessa hipótese. A HEI não necessariamente determina que o escape do inimigo seja o principal mecanismo para explicar o sucesso das invasões biológicas, mas estudos de invasão sob a sua perspectiva auxiliam a compreensão de quais espécies são mais prováveis de se beneficiar do escape de um potencial inimigo.